



HAL
open science

Détermination des stratégies thermorégulatrices des vertébrés marins actuels et fossiles par les isotopes de l'oxygène : implications paléoenvironnementales

Nicolas Séon

► **To cite this version:**

Nicolas Séon. Détermination des stratégies thermorégulatrices des vertébrés marins actuels et fossiles par les isotopes de l'oxygène : implications paléoenvironnementales. Sciences du Vivant [q-bio]. Muséum national d'Histoire naturelle - MNHN, Paris, 2023. Français. NNT : . tel-04572084

HAL Id: tel-04572084

<https://mnhn.hal.science/tel-04572084>

Submitted on 10 May 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License



MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Ecole Doctorale Sciences de la nature et de l'Homme – ED 227

Année 2023

N°attribué par la bibliothèque
□□□□□□□□□□

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Paléontologie

Présentée et soutenue publiquement par

Nicolas Séon

Le 03/07/2023

**Détermination des stratégies thermorégulatrices des
vertébrés marins actuels et fossiles par les isotopes de
l'oxygène : implications paléoenvironnementales**

Sous la direction du :

Dr Peggy Vincent, Chargée de Recherche, CNRS

Dr Romain Amiot, Chargé de Recherche, CNRS

Dr Sylvain Charbonnier, Professeur, MNHN

JURY :

M. Guinet Christophe	Directeur de recherche CNRS, Université de La Rochelle, La Rochelle, France	Rapporteur
M. Tütken Thomas	Professor, Johannes Gutenberg Universität Mainz, Mainz, Germany	Rapporteur
Mme Bardet Nathalie	Directrice de recherche CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France	Présidente du jury
Mme Jaouen Klervia	Chargée de recherche CNRS, Observatoire Midi-Pyrénées, Toulouse, France	Examinatrice
Mme Méndez-Fernandez Paula	Ingénieure de recherche CNRS, Université de La Rochelle, La Rochelle, France	Examinatrice
Mme Peggy Vincent	Chargée de recherche CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France	Directrice de thèse
M. Amiot Romain	Chargé de recherche CNRS, Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France	Directeur de thèse
M. Charbonnier Sylvain	Professeur, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France	Directeur de thèse

Résumé

Les récentes études paléobiogéographiques, ostéo-histologiques et géochimiques indiquent que les Ichthyosauria et les Plesiosauria du Mésozoïque étaient des organismes endothermes et probablement homéothermes à l'image des Cetacea actuels. De par cette stratégie thermorégulatrice, la composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate de la bioapatite de leurs os et de leurs dents ($\delta^{18}\text{O}_p$) pourrait constituer un bon proxy pour retracer les variations de la composition isotopique de l'oxygène des océans ($\delta^{18}\text{O}_{sw}$) du Mésozoïque et de ce fait améliorer les estimations de paléotempératures de l'eau de mer de l'époque fondées sur la thermo-dépendance du fractionnement isotopique de l'oxygène. Néanmoins, pour utiliser ces vertébrés marins comme biotraceurs des variations du $\delta^{18}\text{O}_{sw}$, il est nécessaire de déterminer en amont quelle est la relation entre la composition isotopique de l'oxygène de l'eau corporelle ($\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$), à partir de laquelle minéralisent les éléments squelettiques, et celle des océans ($\delta^{18}\text{O}_{sw}$) ; et de caractériser la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ afin de définir quels sont les éléments squelettiques pertinents à utiliser pour les futures études paléocéanographiques.

Pour cela, la composition isotopique de l'oxygène des fluides corporels (plasma sanguin et urine) de trois espèces de vertébrés marins actuelles (la tortue caouanne *Caretta caretta*, le grand dauphin commun *Tursiops truncatus* et l'orque *Orcinus orca*) hébergées en conditions contrôlées a été comparée à celle de l'eau de leur bassin et de leur nourriture. Les résultats indiquent que le lien entre la composition isotopique de l'oxygène des fluides corporels et celle de l'eau dans laquelle vivent ces organismes, est en grande partie dépendant de la présence de glandes à sels et de la proportion de lipides dans le régime alimentaire. En parallèle, six cartographies isotopiques du $\delta^{18}\text{O}_p$ à l'échelle du squelette ont été réalisées sur deux espèces de Cetacea (deux spécimens de dauphin commun à bec court *Delphinus delphis delphis*, un spécimen de dauphin de Commerson *Cephalorhynchus commersonii kerguelensis*), deux espèces d'Osteichthyes (un spécimen de thon rouge de l'Atlantique *Thunnus thynnus* et un spécimen d'espadon *Xiphias gladius*) et une espèce de Pinnipedia (un spécimen de phoque commun *Phoca vitulina vitulina*). La réalisation de ces cartographies isotopiques a permis de démontrer que les hétérogénéités spatiales de $\delta^{18}\text{O}_p$ observées à l'échelle intra-squelettique reflétaient les hétérothermies régionales connues, offrant ainsi l'opportunité de caractériser les stratégies thermorégulatrices et localiser les hétérothermies régionales chez les vertébrés marins fossiles à partir de la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$.

Dans un second temps, sept cartographies isotopiques ont été effectuées sur des fossiles sub-complets d'Ichthyosauria, de Plesiosauria et de Metriorhynchidae, une famille éteinte de

crocodylomorphes marins entièrement aquatiques, du Jurassique moyen et supérieur (175,6 Millions d'années à 145,5 Millions d'années) de la Téthys occidentale afin de préciser leur stratégie thermorégulatrice en tentant de localiser la présence éventuelle d'hétérothermies régionales. L'interprétation des données isotopiques d'un point de vue thermophysiologique demeure assez difficile compte tenu des processus diagénétiques et du manque de connaissances concernant les migrations chez ces organismes. Ainsi, la présence d'hétérothermies régionales chez les Ichthyosauria, les Plesiosauria et les Metriorhynchidae du Jurassique moyen et supérieur reste encore à l'heure actuelle une question en suspens. Cependant, la compilation et l'acquisition de nouvelles données de $\delta^{18}\text{O}_p$ issues d'éléments squelettiques isolés d'Ichthyosauria, de Plesiosauria et de Metriorhynchidae provenant de localités et d'âges différents a permis de mettre en lumière le potentiel de ces organismes en tant que biotraceurs du $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ des océans du Mésozoïque.

Mots-clés : thermophysiologie, isotopes, oxygène, Cetacea, Ichthyosauria, Plesiosauria.

Abstract

Recent paleobiogeographic, osteohistological and geochemical studies indicate that Mesozoic Ichthyosauria and Plesiosauria were endothermic and probably homeothermic organisms such as Cetacea. By this thermoregulatory strategy, the oxygen isotope composition of the phosphate group of the bioapatite of their bones and teeth ($\delta^{18}\text{O}_p$) could constitute a good proxy to trace the variations of the oxygen isotope composition of the oceans ($\delta^{18}\text{O}_{sw}$) of the Mesozoic and thereby improve the estimates of paleotemperatures of the oceans of the epoch based on the thermo-dependence of the isotope fractionation of the oxygen. However, to use these marine vertebrates as biotracers of the variations of $\delta^{18}\text{O}_{sw}$, it is necessary to determine what is the relationship between the oxygen isotope composition of the body water ($\delta^{18}\text{O}_{body\ water}$), the water from which mineralize skeletal elements and teeth, and that of the sea water ($\delta^{18}\text{O}_{sw}$); but also to characterize the intra-skeletal variability of the $\delta^{18}\text{O}_p$ in order to define the skeletal elements that it is relevant to use for future paleoceanographic studies.

To resolve these issues, the oxygen isotope composition of the body fluids (blood plasma and urine) of three species of extant marine vertebrates (the loggerhead turtle *Caretta caretta*, the common bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* and the killer whale *Orcinus orca*) kept under controlled conditions was compared to that of their basin and their diet. The results indicate that the oxygen isotope composition of the body fluids and that of the water in which they live is largely dependent on the presence of salt glands and the type of diet. In parallel, six intra-skeletal isotope maps of the $\delta^{18}\text{O}_p$ were carried out on two species of Cetacea (two specimens of short-beaked common dolphin *Delphinus delphis delphis* and one specimen of Commerson's dolphin *Cephalorhynchus commersonii kerguelensis*), two species of Osteichthyes (one specimen of Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* and one specimen of swordfish *Xiphias gladius*) and one species of Pinnipedia (one specimen of harbour seal *Phoca vitulina vitulina*). The production of these $\delta^{18}\text{O}_p$ maps demonstrate that the observed spatial heterogeneities of the $\delta^{18}\text{O}_p$ at the skeletal scale reflects the known regional heterothermies, thus offering the opportunity to characterize the regional heterothermies in fossil marine vertebrates from the intra-skeletal variability of the $\delta^{18}\text{O}_p$.

In a second step, seven maps were carried out on sub-complete fossil specimens of Ichthyosauria, Plesiosauria and Metriorhynchidae, an extinct lineage of fully marine crocodylomorph, from the Middle and Upper Jurassic (175.6 million years ago to 145.5 million years ago) of the western Tethys in order to clarify their thermoregulatory strategy by trying to locate the possible presence of regional heterothermies. The interpretation of the data from a thermophysiological point of view still remains quite difficult given the diagenetic processes and the

lack of knowledge concerning migrations of these organisms. Thus, the presence of regional heterothermies in Ichthyosauria, Plesiosauria and Metriorhynchidae still remains an open question. However, the compilation and the acquisition of new $\delta^{18}\text{O}_p$ data from isolated skeletal elements of Ichthyosauria, Plesiosauria and Metriorhynchidae from different deposits and ages has shed light on the potential of these organisms as biotracers of $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ of the Mesozoic oceans.

Keywords: thermophysiology, isotopes, oxygen, cetaceans, Ichthyosauria, Plesiosauria.

Extended abstract

The oceans cover more than 70% of the Earth's surface. These oceans and the biodiversity they shelter are today threatened by the degradation of habitats, one of the consequences of the current global warming. The oceans play a key role in the climate regulation of the Earth. It is therefore important to understand its dynamics, the evolution of its physicochemical parameters and its role in climate processes to model the climate changes that extant biodiversity will face in future decades. Currently, climatic models estimate that the atmospheric concentration of CO₂, one of the main greenhouse gases from the atmosphere, would reach record levels for the Quaternary of around 400 to 1,000 ppmv by the end of the 21st century. Such levels of pCO₂ will have several consequences on the climate and thus the biodiversity, and have already been reached during the history of the Earth. Indeed, the sedimentary strata deposited during the Mesozoic (251.9 million years to 66.0 million years) recorded similar and even higher pCO₂ levels (up to 1,000 ppmv), which represent the highest levels of the Phanerozoic. The Mesozoic oceans could therefore constitute one of the best analog for studying the climate of the future, and to study the impacts of global warming on the marine biosphere.

Studies of the Mesozoic oceans have therefore been numerous and their main objective was to reconstruct oceanic temperature variations. However, previous estimates of the paleotemperature of the Mesozoic oceans have often been considered too uncertain. Indeed, the oxygen isotope composition of marine skeletal minerals (carbonates and phosphates), the most widely used paleotemperature proxy for the study of past oceans, varies not only with ambient temperatures but also as a function of the oxygen isotope composition of the seawater ($\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$), which currently remains largely unconstrained for this key interval in the history of the Earth. Robust estimates of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ of the Mesozoic oceans are therefore a necessity to perform accurate estimates of paleotemperatures. An original approach to estimate the $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ of the Mesozoic oceans is to use organisms that mineralize their skeleton at high and constant temperatures (homeothermic endotherms), allowing to eliminate the unknown temperature parameter in the paleotemperature equations and thus to have a direct relationship between the oxygen isotope composition of the bioapatite ($\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$), the mineral forming the teeth and bones in vertebrates, and the $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$. Indeed, in homeothermic endothermic marine vertebrates (*exempli gratia* (e.g.) Cetacea, Sirenia, Pinnipedia and Aves), the oxygen of the mineralized hard tissues comes from body fluids whose oxygen isotope composition ($\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}$) is controlled by the incoming oxygen fluxes which are drinking water, food and inhaled oxygen; and outflows, related to losses caused by evaporation through the skin, exhaled vapor and carbon dioxide and liquids present in the excretions. The resultant of these fluxes is affected by isotopic fractionations

linked to the ecology, physiology and body temperature of the animal. The isotope composition of the oxygen of the phosphate group of bioapatite ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$), therefore depends on the $\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}$ and the mineralization temperature of the skeletal elements, in other words, the body temperature of the animal. However, if the mineralization temperature of the skeleton is constant, as is the case with homeotherms, the $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ variations is the result of $\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}$ variations, largely derived from the surrounding seawater and its oxygen isotope composition ($\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$) for marine vertebrates. This method was applied to marine mammal remains from Cenozoic deposits and the results indicate values of $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ globally close to those estimated from independent geochemical methods (Mg/Ca, clumped isotopes Δ_{47}) used on invertebrates. Nonetheless, the absence of cetaceans during the Mesozoic makes the application of this method inapplicable. The use of $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ from sea turtles, known to synthesize their skeletal tissue in a narrow temperature range ($< 10^\circ\text{C}$), has been proposed as an alternative, but their absence and scarcity in the fossil record from the Triassic to the Early Cretaceous makes this approach possible only for the Late Cretaceous. Another alternative could be the use of Ichthyosauria, Plesiosauria and Metriorhynchidae which according to paleobiogeographic, bone histology and geochemical studies would have been endotherms and possibly homeotherms. They could therefore be organisms thermo-independent of their environment, which, like modern cetaceans, could constitute valuable archives for reconstructing the temporal and spatial variations of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ of the Mesozoic oceans.

However, this approach has two major limitations. The first is that many extant marine homeothermic endotherms cool their extremities to reduce heat losses to the highly conductive aquatic environment. This strategy of thermoregulation, leading to regional heterothermies, implies that some skeletal elements especially those located at the extremities (phalanxes for example) could be mineralized at lower temperature than those located near the visceral mass, biasing the condition of a constant body temperature required for correct estimation of $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ values. Currently, very few studies have focused on the intra-skeletal variability of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ regarding the thermoregulatory strategies. Moreover, constraining the intra-skeletal variability of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ is essential given that the majority of paleoceanographic studies are based on the isotope analysis of isolated skeletal elements. Therefore, prior to use Ichthyosauria, Plesiosauria and Metriorhynchidae as biotracers of $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$, it is necessary to determine how their $\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}$ reflects $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$; and to characterize the intra-skeletal variability of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ in these organisms in order to define whether the use of any skeletal element is possible or whether the use of a single skeletal element is required.

To validate these two prerequisites, the oxygen isotope compositions of body fluids from extant marine vertebrates (loggerhead turtles *Caretta caretta*, common bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* and killer whales *Orcinus orca*) kept under controlled conditions and human care were

compared to that of their pool water and their diet. The results indicate that the $\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}$ is largely related to the strategies used to maintain water balance in these organisms. The presence of salt glands and the lipid composition of the diet would also be important parameters to consider, in particular to explain the positive shift of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}$ values compared to $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ ones (^{18}O -enrichment) observed in some specimens. This implies a reconsideration of the previous estimates of the ^{18}O -enrichment of Ichthyosauria and Plesiosauria for which it has frequently been estimated a ^{18}O -enrichment of their body water equal to 2‰. This value, with regard to their physiological adaptations (*e.g.* salt glands) and their diet, is most likely overestimated. Thus, new estimates of body temperatures for Ichthyosauria (31°C to 36°C), Plesiosauria (27°C to 38°C) and Metriorhynchidae (25°C to 32°C) have been proposed from the data available in the literature. These estimates are approximately 4 to 5°C lower than previous ones but remain higher than that of the environment in which these organisms evolved and in particular for the Ichthyosauria and the Plesiosauria, testifying to their endothermic character. On the other hand, with these new estimates of body temperatures, the Metriorhynchidae would probably had a body temperature close to that of their environment and would be rather ectothermic like extant crocodylians contrary to what it was supposed from previous geochemical study.

Simultaneously, the build of isotopic maps at the skeletal scale on six specimens of extant marine vertebrates [three Cetacea (two specimens of short-beaked common dolphin *Delphinus delphis delphis*, one specimen of Commerson's dolphin *Cephalorhynchus commersonii kerguelensis*), two Osteichthyes (one specimen of Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* and one specimen of swordfish *Xiphias gladius*) and one Pinnipedia (one specimen of harbour seal *Phoca vitulina vitulina*)] possessing different thermoregulatory strategies revealed that the intra-skeletal heterogeneities of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ is superposed to known regional heterothermies in these organisms. In addition to the fact that these results open new perspectives for the determination of the thermoregulation strategies of modern marine vertebrates for which the classical methods of body temperature measurement are difficult to apply, they also offer the opportunity to determine the presence of regional heterothermies in extinct vertebrates since the oxygen isotopic composition of bioapatite phosphate can be preserved in the fossil record due to its good resistance to chemical processes that take place during burial and fossilization. Subsequently, a focus was put on the impact of the intra-skeletal variability of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ on temperature and $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ estimates of present and past oceans. For example, the use of teeth and skeletal elements of limbs of Odontoceti leads to an overestimation of $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$, while the use of skeletal elements close to heat-product organs in poikilothermic endotherms Osteichthyes such as Atlantic bluefin tuna or swordfish overestimate

ocean temperatures. Thus, the skeletal element on which the $\delta^{18}\text{O}_p$ is measured must be selected judiciously with regard to its mineralization temperature and its recording period.

Thus, the intra-skeletal variability of the $\delta^{18}\text{O}_p$ was studied on four Ichthyosauria (one specimen of Ichthyosauria indet., one specimen of *Kelhauia nui*, one specimen of *Kelhauia* sp. and one specimen of *Palvenia hoybergeti*), three Plesiosauria (one specimen of Elasmosauridae, one specimen of Cryptoclididae and one specimen of *Colymbosaurus svalbardensis*) and one specimen of *Metriorhynchus* aff. *superciliosus*) from Jurassic deposits of the western part of the Tethys, in order to determine the distribution of their body temperature and characterize the presence of regional heterothermies. The conclusions from this study are less clear than those from the study of modern marine vertebrates for several reasons. The first consists of the presence of diagenetic processes which seem to affect some specimens but also skeletal elements according to their porosity. The second is related to the difficulty in decoupling the physiological signal from the environmental signal by a lack of knowledge concerning the migratory behaviors (latitudinal or between open ocean and more restricted environments near the coasts) of Ichthyosauria and Plesiosauria. Improve the knowledge about the migratory behaviour of the Ichthyosauria and Plesiosauria would provide an idea of the range of the $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ encountered during the life of the animal which could in part explain the intra-skeletal variability of the $\delta^{18}\text{O}_p$ observed in the studied specimens.

Finally, despite the difficulties to characterize the presence of regional heterothermies in Ichthyosauria, Plesiosauria and Metriorhynchidae, the compilation and the acquisition of new $\delta^{18}\text{O}_p$ data from isolated skeletal elements of Ichthyosauria, Plesiosauria and Metriorhynchidae from deposits of different localities and ages has shed light on the real potential of these organisms as biotracers of $\delta^{18}\text{O}_{sw}$. Indeed, $\delta^{18}\text{O}_p$ values from Ichthyosauria tooth and bone remains appear to record latitudinal and local variations of $\delta^{18}\text{O}_{sw}$. They therefore appear to be good tracers of spatial and temporal variations in the isotope composition of oxygen in the Mesozoic oceans. However, the signals related to the physiology and the environment being difficult to decouple, it is not possible to determine from only a value of $\delta^{18}\text{O}_p$ of Ichthyosauria, a robust estimate of the value of the local $\delta^{18}\text{O}_{sw}$. For the Plesiosauria, the acquisition of new $\delta^{18}\text{O}_p$ data from dental and bone remains from high latitude organisms (between 40° and 60°N) would make it possible to assess the potential of their $\delta^{18}\text{O}_p$ values as tracers of spatiotemporal variations of $\delta^{18}\text{O}_{sw}$.

Remerciements

Après quasiment quatre ans, me voilà (enfin !) à rédiger ces quelques mots pour remercier toutes les personnes qui m'ont aidé, soutenu et accompagné durant ce merveilleux projet.

Mes premiers remerciements iront à mes encadrants Peggy Vincent, Romain Amiot et Sylvain Charbonnier pour la confiance qu'ils m'ont accordée et l'opportunité de réaliser ce travail de thèse. Merci pour votre disponibilité, votre aide, votre encadrement mais surtout pour la patience que vous avez eu lors de nos nombreuses discussions durant lesquelles je vous ai fait part de mes hypothèses les plus farfelues. Je voudrais également remercier Guillaume Suan qui est à l'origine de ce grand projet OXYMORE nous ayant tous réunis.

Merci à toutes les personnes m'ayant donné l'accès aux spécimens étudiés durant ce projet et qui m'ont permis d'amasser cette quantité astronomique d'échantillons actuels et fossiles : Aubrey J. Roberts & Jørn H. Hurum (Natural History Museum of Oslo), Laurent Picot, Jonas Le Mort & Karine Boutillier (Paléospace, Villers-sur-Mer), Nicolas Morel (Musée d'histoire naturelle du Mans), Christine Lefèvre (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), Willy Dabin & Fabien Demaret (Observatoire PELAGIS), Sophie Rajaofera & Michèle Fouché (Musée d'Histoire naturelle d'Auxerre) et Didier Bert (Réserve Naturelle Géologique de Haute-Provence). Je tiens également à remercier très chaleureusement Lene L. Delsett et tous les membres du laboratoire d'Oslo, que j'ai pu côtoyer pour leur accueil (non pas glacial comme en dirait la légende), pour leur gentillesse et pour leur aide durant mon séjour en Norvège.

Merci à toutes les personnes du zoo marin Marineland d'Antibes : Christopher Scala, Sidonie Catteau, la team killer whale et la team dolphin pour m'avoir fourni des échantillons que jamais je n'aurais imaginé avoir entre les mains un jour. Merci à Bénédicte Choux pour les démarches administratives et les demandes de CITES. Merci à Pascal Picot pour son accueil. Un grand merci à Elodie qui a été la première personne à entendre ce projet fou de récolter du sang et du pipi d'orques : quelle idée ! Merci à Cécilia pour toutes les anecdotes, les photos et les histoires sur les orques ainsi que pour ces supers moments passés au congrès de l'EAAM. Enfin, Isabelle, comment te remercier ? Je n'aurai jamais assez de « merci » pour t'exprimer à quel point je suis reconnaissant de l'aide que tu m'as fourni et des personnes que j'ai eu la chance de rencontrer grâce à toi. Merci du fond du cœur !

Merci également aux membres de mon comité de suivi de thèse, Jeremy Martin, Antoine Zazzo et Loïc Segalen, qui m'ont permis de tenir le cap durant ces

quatre années de doctorat et qui ont été de très bon conseil. Merci à Christophe Lécuyer pour nos discussions scientifiques enrichissantes. Merci à François Fourel de m'avoir permis d'effectuer mes analyses isotopiques. Merci à Théo Tacail de m'avoir initié aux rouages des modèles de boîtes et à Sébastien Olive pour l'identification de certaines dents de poissons.

Merci au Centre National de la Recherche Scientifique, au Centre de Recherche en Paléontologie - Paris, au Laboratoire de Géologie de Lyon : Terre, Planètes, Environnement, à l'ENS de Lyon et leur directrice et directeur respectifs pour m'avoir fourni les conditions de travail nécessaires à la réalisation de cette thèse. Merci également à Angelina Bastos, Nadia Guerguadj et Marie-Jeanne Barrier pour toutes les tâches administratives qu'elles ont réalisées pour moi au cours de cette thèse.

Merci à Gilles et Bernard les permanents du R5. Merci à tous mes camarades lyonnais du R5 : Jean, Thomas, Vincent, Yohan, Eve, Jeanne, Hugo. Merci aux parisiens : Alfred, Valentin, Jordan, Alicia, Inessa, Charly, Ludo et Juliette pour votre bonne humeur lors de mes apparitions furtives au Muséum. Mes compères Ségolène, Thibault et Arnaud, je vous remercie pour votre présence dans les bons moments mais surtout quand tout est devenu compliqué certains jours. Merci infiniment pour votre soutien mais aussi d'avoir essayé (je dis bien essayé...) de me faire sortir de ma routine voiture – boulot – voiture – boulot – dodo quand cela était nécessaire. Merci également à Flo, Mymy, Mathou et Caro de m'avoir soutenu tout au long cette thèse.

Merci à mes parents, mes frères, mes grand-mères, Gaëlle et ma belle-famille d'avoir toujours cru en moi, même si tout cela leur semblait plus qu'abstrait.

Enfin, merci à toi Maëlys d'avoir été là, de m'avoir supporté, soutenu, encouragé pendant toutes ces années et d'avoir fait en sorte que je puisse me consacrer à 100 % à la réalisation de cette thèse. Si j'en suis arrivé là aujourd'hui, c'est en grande partie grâce à toi.

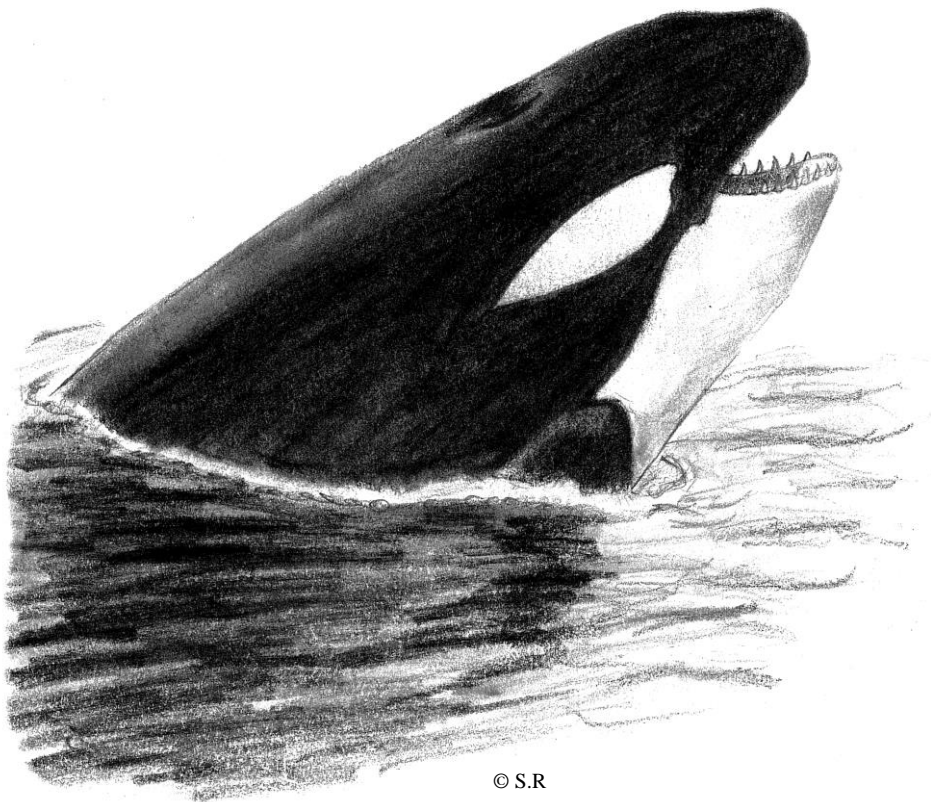
Table des matières

INTRODUCTION	19
CHAPITRE I : LES STRATEGIES THERMOREGULATRICES CHEZ LES VERTEBRES MARINS ACTUELS	25
1.1 IMPORTANCE DE LA THERMOREGULATION CHEZ LES VERTEBRES	25
1.2 TERMINOLOGIE POUR DESIGNER LES STRATEGIES THERMOREGULATRICES DES VERTEBRES MARINS	27
1.2.1 <i>Ectothermie, endothermie et mésothermie</i>	28
1.2.2 <i>Homéothermie et poïkilothermie</i>	30
1.2.3 <i>Notion d'hétérothermies</i>	31
1.3 DETERMINATION DES STRATEGIES THERMOREGULATRICES CHEZ LES VERTEBRES MARINS ACTUELS	33
1.3.1 <i>Le relevé de température in situ</i>	33
1.3.2 <i>L'identification des zones d'échanges de chaleur entre l'organisme et l'environnement</i>	34
1.3.3 <i>La mesure de l'activité métabolique</i>	35
1.3.4 <i>L'ostéo-histologie</i>	36
1.4 MECANISMES DE PRODUCTION DE CHALEUR METABOLIQUE	38
1.4.1 <i>Les mécanismes de production de chaleur métabolique communs aux endothermes et aux ectothermes</i>	38
1.4.2 <i>Le mécanisme de production de chaleur métabolique exclusif aux endothermes : la thermogénèse non-frissonnante</i>	41
1.5 MECANISMES DE REGULATION DE LA TEMPERATURE CORPORELLE CHEZ LES VERTEBRES MARINS	43
1.5.1 <i>Régulation de la température corporelle chez les Cetacea</i>	44
1.5.2 <i>Régulation de la température corporelle chez les Chondrichthyes et les Osteichthyes</i>	51
1.5.3 <i>Régulation de la température corporelle chez les Chelonioidea</i>	56
1.6 MECANISMES DE THERMOLYSE CHEZ LES VERTEBRES MARINS	58
CHAPITRE II : LES REPTILES MARINS DU MESOZOÏQUE	63
2.1 LA TERRE AU MESOZOÏQUE	63
2.1.1 <i>Paléogéographie</i>	63
2.1.2 <i>Paléoclimat</i>	65
2.2 LES REPTILES MARINS DU MESOZOÏQUE : FOCUS SUR LES ICHTHYOSAURIA, LES PLESIOSAURIA ET LES METRIORHYNCHIDAE	73
2.2.1 <i>Evolution, morphologie et locomotion</i>	74
2.2.2 <i>Ecologie et régime alimentaire</i>	84
2.3 THERMOPHYSIOLOGIE DES ICHTHYOSAURIA, DES PLESIOSAURIA ET DES METRIORHYNCHIDAE	86
2.3.2 <i>Indices liés à la morphologie et à la locomotion</i>	88
2.3.3 <i>Indices liés à la reproduction</i>	89
2.3.4 <i>Indices ostéo-histologiques</i>	89
2.3.5 <i>Indices isotopiques et chimiques</i>	90
2.4 CONCLUSION ET PROBLEMATIQUE SCIENTIFIQUE	132
CHAPITRE III : LES ISOTOPES DE L'OXYGENE CHEZ LES VERTEBRES : PROXYS DE LA THERMOPHYSIOLOGIE DES VERTEBRES MARINS ACTUELS ET FOSSILES	137
3.1 LES ISOTOPES DE L'OXYGENE	137
3.1.1 <i>Définition</i>	137
3.1.2 <i>Les mécanismes de fractionnement isotopique</i>	139

3.1.3	Mesure des compositions isotopiques, notation delta (δ) et calibration.....	141
3.2	LE $\delta^{18}\text{O}$ DES TISSUS BIOLOGIQUES DES VERTEBRES MARINS : UN PROXY DES	
	PARAMETRES OCEANIQUES	143
3.2.1	Le cycle de l'oxygène : de l'environnement aux tissus biologiques des vertébrés marins	143
3.2.2	L'oxygène de l'eau bue.....	145
3.2.3	L'oxygène issu de la nourriture	149
3.2.4	L'eau transcutanée et la vapeur d'eau inhalée	151
3.2.5	L'oxygène perdu en direction de l'environnement.....	151
3.3	ENREGISTREMENT DU SIGNAL ISOTOPIQUE DE L'OXYGENE DANS LES FLUIDES	
	CORPORELS.....	152
3.4	ENREGISTREMENT DU SIGNAL ISOTOPIQUE DE L'OXYGENE DANS LES TISSUS	
	MINERALISES	153
3.4.1	L'os : formation, croissance et remodelage	153
3.4.2	Les dents	157
3.5	LE $\delta^{18}\text{O}$ DE LA BIOAPATITE : UN INDICATEUR DE LA TEMPERATURE CORPORELLE DES	
	VERTEBRES	160
3.6	MATERIEL ECHANTILLONNE, PREPARATION ET ANALYSES ISOTOPIQUES	162
3.6.1	Analyses isotopiques des eaux de bassins et des fluides corporels de vertébrés marins	163
3.6.2	Analyses isotopiques de la bioapatite des vertébrés marins actuels et fossiles	167
 CHAPITRE IV : VARIABILITE INTRA-SQUELETTIQUE DU $\delta^{18}\text{O}_\text{P}$		
CHEZ LES VERTEBRES MARINS ACTUELS		
177		
4.1	ETAT DE L'ART DE LA VARIABILITE INTRA-SQUELETTIQUE DU $\delta^{18}\text{O}_\text{P}$ CHEZ LES	
	VERTEBRES	178
4.2	ORGANISMES ETUDIES ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE	183
4.2.1	Vertébrés marins étudiés	183
4.2.2	Choix des éléments squelettiques et définition des régions squelettiques	185
4.3	RESULTATS ET INTERPRETATION DES VARIATIONS SPATIALES INTRA-SQUELETTIQUE	
	DU $\delta^{18}\text{O}_\text{P}$.....	186
4.3.1	Article scientifique publié : <i>Intra-skeletal variability in phosphate oxygen isotope composition reveals regional heterothermies in marine vertebrates</i>	187
4.3.2	Le phoque commun <i>Phoca vitulina vitulina</i>	233
4.4	IMPACT DE LA VARIABILITE INTRA-SQUELETTIQUE DU $\delta^{18}\text{O}_\text{P}$ SUR LA RECONSTITUTION	
	DES PARAMETRES OCEANOGRAPHIQUES	238
4.4.1	Les vertébrés marins actuels : biotraceurs des paramètres océaniques	239
4.4.2	Exemple d'implications pour les études paléoenvironnementales.....	249
4.5	CONCLUSION	250
 CHAPITRE V : CARACTERISATION DU $\delta^{18}\text{O}$ DE L'EAU		
CORPORELLE CHEZ LES VERTEBRES MARINS ACTUELS ET		
FOSSILES		
255		
5.1	ARTICLE SCIENTIFIQUE SOUMIS : DETERMINATION OF WATER BALANCE IN <i>ORCINUS</i>	
	<i>ORCA</i> AND <i>TURSIOPS TRUNCATUS</i> USING OXYGEN ISOTOPES.....	256
5.2	ESTIMATION DE L'EQUILIBRE HYDRIQUE CHEZ LES REPTILES MARINS DU	
	MESOZOÏQUE	307
5.2.1	Contribution de l'eau salée environnante au réservoir d'eau corporelle chez les reptiles marins du Mésozoïque	307
5.2.2	Contribution de l'eau libre des proies au réservoir d'eau corporelle chez les reptiles marins du Mésozoïque	309
5.2.3	Contribution de l'eau métabolique au réservoir d'eau corporelle chez les reptiles marins du Mésozoïque	310

5.3 ESTIMATION DE L'ENRICHISSEMENT EN ^{18}O DE L'EAU CORPORELLE DES REPTILES MARINS DU MESOZOÏQUE	312
5.4 NOUVELLES ESTIMATIONS DES TEMPERATURES CORPORELLES DES REPTILES MARINS DU MESOZOÏQUE	315
5.5 CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	318
CHAPITRE VI : CARACTERISATION DES HETEROOTHERMIES REGIONALES CHEZ LES REPTILES MARINS DU MESOZOÏQUE .	323
6.1 PROVENANCE DES SPECIMENS ETUDIES ET CONTEXTES PALEOENVIRONNEMENTAUX	323
6.1.1 <i>L'Elasmosauridae de Saint-Rémy du Val</i>	323
6.1.2 <i>Le Metriorhynchus aff. superciliosus des Falaises des Vaches Noires</i>	324
6.1.3 <i>L'Ichthyosaure de Coulangeron</i>	326
6.1.4 <i>Les Ichthyosauria et les Plesiosauria du Membre Slottsmøya</i>	328
6.1.5 <i>Les éléments squelettiques isolés</i>	335
6.2 METHODES	336
6.2.1 <i>Compositions isotopiques de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}_p$, $\delta^{18}\text{O}_c$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}_c$) de la bioapatite</i>	336
6.2.2 <i>Caractérisation de la composition minéralogique des échantillons</i>	336
6.3 INFLUENCE DE LA DIAGENESE SUR LE SIGNAL ISOTOPIQUE DE L'OXYGENE	337
6.3.1 <i>Schéma biostratinomique et processus diagenétiques</i>	337
6.3.2 <i>Les structures minéralisées vs les processus diagenétiques</i>	339
6.3.3 <i>Méthodes d'évaluation de la diagenèse</i>	342
6.4 RESULTATS	344
6.5 PRESERVATION DU SIGNAL ISOTOPIQUE BIOLOGIQUE	353
6.5.1 <i>Etat de préservation des spécimens sub-complets et minéralogie des éléments squelettiques</i>	353
6.5.2 <i>Teneurs en carbonate de la bioapatite et indices isotopiques</i>	358
6.5.3 <i>$\delta^{18}\text{O}_p$ vs porosité</i>	361
6.6 CARACTERISATION DES HETEROOTHERMIES REGIONALES CHEZ LES REPTILES MARINS DU MESOZOÏQUE	363
6.6.1 <i>Temps d'incorporation de l'oxygène dans la bioapatite et variations du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ au cours du temps</i>	363
6.6.2 <i>Tentative d'interprétation de la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ d'un point de vue thermophysique</i>	365
6.6.3 <i>Estimation de la température de minéralisation des dents d'Ichthyosauria</i>	368
6.6.4 <i>Gamme de température de minéralisation des éléments squelettiques chez les reptiles marins du Mésozoïque</i>	370
6.7 UTILISATION DES REPTILES MARINS DU MESOZOÏQUE COMME TRACEURS DU $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ DES OCEANS DU MESOZOÏQUE	371
6.8 CONCLUSIONS.....	375
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES.....	381
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	387
LISTE DES FIGURES.....	452
LISTE DES TABLEAUX	462
LISTE DES ANNEXES	466
ANNEXES	467

Introduction



© S.R

Introduction

L'Océan exerce une forte influence sur le climat de la Terre. Par l'intermédiaire de ses échanges continuels avec l'atmosphère, l'Océan absorbe, stocke, transporte et redistribue la chaleur à travers la surface du globe (Bryden et Imawaki, 2001 ; Toggweiler et Russell, 2008 ; Abraham *et al.*, 2013). Actuellement, la température des mers et des océans augmente et cela modifie de façon importante le pompage du CO₂ ainsi que les interactions entre les masses d'eau et l'atmosphère, et donc, le climat à la surface de la Terre (Maier-Reimer *et al.*, 1996 ; Passow et Carlson, 2012 ; Yamamoto *et al.*, 2018 ; Friedlingstein *et al.*, 2022). L'un des enjeux de la génération de chercheurs actuelle est de comprendre, modéliser et prévoir quel est, et quel sera, l'impact de cette augmentation de la température des océans sur le climat et la biodiversité marine et terrestre. Pour étudier l'évolution des paramètres physico-chimiques des océans et ses conséquences, les scientifiques compilent un nombre important de données de température, de salinité, de pH et de composition isotopique de l'oxygène des océans ($\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$) par l'intermédiaire de mesures satellites ou de prélèvements *in situ* lors des campagnes océanographiques (exemple : Pierre *et al.*, 1986 ; Gat *et al.*, 1996 ; Meredith *et al.*, 1999 ; Srivastava *et al.*, 2007). D'autres, développent de nouvelles méthodes en lien avec les vertébrés marins qui, munis d'instruments de mesures portatifs géoréférencés, agissent comme de véritables biotraceurs des paramètres physico-chimiques des océans actuels (en général [e.g.] Weimerskirch *et al.*, 1995 ; Bentaleb *et al.*, 2011 ; Treasure *et al.*, 2017 ; Guinet, 2018 ; Harcourt *et al.*, 2019). Malheureusement, ces méthodes sont inapplicables pour l'étude des océans du passé. Or, l'étude des océans dans le passé offre une véritable opportunité de déterminer l'impact du réchauffement des océans sur la biodiversité puisque de multiples épisodes de réchauffement, mais aussi de refroidissement, ont eu lieu au cours de l'histoire de la Terre et en particulier au Mésozoïque (251,9 à 66,0 Ma [millions d'années] ; Dera *et al.*, 2011 ; Korte *et al.*, 2015 ; Landwehrs *et al.*, 2021).

Pour estimer les paramètres physico-chimiques des océans du passé tels que la température (T) et le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$, les paléontologues utilisent, depuis les années 1960, la composition isotopique de l'oxygène de la bioapatite des vertébrés marins ($\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$), le minéral formant les dents, les os et les écailles de certains Chondrichthyes HUXLEY, 1880 et Osteichthyes HUXLEY, 1880. La composition isotopique de l'oxygène de la bioapatite des vertébrés marins est particulièrement intéressante pour les paléontologues puisqu'elle est dépendante de la température de minéralisation de la bioapatite et de la composition isotopique de l'eau issue de l'environnement de vie de l'animal. Ainsi, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ des restes squelettiques et dentaires des vertébrés marins ectothermes poïkilothermes (Chondrichthyes et Osteichthyes),

dont la température corporelle est égale et covarie avec celle de l'environnement, ont par le passé été très souvent utilisées pour estimer la température des océans du Mésozoïque (par exemple [ex.] : Longinelli, 1966 ; Longinelli et Nuti, 1968 ; Kolodny *et al.*, 1983 ; Lécuyer *et al.*, 1996 ; Pucéat *et al.*, 2003). Cependant, ces estimations de températures des océans du Mésozoïque sont souvent considérées comme trop incertaines à cause de leur dépendance au $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$, dont les valeurs sont actuellement peu contraintes pour le Mésozoïque, un intervalle clé dans l'histoire du climat de la Terre. Seulement, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des océans du Mésozoïque sont difficiles à estimer. En effet, pour déterminer la composition isotopique de l'oxygène des océans du passé, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ des restes squelettiques et dentaires d'organismes capables de maintenir une température corporelle dans une gamme de température restreinte, tels que les Cetacea BRISSON, 1762 (Morrison, 1962 ; Hampton *et al.*, 1971 ; Yeates et Houser, 2008), les Crocodylomorpha HAY, 1930 (voir Markwick, 1998 et les références présentes au sein de l'étude) et les Chelonioidea BAUR, 1893 (Dunham *et al.*, 1989 ; Barrick *et al.*, 1999), sont généralement utilisés (Barrick *et al.*, 1992 ; Lécuyer *et al.*, 1996 ; Billon-Bruyat *et al.*, 2005 ; Amiot *et al.*, 2008 ; Coulson *et al.*, 2008). L'utilisation de ces organismes pour estimer les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des masses d'eau de l'époque étudiée repose sur l'hypothèse selon laquelle si la température corporelle et donc la température de minéralisation de la bioapatite est constante, alors, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ de leurs tissus minéralisés sont uniquement dépendantes de la composition isotopique de l'eau bue issue de l'environnement de vie de l'organisme. Or, l'utilisation des Cetacea pour reconstruire les variations des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des océans au cours du Mésozoïque est impossible puisqu'ils ne sont connus dans l'environnement marin qu'à partir du Cénozoïque (Eocène : 53 à 45 Ma ; Uhen 2010 ; Fordyce 2018). De la même façon, l'utilisation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ des tissus minéralisés des Crocodylomorpha marins et des Chelonioidea est limitée par leur rareté dans les archives sédimentaires marines au Mésozoïque (Bardet *et al.*, 2014 ; Martin *et al.*, 2014).

De plus, ces études paléoenvironnementales sont généralement fondées sur la mesure du $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ d'éléments squelettiques isolés et sur l'hypothèse forte selon laquelle les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ du squelette des vertébrés marins sont homogènes au sein d'un individu. Toutefois, il est connu que les stratégies développées par les vertébrés marins pour réguler leur température corporelle induisent des variations locales de température corporelle (Tomilin, 1950 ; Irving et Hart, 1957 ; Carey et Teal, 1969 ; Carey *et al.*, 1971), et donc potentiellement des variations des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ enregistrées dans les différentes régions squelettiques, compte tenu du lien existant entre la température et le $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ (ex. : Lécuyer *et al.*, 2013).

Pour caractériser les variations spatiales et temporelles des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des océans du Mésozoïque, les vertébrés marins de l'époque tels que les Ichthyosauria BLAINVILLE, 1835, les Plesiosauria BLAINVILLE, 1835 et les Metriorhynchidae FITZINGER, 1843 pourraient être de bons candidats puisque plusieurs études paléobiogéographiques (Bardet *et al.*, 2014 ; Delsett *et al.*, 2019 ; Rogov *et al.*, 2019 ; Zverkov et Efimov, 2019 ; Zverkov et Prilepskaya, 2019), ostéo-histologiques (de Buffrénil et Mazin, 1990 ; Delsett et Hurum, 2012 ; Fleischle *et al.*, 2018) et géochimiques (Bernard *et al.*, 2010 ; Séon *et al.*, 2020) ont émis l'hypothèse selon laquelle ces organismes possédaient une température corporelle élevée et possiblement constante. Compte tenu de leur large distribution géographique et stratigraphique, la composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate de leurs tissus minéralisés pourrait donc constituer une excellente archive pour estimer les valeurs et les variations du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des océans du Mésozoïque. Cependant, pour utiliser ces organismes comme traceurs, il est nécessaire en premier lieu de définir de façon précise leurs stratégies thermorégulatrice, l'homogénéité intra-squelettique des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ et la relation existante entre la composition isotopique de l'oxygène de leur eau corporelle ($\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$) avec celle du milieu environnant ($\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$). L'objectif de ce travail de thèse est donc de répondre à ces différentes questions afin d'évaluer le potentiel des Ichthyosauria, des Plesiosauria et des Metriorhynchidae en tant que biotraceurs des paramètres physico-chimiques des océans du Mésozoïque.

Pour cela, le premier chapitre du manuscrit de thèse introduit les stratégies thermorégulatrices adoptées par les vertébrés marins actuels. Il fournit et définit les termes utilisés dans la littérature ainsi que les informations essentielles concernant la production de chaleur et les mécanismes de régulation de la température corporelle chez ces organismes. Le second chapitre présente de façon générale les groupes de reptiles marins étudiés dans le cadre de ce travail de thèse (Ichthyosauria, Plesiosauria, Metriorhynchidae) ainsi que le cadre paléogéographique et paléoclimatique du Mésozoïque. Une attention particulière est portée sur le Jurassique et la Téthys occidentale puisque la quasi-totalité des spécimens étudiés proviennent de cette période et de cette localité. Le troisième chapitre expose les principes de la géochimie isotopique, la liste du matériel échantillonné ainsi que les protocoles chimiques et les méthodes analytiques employées au cours de la thèse. Une brève description des processus de minéralisation des éléments squelettiques et des dents est également présentée. Ces trois premiers chapitres dressent un état de l'art et permettent de soutenir les interprétations réalisées dans la seconde partie du manuscrit dédiée aux axes de réflexion développés au cours de ce travail de thèse. Dans cette seconde partie du manuscrit, le quatrième chapitre discute de la variabilité spatiale à l'échelle de l'individu des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ chez les vertébrés marins

actuels au regard des différentes stratégies thermorégulatrices adoptées. Il démontre la robustesse de la méthode utilisée pour caractériser les hétérothermies régionales par l'intermédiaire de la variabilité intra-squelettique des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$. A la suite de cela, une section est consacrée aux implications paléoenvironnementales et aux limites de l'utilisation de certains organismes et éléments squelettiques pour la reconstitution des paramètres physico-chimiques des océans (T et $\delta^{18}\text{O}_{sw}$). Le cinquième chapitre s'intéresse aux mécanismes du maintien de l'équilibre hydrique chez les vertébrés marins actuels et fossiles, et permet de contraindre la relation entre les valeurs de la composition isotopique de l'oxygène de l'eau corporelle, à partir de laquelle minéralisent les éléments squelettiques, et celles de la composition isotopique de l'eau environnementale ($\delta^{18}\text{O}_{sw}$). Enfin, le dernier chapitre est consacré à la caractérisation des stratégies thermorégulatrices de quelques reptiles marins du Mésozoïque (Ichthyosauria, Plesiosauria et Metriorhynchidae) ainsi qu'à leur utilisation en tant que biotraceurs de la composition isotopique de l'oxygène des océans de l'époque.

Ce travail de thèse s'inscrit dans le cadre du projet ANR OXYMORE (*Oxygen Isotope ratios of Mesozoic Oceans Revisited*) dont l'objectif est de reconstituer les variations du $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ des océans du Mésozoïque.

Chapitre 1



© S.R

Chapitre I : Les stratégies thermorégulatrices chez les vertébrés marins actuels

Les termes utilisés pour décrire les stratégies thermorégulatrices des vertébrés actuels sont multiples et leurs définitions respectives ont évolué au cours des décennies. Dans ce chapitre, les termes qui sont le plus souvent employés dans la littérature et au long de ce manuscrit sont développés et définis. Les méthodes permettant de caractériser les stratégies thermorégulatrices sont rapidement présentées puis une description succincte des mécanismes de production de chaleur et des processus de régulation de la température corporelle chez les vertébrés marins est fournie. Afin que le propos soit le plus cohérent possible avec la problématique générale qui est de définir la stratégie thermorégulatrice des Ichthyosauria, des Plesiosauria et des Metriorhynchidae, seuls les processus de régulation de la température corporelle des vertébrés marins seront développés. Dans ce manuscrit seront regroupés sous le terme vertébrés marins, les mammifères marins (les Cetacea, les Sirenia ILLIGER, 1811 et les Pinnipedia ILLIGER, 1811), les Chondrichthyes, les Osteichthyes, les Chelonioidea, les serpents marins (Hydrophiinae FITZINGER, 1843 et Laticaudinae COPE, 1879). L'ours polaire (*Ursus maritimus* PHIPPS, 1774), la loutre de mer (*Enhydra lutris* LINNÆUS, 1758), l'iguane marin (*Amblyrhynchus cristatus* BELL, 1826), le crocodile marin (*Crocodylus porosus* SCHNEIDER, 1801) ainsi que les oiseaux marins ne seront pas développés puisque ces organismes passent une partie non-négligeable de leur vie sur la terre ferme. Les mécanismes de régulation de la température corporelle de ces organismes seront quelques fois mentionnés pour apporter des précisions, mais ne seront pas détaillés.

1.1 Importance de la thermorégulation chez les vertébrés

Plusieurs études expérimentales ont montré que l'efficacité des capacités motrices, auditives, visuelles, reproductives et digestives des vertébrés était étroitement liée à la température à laquelle se déroulent les réactions chimiques au sein du corps, soit à la température corporelle (**Figure 1** ; Huey et Stevenson, 1979 ; Huey et Kingsolver, 1989 ; Payne *et al.*, 2016 ; Lear *et al.*, 2019 ; Smirnov et Smirnova, 2020). Cette observation découle des considérations thermodynamiques selon lesquelles les systèmes chimiques et physiologiques

ont un rendement plus important à température élevée (Angilletta Jr *et al.*, 2010). Néanmoins, bien qu'il y ait des avantages à ce que la température corporelle soit élevée, celle-ci ne doit pas dépasser une certaine valeur, appelée température létale supérieure ou encore température critique supérieure (TCS), au risque d'engendrer une dénaturation des composants de la membrane cellulaire et une déstabilisation des protéines qui entraîneraient la mort de la cellule (Moyes et Schulte, 2014 ; Favilla et Costa, 2020). A l'antipode, lorsque la température corporelle est inférieure à la température critique inférieure (TCI), les principales fonctions physiologiques ne sont pas opérationnelles et ceci peut entraîner la mort de l'organisme puisque dans ces conditions il n'est plus capable de se nourrir ou de se déplacer pour échapper aux prédateurs (Huey et Stevenson, 1979 ; Heinrich, 1981 ; Huey, 1982 ; Knapp et Casey, 1986 ; Dunham *et al.*, 1989 ; Polo-Cavia *et al.*, 2012). Ainsi, la régulation de la température corporelle orchestrée par les stratégies thermorégulatrices est primordiale pour que la réalisation des réactions biologiques et physiologiques ait lieu dans cette gamme de température optimale (Stevenson, 1985).

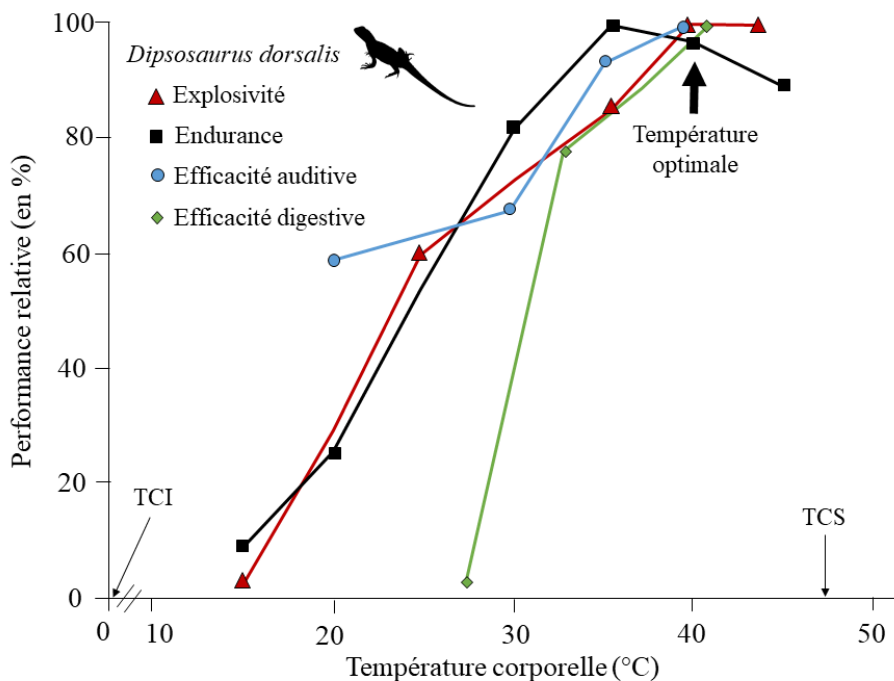


Figure 1 : Performance relative de plusieurs paramètres physiologiques chez l'iguane du désert *Dipsosaurus dorsalis* BAIRD & GIRARD 1852, en fonction de sa température corporelle. TCI et TCS correspondent respectivement à la température critique inférieure et supérieure. Figure modifiée d'après Huey et Kingsolver (1989). L'explosivité correspond à la capacité d'un organisme à enclencher, en un temps court, une forte contraction musculaire.

1.2 Terminologie pour désigner les stratégies thermorégulatrices des vertébrés marins

La discipline ayant pour champ d'étude les tissus et les fonctions liées à la régulation de la température corporelle d'un organisme est appelée thermophysologie. Les stratégies thermorégulatrices représentent quant à elles les mécanismes et les adaptations permettant à un organisme de réguler sa température corporelle. Historiquement, la caractérisation de la thermophysologie des vertébrés a pendant longtemps été réduite à la distinction entre :

- Les organismes dits « à sang froid » regroupant chez les vertébrés marins, le crocodile marin *Crocodylus porosus*, l'iguane des Galapagos *Amblyrhynchus cristatus*, les serpents (Hydrophiinae et Laticaudinae), les Chelonioida (Cheloniidae OPPEL, 1811 et Dermochelyidae FITZINGER, 1843), les Chondrichthyes et les Osteichthyes.
- Les organismes dits « à sang chaud » regroupant chez les vertébrés marins, les Mammalia LINNÆUS, 1758 (Cetacea, Sirenia et Pinnipedia) et les Aves LINNÆUS, 1758.

Au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, le développement de la physiologie a progressivement estompé cette distinction artificiellement simple entre les espèces « à sang froid » et « à sang chaud ». En effet, il existe dans la nature actuelle de nombreux exemples qui sortent de cette vision dichotomique. Par exemple, certains mammifères et oiseaux présentent une cyclicité de température corporelle (ex. : [Ruf et Geiser, 2015](#)) ; alors que certains requins, thons ou tortues sont capables de produire suffisamment de chaleur corporelle pour élever leur température corporelle au-dessus de la température de l'eau dans laquelle ils vivent ([Clarke et Pörtner, 2010](#) ; [Legendre et Davesne, 2020](#)).

Les stratégies thermorégulatrices utilisées par les organismes marins actuels sont donc extrêmement diversifiées au point que « l'exception pourrait être la règle ». Ceci est d'autant plus important à prendre en compte lors de la détermination des stratégies thermorégulatrices des vertébrés marins fossiles pour lesquels de nombreuses lignées sont aujourd'hui éteintes. Afin d'améliorer la caractérisation des stratégies thermorégulatrices, des concepts plus précis que la dichotomie « sang froid » vs « sang chaud » ont été définis ([Bligh et Johnson, 1973](#) ; [Cubo et al., 2021](#)). Ces termes font référence à la source de chaleur permettant d'augmenter la température corporelle d'un organisme (endotherme vs ectotherme), à l'évolution de la température corporelle interne en fonction du temps (homéotherme vs poïkilotherme) ainsi qu'à l'homogénéité de la température corporelle au sein d'un organisme (hétérothermies régionales). La définition de ces termes est l'objet des sections suivantes.

1.2.1 Ectothermie, endothermie et mésothermie

La chaleur corporelle d'un organisme permettant d'augmenter sa température corporelle provient de deux sources qui sont : la chaleur de l'environnement et celle produite par l'individu lui-même communément appelée « chaleur métabolique ». L'identification de la source principale de la chaleur permettant à l'organisme d'augmenter sa température corporelle donne l'opportunité de faire la distinction entre les organismes endothermes et ectothermes.

Les organismes ectothermes (du grec ancien, composé de ἐκτός, *ektos* « dehors » et de θερμός, *thermos* « chaud ») sont majoritairement dépendants d'un point de vue thermique de la chaleur de leur environnement de vie pour augmenter leur température corporelle (Clarke et Pörtner, 2010 ; Rowland *et al.*, 2015). Pour cette raison, les vertébrés marins ectothermes (le crocodile marin *Crocodylus porosus*, l'iguane marin des Galapagos *Amblyrhynchus cristatus*, les serpents (Hydrophiinae et Laticaudinae), les Chelonioida, les Chondrichthyes et les Osteichthyes) sont principalement inféodés aux basses latitudes (Behrens et Lafferty, 2007 ; Fisher *et al.*, 2008 ; Rasmussen *et al.*, 2011 ; Edgar *et al.*, 2017), où les températures océaniques de surface élevées leur permettent de rapidement ajuster leur température corporelle dans une gamme de températures compatible avec les principales fonctions biologiques (**Figure 1**). Parmi les ectothermes, se distinguent les organismes thermoconformes caractérisés par une absence de régulation thermique (les invertébrés tels que les bivalves, les brachiopodes, etc.), et les organismes thermorégulateurs qui régulent leur température corporelle (ex : le lézard vivipare *Zootoca vivipara* JACQUIN, 1787 ; Huey et Slatkin, 1976 ; Herczeg *et al.*, 2003 ; Muñoz et Losos, 2018). Les vertébrés marins ectothermes sont principalement des organismes thermorégulateurs puisque l'ajustement de leur température corporelle est principalement réalisé par des modifications comportementales comme l'exposition au soleil (héliothermie) ou par mouvement dans la colonne d'eau (plus de détails concernant les mécanismes de régulation de la température corporelle sont fournis dans la **section 1.5**).

Les endothermes (du grec ancien, composé de ἔνδον, *endon* « dans » et de θερμός, *thermos* « chaud »), quant à eux, produisent par l'intermédiaire de différents processus suffisamment de chaleur métabolique pour élever leur température corporelle. L'endothermie permet d'atteindre des températures corporelles élevées indépendamment de l'environnement et confère de nombreux avantages : elle permet une croissance rapide (Montes *et al.*, 2007), une extension des niches écologiques (Porter et Kearney, 2009 ; Rolland *et al.*, 2018) et un meilleur rendement lié à l'activité musculaire (Lovegrove, 2017 ; Harding *et al.*, 2021). Toutefois, l'endothermie, très énergivore, nécessite un apport en nutriment et en O₂ très important (ex. : Nagy, 2005). Il est par ailleurs commun de retrouver associé au terme endotherme

l'adjectif tachymétabole, qui définit un organisme ayant un taux métabolique élevé (Lovegrove, 2017).

Selon ces définitions, la production de chaleur métabolique serait donc l'unique source de chaleur pour un endotherme strict d'augmenter sa température corporelle, alors que pour un ectotherme strict, seules les sources de chaleur environnementales lui permettraient d'augmenter sa température corporelle. Ainsi, l'endothermie et l'ectothermie apparaissent deux pôles à l'extrémité d'un continuum, reflétant des différences de proportion concernant la contribution de la chaleur métabolique et de la chaleur environnementale (**Figure 2**). Cependant, cette classification ne reflète pas, à l'image de la distinction « sang froid » et « sang chaud », la réalité biologique. Aucun organisme endotherme ne dépend entièrement de sa production de chaleur interne. Et inversement, les ectothermes produisent de la chaleur métabolique, seulement, celle-ci est généralement trop rapidement dissipée en direction de l'environnement pour pouvoir augmenter à elle seule la température corporelle de l'organisme dans une gamme de température optimale. Les termes « endothermie » et « ectothermie » sont donc des désignations pratiques servant à qualifier des organismes selon leur source principale de chaleur.

Le terme « mésothermie » est récemment apparu dans la littérature et se définit comme un « état » intermédiaire entre l'ectothermie et l'endothermie (**Figure 2** ; Grady *et al.*, 2014). Un organisme est qualifié de mésotherme lorsque sa température corporelle est supérieure à la température environnementale notamment grâce à une production de chaleur métabolique non-négligeable mais surtout par sa capacité à retenir cette chaleur au sein de son corps. La mésothermie est par ailleurs parfois considérée comme un degré de l'endothermie. Il n'est pas rare également de retrouver les organismes mésothermes sous le nom « d'endothermes facultatifs » (Davenport *et al.*, 1990 ; Rowland *et al.*, 2015 ; Tattersall *et al.*, 2016), permettant de faire la distinction entre les « vrais » endothermes (en général les Mammalia et les Aves) et les mésothermes (certains Thunnini STARKS, 1910, Istiophoridae RAFINESQUE, 1810, Xiphiidae SWAINSON, 1839, Lamnidae MÜLLER & HENLE, 1838, Chelonioidea et le saumon des Dieux *Lampris guttatus* BRÜNNICH, 1788).

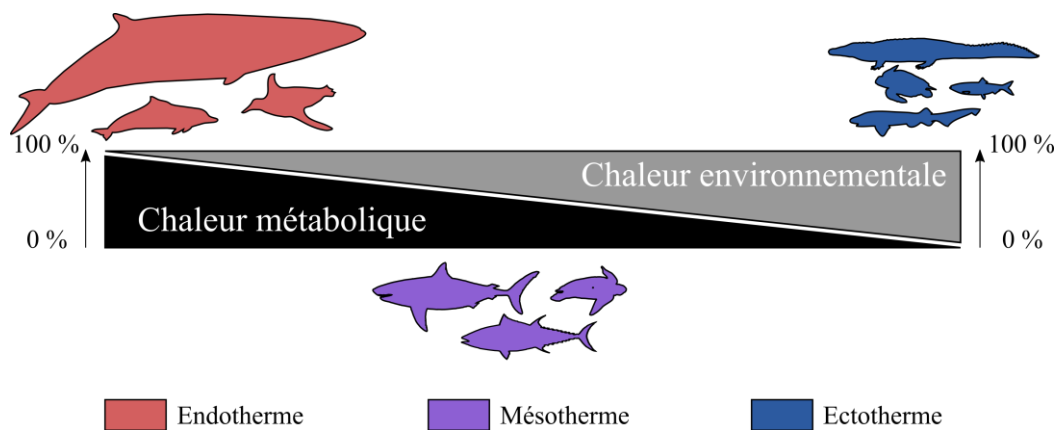


Figure 2 : Représentation schématique de la contribution de chaque source de chaleur chez les vertébrés marins en fonction de leur stratégie thermorégulatrice. Nicolas Séon ©

En résumé, un endotherme est un organisme dont la température corporelle, généralement élevée, est principalement issue de la production de chaleur métabolique. Un ectotherme possède, quant à lui, généralement une température corporelle plus basse que celle d'un organisme endotherme et sa température corporelle est principalement issue de la chaleur de son environnement. Enfin, un mésotherme est un organisme dont la température corporelle parfois élevée est à la fois issue de la chaleur métabolique et de celle de son environnement et ceci dans des proportions assez proches.

1.2.2 Homéothermie et poïkilothermie

Les vertébrés marins, qu'ils soient endothermes, mésothermes ou ectothermes, perdent continuellement de la chaleur corporelle en direction de leur environnement. Alors que les notions d'endothermie et d'ectothermie font référence à la source principale de chaleur à l'origine de la température corporelle, les notions d'homéothermie et de poïkilothermie précisent dans quelle mesure la température corporelle interne (= température de la masse viscérale) varie au cours du temps en faisant abstraction des sources de chaleur. Ainsi, un endotherme et un ectotherme peuvent tout aussi bien être homéotherme ou poïkilotherme bien que généralement l'endothermie est associée à l'homéothermie et l'ectothermie à la poïkilothermie.

Les organismes homéothermes (du grec ancien ὁμοιος, *homoios* « semblable » et θερμός, *thermos* « chaud ») sont caractérisés par le maintien d'une température corporelle dans une gamme de température restreinte (Clarke et Pörtner, 2010 ; Lovegrove, 2017). Comme énoncé précédemment, les homéothermes ne sont pas tous forcément endothermes puisque les

organismes ectothermes vivant dans des environnements thermiques stables, tels que le milieu benthique, sont également considérés comme homéothermes étant donné que leur température corporelle ne varie que très peu au cours du temps si ce n'est au gré des saisons. Chez les endothermes, le maintien de la température corporelle dans une gamme restreinte autour de la température optimale se fait par l'intermédiaire de structures anatomiques et de processus physiologiques qui viennent en complément des mécanismes comportementaux, également présents chez les ectothermes. Ces stratégies de maintien de la température corporelle seront développées un peu plus tard dans le manuscrit (**section 1.5**). Enfin, Paladino *et al.* (1990), ont introduit dans la littérature le terme « gigantothermie » qui fait référence au maintien d'une température corporelle élevée et constante grâce à l'inertie thermique liée à une masse corporelle importante.

Certains vertébrés marins ne parviennent pas à conserver la chaleur métabolique produite impliquant une covariation entre leur température corporelle interne avec les fluctuations thermiques de leur environnement de vie (ex. : Furukawa *et al.*, 2015). Ces organismes sont qualifiés de poïkilothermes (du grec ancien, composé de ποικίλος, poikilos « changeant » et de θερμός, thermos « chaud »). L'amplitude des variations de la température corporelle des organismes poïkilothermes n'est pas nécessairement égale à celle de l'environnement puisque des mécanismes physiologiques, notamment liés à l'inertie de la masse corporelle ou au système cardio-vasculaire, permettent de limiter les pertes de chaleur et donc la diminution de la température corporelle à court terme (cf **section 1.5**).

Ainsi, contrairement à la distinction endotherme-ectotherme uniquement basée sur les capacités intrinsèques de l'animal à produire suffisamment de chaleur métabolique pour élever sa température corporelle, la distinction entre les organismes homéothermes et poïkilothermes nécessite de prendre en compte à la fois les caractéristiques physiologiques et comportementales de l'organisme ainsi que les propriétés thermiques de son environnement de vie.

1.2.3 Notion d'hétérothermies

Bien qu'un organisme endotherme homéotherme puisse maintenir une température corporelle interne élevée et constante, il demeure incapable de maintenir une température corporelle élevée et constante sur l'ensemble du corps car cela est trop coûteux d'un point de vue énergétique. Pour réduire ce coût énergétique, les endothermes homéothermes ont la faculté de laisser chuter la température corporelle de certaines régions de leur corps, généralement les

extrémités des membres ou les appendices, de quelques degrés (Tomilin, 1950 ; Scholander et Schevill, 1955). Ce phénomène appelé hétérothermie régionale permet de limiter les pertes de chaleur en direction de l'environnement par la conduction en réduisant le gradient de température entre l'organisme et l'environnement. Les hétérothermies régionales sont également présentes chez les ectothermes et les mésothermes, mais dans ces cas-là elles font généralement référence à la présence de températures corporelles anormalement élevées au niveau de certains organes ou régions du corps (Carey et Lawson, 1973 ; Carey, 1982 ; Graham et Dickson, 2001).

Dans la suite du manuscrit, les termes ci-dessous accompagnés de leur définition seront employés :

- Thermogénèse : réfère à la production de chaleur métabolique. La thermogénèse peut être de différentes origines (voir **section 1.4**).
- Endotherme : organisme dont la chaleur corporelle lui permettant d'élever sa température corporelle est majoritairement issue de la production de chaleur métabolique.
- Ectotherme : organisme dont la chaleur corporelle lui permettant d'élever sa température corporelle provient majoritairement de la chaleur environnementale.
- Homéotherme : organisme dont la température corporelle interne ne varie que dans une gamme de température étroite ($< 2\text{ }^{\circ}\text{C}$).
- Poikilotherme : organisme dont la température corporelle interne varie avec les variations de la température environnementale.
- Hétérotherme régional : organisme dont la température corporelle n'est pas homogène au sein du corps.

1.3 Détermination des stratégies thermorégulatrices chez les vertébrés marins actuels

Les scientifiques disposent de nombreuses méthodes et outils permettant de déterminer les stratégies thermorégulatrices des vertébrés marins. Celles-ci peuvent s'effectuer à la fois en laboratoire ou sur le terrain et l'apport de ces deux approches permet d'avoir une meilleure compréhension des stratégies thermorégulatrices des vertébrés marins en réponse aux variations thermiques auxquelles ils sont confrontés (Sunday *et al.*, 2011 ; Khaliq *et al.*, 2014). Dans cette section, les méthodes les plus couramment utilisées telles que la prise de température *in situ*, l'identification des échanges de chaleur entre l'organisme et son environnement, et l'estimation de l'activité métabolique seront détaillées. Une partie sera également dédiée à la détermination des stratégies thermorégulatrices à partir des éléments squelettiques très souvent utilisée en paléontologie. D'autres méthodes mesurant en particulier des paramètres liés à la locomotion (vitesse de déplacement, accéléromètre...) peuvent donner des indications sur le métabolisme et donc thermophysologie, mais celles-ci ne seront pas développées dans le cadre de ce travail.

1.3.1 Le relevé de température *in situ*

Pour étudier la thermophysologie d'un organisme, le paramètre clé est la température. La température est une grandeur physique mesurée à l'aide d'un thermomètre et correspond à l'énergie d'un système. La température corporelle interne (appelée *core body temperature* ou *deep body temperature* dans la littérature) est mesurée grâce à un thermomètre classique (Nord *et al.*, 2011 ; Morkel *et al.*, 2012) ou des implants chirurgicaux (Carey et Teal, 1966 ; Hampton *et al.*, 1971 ; Ponganis *et al.*, 2008). Le relevé de température se réalise généralement au niveau rectum ou du cloaque puisque la température corporelle au niveau de cette région du corps est considérée comme la valeur la plus représentative de la température corporelle interne. La manipulation est rapide, peu onéreuse et permet d'avoir une bonne estimation de la température interne de l'animal (Greer *et al.*, 2007 ; Katsumata, 2010). Toutefois, la manutention des organismes lors de la procédure peut entraîner une augmentation locale et momentanée de la température de l'animal par conduction ou à cause du stress (Bouwknicht *et al.*, 2007). De plus, le relevé de température est quelques fois difficile à réaliser notamment sur les organismes marins sauvages, mais cela peut être en partie solutionné par l'utilisation d'implants chirurgicaux.

L'utilisation d'implants chirurgicaux nécessite la mise en place d'une sonde émettrice. La sonde peut être ingérée pour avoir des données gastriques ou placée par intervention chirurgicale pour l'obtention de données sous-cutanées (Carey et Teal, 1966 ; Hampton *et al.*, 1971 ; Ponganis *et al.*, 2008). Les capteurs de température gastriques sont les moins invasifs, mais peuvent ne pas fonctionner aussi bien pour les animaux qui les régurgitent ainsi que pour les organismes chez lesquels le capteur est rapidement éliminé (Favilla et Costa, 2020). Les données de température issues de cette méthode sont également parfois difficilement interprétables puisqu'elles peuvent être biaisées par des proies ou d'eau lors de l'alimentation et de l'hydratation (Wilson et Culik, 1991 ; Grémillet *et al.*, 1998). Le stress ou la fièvre engendrée par la mise en place de l'émetteur sont également des facteurs à prendre en compte lors de l'utilisation des implants chirurgicaux (Bouwknicht *et al.*, 2007), et peuvent aussi biaiser les mesures de températures corporelles.

Les températures corporelles relevées à partir d'un thermomètre offrent des mesures précises et instantanées mais sont difficiles à acquérir en particulier chez les vertébrés marins. Les implants chirurgicaux sont également un très bon moyen d'étudier la thermophysologie des vertébrés marins puisqu'ils offrent en plus un aperçu de la dynamique temporelle de la température corporelle en fonction de la température de l'environnement et de l'activité de l'organisme lorsque l'émetteur est couplé à un accéléromètre (Goldsmith et Sladen, 1961 ; Boyd et Sladen, 1971 ; Taylor *et al.*, 2004). Malheureusement, ces méthodes ne donnent qu'une indication momentanée (de l'heure à quelques jours) de la température corporelle d'une région du corps, mais n'apportent aucune information concernant à la distribution de la température corporelle au sein d'un organisme. Elles sont donc inutiles pour la caractérisation des hétérothermies régionales.

1.3.2 L'identification des zones d'échanges de chaleur entre l'organisme et l'environnement

La quantification des échanges de chaleur entre l'organisme et l'environnement, contrairement à la prise de température, ne donne pas d'informations strict sur la température corporelle, mais possède ses propres avantages. En effet, identifier les zones d'échanges de chaleur entre l'organisme et l'environnement permet d'obtenir des informations concernant les zones du corps les mieux et les moins bien isolées ; et donc d'identifier les régions du corps où la température corporelle est potentiellement variable. La plupart des études de flux de chaleur ont été réalisées sur des animaux en captivité et ont permis d'identifier les fenêtres thermiques,

lieu privilégié d'échanges de chaleur entre l'animal et l'environnement, de plusieurs espèces de vertébrés marins : les nageoires pectorales, la nageoire dorsale et la nageoire caudale chez les Cetacea (Hampton *et al.*, 1971 ; McGinnis *et al.*, 1972 ; Heath et Ridgway, 1999 ; Noren *et al.*, 1999 ; Williams *et al.*, 1999 ; Meagher *et al.*, 2008), les nageoires pectorales et la nageoire caudale chez les Sirenia (Erdsack *et al.*, 2018), la partie distale des membres des Pinnipedia (Kvadsheim *et al.*, 1997 ; Kvadsheim et Folkow, 1997) et les zones de peau chez les Chelonioidea (Heath et McGinnis, 1980 ; Standora *et al.*, 1982).

1.3.3 La mesure de l'activité métabolique

L'endothermie et l'ectothermie sont étroitement liées à l'activité métabolique. Il est donc possible, par la mesure du taux métabolique, de déterminer si un organisme a un métabolisme élevé (tachymétabole), généralement associé à l'endothermie, ou relativement faible (bradymétabole), généralement associé à l'ectothermie. Pour mesurer le taux métabolique, la respirométrie est la méthode la plus utilisée en laboratoire (Carlson *et al.*, 2004), tandis que la méthode de l'eau doublement marquée (*doubly labelled water*) est plus utilisée sur le terrain (Speakman, 1998).

La respirométrie consiste à mesurer la consommation d'O₂ (ou parfois la production de CO₂) d'un organisme au cours du temps et permet d'estimer la taux métabolique basal (BMR pour Basal metabolic rate), exprimées en mL.O₂.h⁻¹ ou en mL.O₂.g⁻¹.h⁻¹, qui reflète le « rythme de vie » de l'animal et donc son activité (Pettersen *et al.*, 2018). Pour les ectothermes poïkilothermes, c'est le taux métabolique standard (SMR pour *Standard Metabolic Rate*) qui est mesuré. Le SMR correspond au taux métabolique au repos d'un ectotherme à une température environnemtale donnée et fixe. La fixation d'une température est importante car le SMR varie avec la température de l'environnement. Les endothermes possèdent un taux métabolique entre 12 et 20 fois plus élevés que celui des ectothermes de taille équivalente (Nagy, 2005). Un des avantages de cette méthode est qu'il est possible de mesurer la consommation d'O₂ de l'organisme d'étude dans plusieurs conditions (Boyd *et al.*, 1995 ; Carlson *et al.*, 2004 ; Clarke et Pörtner, 2010). Cette méthode est considérée comme la meilleure pour avoir accès au taux métabolique et son avantage réside dans le fait que l'utilisateur contrôle la température ambiante et peut acquérir une large gamme de données sous différentes conditions.

La méthode de l'eau doublement marquée est une technique fondée sur les isotopes de l'oxygène et de l'hydrogène pour évaluer les dépenses énergétiques d'un organisme

(ex : [Schoeller, 1988](#) ; [Speakman, 1998](#)). La méthode est basée sur la prémisse qu'après une dose d'eau doublement marquée, $^2\text{H}^{18}\text{O}$, les deux isotopes s'équilibrent avec l'eau corporelle et sont ensuite éliminés de manière différentielle par l'organisme. Le deutérium (^2H) est éliminé uniquement sous forme d'eau, tandis que le ^{18}O est éliminé sous forme d'eau et de dioxyde de carbone (CO_2). Par conséquent, la production de CO_2 peut être calculée en soustrayant l'élimination de ^2H de l'élimination de ^{18}O . Comme la production de CO_2 peut être directement liée à la dépense énergétique, la mesure reflète la dépense énergétique de la vie libre. Elle est considérée comme la méthode d'évaluation de référence et permet de contrôler l'activité métabolique du sujet sans qu'il ne soit entravé par des appareils de mesure. Cependant, cette méthode, nécessite une recapture pour effectuer les prélèvements sanguins ou salivaires.

1.3.4 L'ostéo-histologie

La nature des tissus osseux, déterminée notamment à partir de l'organisation des fibres de collagène, de l'importance et des caractéristiques du système vasculaire, de la taille, forme et orientation des cellules osseuses, fournit des informations sur la vitesse de croissance osseuse et sur le taux métabolique ([Montes et al., 2007](#) ; [Castanet et al., 2010](#)). La description qualitative des caractéristiques énoncés ci-dessus ([de Ricqlès, 1976](#) ; [de Ricqlès et al., 2003](#) ; [Padian et al., 2004](#) ; [Tumarkin-Deratzian, 2007](#)) ainsi que les inférences quantitatives (mesure des canaux et de la taille des ostéocytes) utilisant des méthodes comparatives phylogénétiques permettent à partir de coupes osseuses de réaliser des hypothèses sur les stratégies thermorégulatrices adoptées par les vertébrés ([Legendre et al., 2016](#) ; [Fleischle et al., 2018](#) ; [Cubo et al., 2020](#)).

Depuis les premiers travaux d'Amprino (1947) et de Ricqlès (1969, 1972), l'histologie qualitative est utilisée pour décrire les stratégies thermorégulatrices des organismes actuels et offre l'opportunité d'inférer des estimations de taux métaboliques pour des organismes fossiles. C'est notamment le point fort de cette méthode : étudier la structure osseuse à l'échelle microscopique et nanométrique d'organismes actuels dont la thermophysiologie et l'activité métabolique sont connues, pour ensuite émettre des hypothèses et évaluer les stratégies thermorégulatrices des espèces disparues. L'énergie allouée à la croissance d'un organisme et donc à la croissance de son squelette est une partie de l'énergie totale disponible, répartie en plusieurs pôles de dépense (locomotion, digestion, reproduction, croissance et thermorégulation). Par conséquent, plus le taux métabolique et donc l'énergie disponible est importante, plus la croissance est potentiellement rapide ([de Ricqlès, 1972](#)).

La description des coupes osseuses permet d'identifier les différents types de tissus osseux qui reflètent plusieurs vitesses de croissance (de Ricqlès, 1969 ; Chinsamy, 1997 ; de Margerie *et al.*, 2002 ; de Buffrénil et Quilhac, 2021). Il existe trois grands types de tissus osseux : l'os à fibres enchevêtrées (*woven bone*), l'os à fibres parallèles (*parallel fibered bone*) et l'os à fibres lamellaires (*lamellar bone*), classés par ordre décroissant d'énergie nécessaire pour les produire (de Margerie *et al.*, 2002). L'os à fibres enchevêtrées demande beaucoup d'énergie pour son édification car il se met en place très vite, raison pour laquelle il apparaît désorganisé en microscopie (**Figure 3.B**). A l'opposé, l'os à fibres lamellaires se met en place de manière très lente, ne demandant que très peu d'énergie. Généralement associé à des lignes d'arrêt de croissance (LAGs pour *Line of Arrested Growth*), c'est un os avasculaire qui ne présente aucun ostéocyte, et dont les fibres de collagène sont organisées en rang formant des lamelles (**Figure 3.A**). L'os à fibres parallèles, est un tissu intermédiaire avec une vascularisation assez faible et des fibres organisées de manière parallèle (**Figure 3.C**).

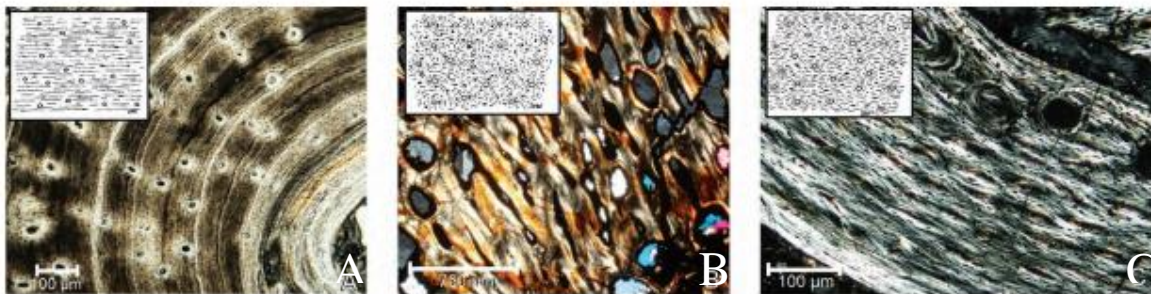


Figure 3 : Observation au microscope des trois grands types osseux. **A.** Os à fibres lamellaires provenant d'un radius d'*Alligator mississippiensis* DAUDIN, 1802. **B.** Os à fibres enchevêtrées d'une vertèbre de *Dimetrodon* COPE, 1878 (Permien). **C.** Os à fibres parallèles d'un fémur de *Confuciusornis* HOU, ZHOU, MARTIN & FEDUCCIA 1995 (Crétacé). Figure extraite de Padian et Lamm (2013).

La seconde méthode, l'ostéo-histologie quantitative, permet d'estimer des taux métaboliques pour les taxons actuels et éteints à partir de coupes osseuses en mesurant la taille des canaux vasculaires et des globules rouges (Legendre *et al.*, 2016 ; Fleischle *et al.*, 2018 ; Cubo *et al.*, 2020). Chez les endothermes, les mécanismes de thermogénèse utilisent une quantité importante d'oxygène ce qui implique une irrigation importante en oxygène des organes par l'intermédiaire du réseau vasculaire. En partant du principe que « les capillaires plus petits [et donc les globules rouges plus petits] sont associés à un potentiel accru d'échange de gaz diffusif » (Snyder et Sheafor, 1999), il est attendu que les organismes endothermes aient des tailles de canaux vasculaires et de globules rouges inférieures à celles des ectothermes. Huttenlocker et Farmer (2017) ont montré que la taille des globules rouges est liée au diamètre

du canal vasculaire osseux qu'il est possible de mesurer sur des sections osseuses. Il a par ailleurs été observé au sein des vertébrés actuels que la taille des globules rouges est plus faible chez les endothermes (Mammalia et Aves) que chez les ectothermes (Amphibia GRAY, 1825, Squamata OPPEL, 1811, Testudines BATSCH, 1788 et Crocodylia OWEN, 1842 ; [Hartman et Lessler, 1964](#) ; [Snyder et Sheafor, 1999](#) ; [Soslau, 2020](#)). La mesure de ces canaux vasculaires sur les coupes osseuses permet alors d'estimer la taille des globules rouges chez les organismes disparus et donc de formuler des hypothèses quant à leur stratégies thermorégulatrices.

1.4 Mécanismes de production de chaleur métabolique

Il existe chez les vertébrés plusieurs mécanismes de production de chaleur métabolique permettant d'augmenter la température corporelle. La production de chaleur métabolique est le résultat de toutes les réactions biologiques ayant lieu au sein d'un organisme ([Davenport et al., 1990](#)). Ainsi, tout être vivant, produit de la chaleur. Certains mécanismes de production de chaleur métabolique sont communs aux endothermes et aux ectothermes tandis que d'autres sont exclusivement présents chez les endothermes. Ces différents mécanismes sont développés de façon succincte dans les sections ci-dessous.

1.4.1 Les mécanismes de production de chaleur métabolique communs aux endothermes et aux ectothermes

1.4.1.1 La thermogénèse liée à la pompe Na^+/K^+ -ATPase

Les cellules utilisent les gradients de concentration ionique (Na^+ et K^+) pour transporter les ions nécessaires au bon fonctionnement des cellules entre le milieu extra-cellulaire et le milieu intra-cellulaire (le cytoplasme). Lorsque ces gradients ioniques sont atténués, la cellule les rétablit par un mécanisme de transport actif commun aux endothermes et aux ectothermes au niveau de la membrane cellulaire par l'action des canaux ioniques et d'une protéine transmembranaire nommée pompe Na^+/K^+ -ATPase ([Else et Hulbert, 1987](#)). Le fonctionnement de cette protéine transmembranaire se fait grâce à l'hydrolyse de l'ATP, car les échanges se font contre le gradient de concentration. Par conséquent, la dégradation de l'ATP produit de

l'énergie qui se dissipe sous forme de chaleur métabolique (**Figure 4**). Chez les vertébrés, il est estimé que la quantité d'énergie dépensée pour le pompage du sodium représente entre 20 et 50 % du métabolisme basal/standard selon la stratégie thermorégulatrice (Else et Hulbert, 1981 ; Rolfe et Brown, 1997). En effet, les endothermes dépensent plus d'énergie que les ectothermes pour maintenir ces gradients (environ 5 fois), car chez les endothermes les gradients sont plus souvent réduits à cause d'une perméabilité membranaire plus élevée (Else et Hulbert, 1987 ; Hulbert et Else, 1990 ; Else *et al.*, 1996).

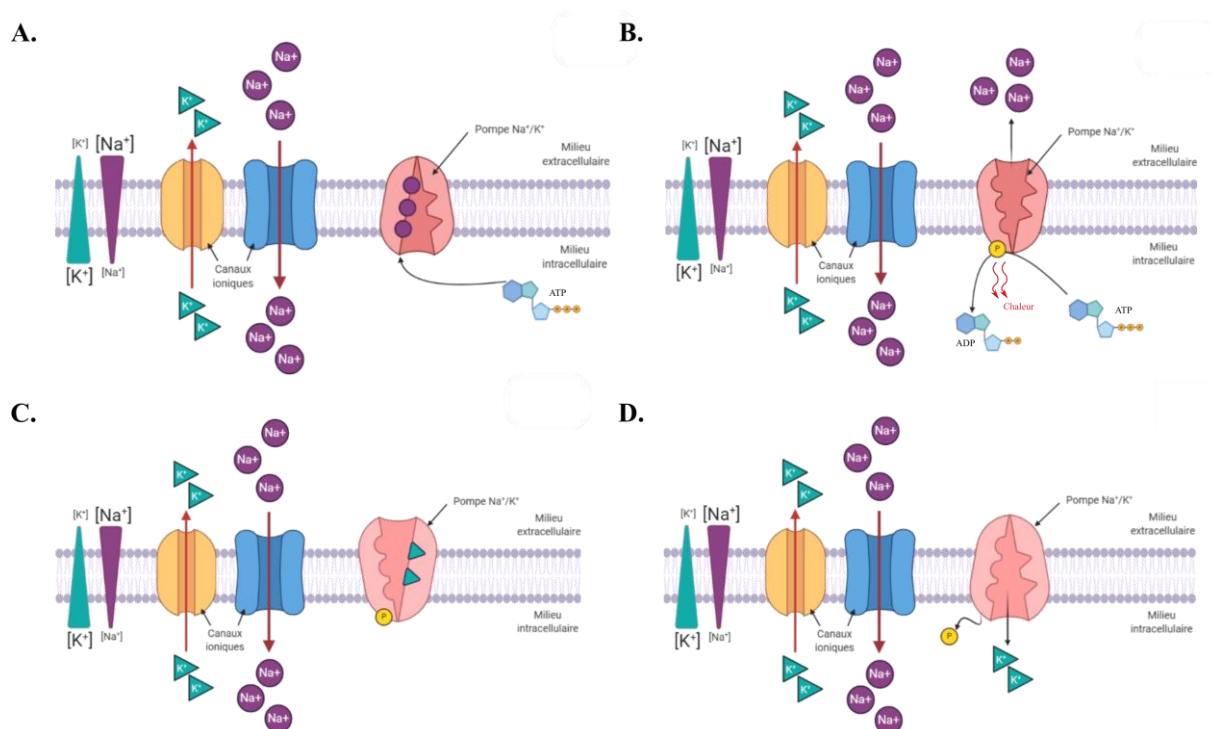


Figure 4 : Représentation schématique du fonctionnement d'un cycle de la pompe Na^+/K^+ -ATPase. **A.** La protéine est en position d'accueil des ions Na^+ . **B.** Une molécule d'ATP vient se fixer sur la protéine et change la conformation de la protéine. La protéine s'ouvre vers l'extérieur et libère les ions Na^+ lors de l'hydrolyse de la molécule d'ATP. **C.** Dans ce même temps, les ions K^+ viennent se fixer sur la protéine. **D.** Le phosphate inorganique se délie de la protéine impliquant un retour à la conformation stable de la protéine. Les ions K^+ sont expulsés vers l'intérieur de la cellule.

1.4.1.2 La thermogénèse liée à l'alimentation (*Heat Increment Feeding*)

Lors de la consommation de nourriture, le taux métabolique de l'animal augmente. La production de chaleur métabolique liée à la prise alimentaire (*HIF for Heat Increment Feeding*) est également connue sous le nom d'action dynamique spécifique (*SDA for Specific Dynamic Action*) ou d'effet thermique des aliments (Favilla et Costa, 2020). Le HIF consiste en la libération de chaleur lors de la digestion, l'absorption, la transformation, l'assimilation des nutriments en particulier lors de l'hydrolyse des macronutriments (Brody et Lardy, 1946 ; Blaxter, 1989).

1.4.1.3 La thermogénèse musculaire et frissonnante

Lors de l'activité musculaire, l'énergie chimique n'est pas entièrement transformée en énergie mécanique (seul ~20 % de l'énergie chimique est convertie en énergie mécanique), le reste, considéré comme un déchet, est transformé en énergie thermique (Hochachka, 1974 ; Block, 1994) et est utilisée par certains organismes pour élever leur température corporelle localement (Carey *et al.*, 1971 ; Block, 1991 ; Block et Finnerty, 1994a ; Dickson et Graham, 2004 ; Davenport, 2012 ; Watanabe *et al.*, 2015).

La production de chaleur métabolique associée à l'activité musculaire peut être également issue d'une contraction musculaire involontaire, la thermogénèse est alors dite frissonnante. Comme pour la contraction musculaire volontaire, les neurones moteurs relâchent les neurotransmetteurs au niveau de l'espace synaptique du muscle. Toutefois, au lieu que la contraction des fibres soit simultanée, la contraction se réalise de façon asynchrone entre les myofibrilles et les sarcomères (= élément constitutif de base des myofibrilles, structure cellulaire responsable de la contraction des fibres musculaires). Puisque la contraction est réalisée de façon asynchrone, ce processus ne produit aucun travail mécanique, mais seulement de la chaleur. Ce mécanisme de production de chaleur métabolique est temporaire et utilisé par tous les vertébrés (Block, 1994 ; Hohtola, 2004) en complément mineur des autres mécanismes de thermogénèse car étant trop demandeur d'un point de vue énergétique, il est considéré comme inefficace lors de l'exposition prolongée au froid.

1.4.2 Le mécanisme de production de chaleur métabolique exclusif aux endothermes : la thermogénèse non-frissonnante

Les mammifères placentaires disposent d'un tissu particulier, nommé tissu adipeux brun (ou *BAT* pour *Brown Adipose Tissue*), qui joue un rôle prépondérant dans la production de chaleur métabolique (Hayward et Lisson, 1992). Contrairement au tissu adipeux « normal » (le tissu adipeux blanc ou lard ou *blubber*), le tissu adipeux brun est spécialisé dans la production de chaleur et participe à la thermogénèse dite non-frissonnante (*NST* pour *Non-Shivering thermogenesis* ; Nibbelink *et al.*, 2002). Les adipocytes du tissu adipeux brun, comparés à ceux du tissu adipeux blanc, comptent un nombre de gouttelettes lipidiques et de mitochondries plus élevé (Hayward et Lisson, 1992 ; Cannon et Nedergaard, 2004 ; **Figure 5**).

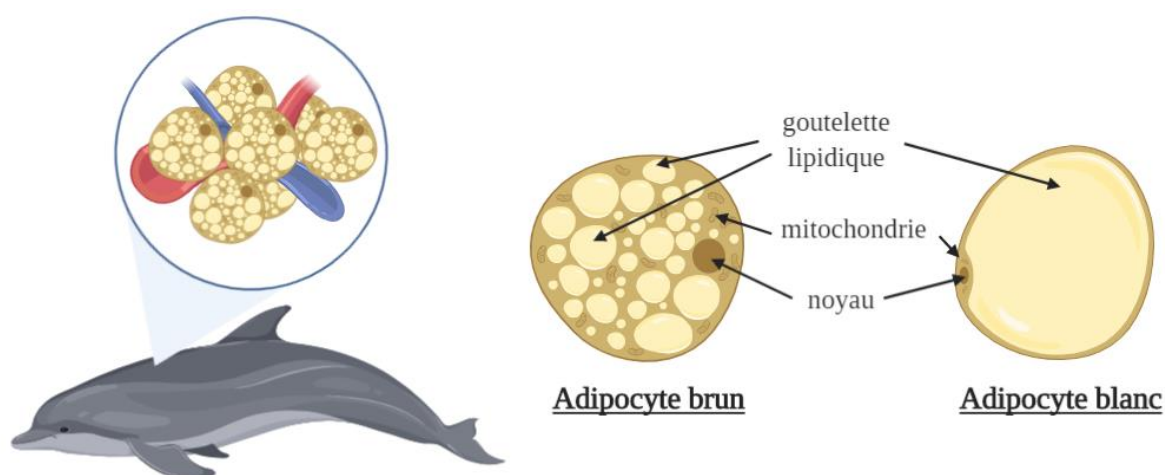


Figure 5 : **A gauche**, localisation du tissu adipeux brun chez le grand dauphin commun (*Tursiops truncatus* MONTAGU, 1821). Les artères et les veines qui irriguent le tissu adipeux brun sont respectivement représentées en rouge et en bleu. **A droite**, représentation schématisée d'un adipocyte brun et d'un adipocyte blanc. Figure créée avec BioRender.com.

C'est au niveau de la protéine membranaire UCP1 (*UnCoupling Protein 1*), aussi appelée thermogénine située dans la membrane cellulaire des mitochondries que la production de chaleur métabolique a lieu (Hayward et Lisson, 1992 ; Clarke et Pörtner, 2010 ; Rowland *et al.*, 2015 ; Bal et Periasamy, 2020). Dans les cellules, la force protomotrice, générée par le gradient de protons établi au travers de la membrane interne mitochondriale par la chaîne respiratoire, est utilisée par les ATP-synthases pour produire de l'ATP. Or, dans les cellules du tissu adipeux brun, la protéine UCP1 capture une partie de ce flux de protons de l'ATP-synthase

pour produire de la chaleur (Cannon et Nedergaard, 2004 ; Oelkrug *et al.*, 2015 ; **Figure 6**). Il en résulte une production d'ATP plus faible, mais une production de chaleur plus importante.

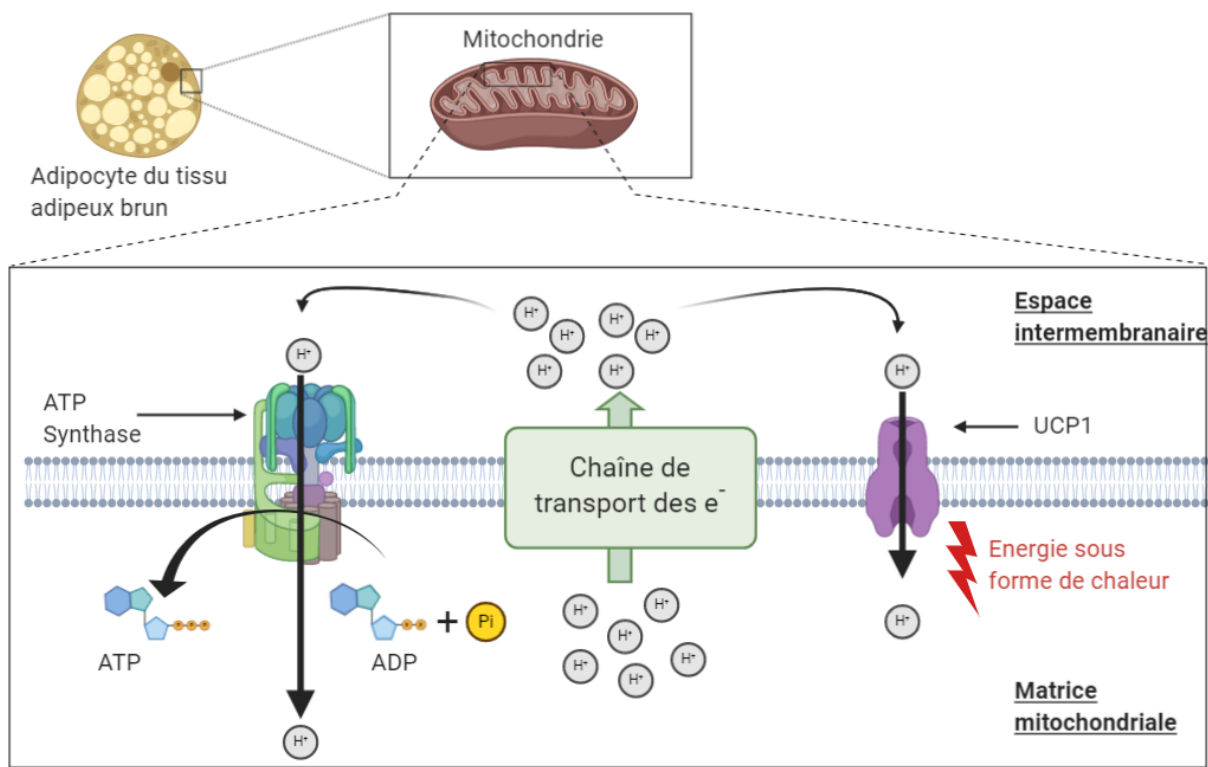


Figure 6 : Schéma illustrant le fonctionnement de la protéine transmembranaire UCP1. Figure créée avec BioRender.com.

Le tissu adipeux brun est particulièrement présent chez les mammifères de petites tailles et les nouveau-nés des grands mammifères (Bal *et al.*, 2016). Chez les grands mammifères, il disparaît au cours de la croissance car l'isolation anatomique et physiologique, combinée au métabolisme de base, suffisent à maintenir une température corporelle élevée et constante. Toutefois, certaines exceptions existent notamment pour les Cetacea chez qui ce tissu est encore présent au stade adulte (*Lagenorhynchus obliquidens* GILL, 1865 (~ 50 kg), *Tursiops truncatus* (20 et 170 kg), *Phocoenoides dalli* TRUE, 1885 (~ 170 kg) et *Phocoena phocoena* LINNÆUS, 1758 (~ 40 kg ; Hashimoto *et al.*, 2015).

Chez les Aves, il n'y a pas de tissu adipeux brun ni de protéines UCP1 (Newman, 2011). Walter et Seebacher (2009) ont suggéré que l'adénine nucléotide translocase (ANT) pourrait être impliquée dans la thermogenèse sans frissons dans le muscle squelettique. Cependant, les mécanismes moléculaires impliqués dans cette source de chaleur métabolique ne sont pas totalement clairs (Legendre et Davesne, 2020).

1.5 Mécanismes de régulation de la température corporelle chez les vertébrés marins

La thermorégulation est très énergivore et ceci est d'autant plus exacerbé dans l'environnement marin très conducteur d'un point de vue thermique (la conductivité thermique de l'eau ($0,6 \text{ W}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$) est environ 25 fois supérieure à celle de l'air ($0,025 \text{ W}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$) à $20 \text{ }^\circ\text{C}$; Nadel, 1984 ; Dejours, 1987). En plus des variations de température au sein de leur aire de répartition, les vertébrés marins à respiration pulmonaire (Cetacea, Pinnipedia et Chelonioida) sont soumis à d'importantes variations de température environnementale sur une échelle de temps très courte lorsqu'ils effectuent des plongées pour accéder à leur nourriture (Figure 7).

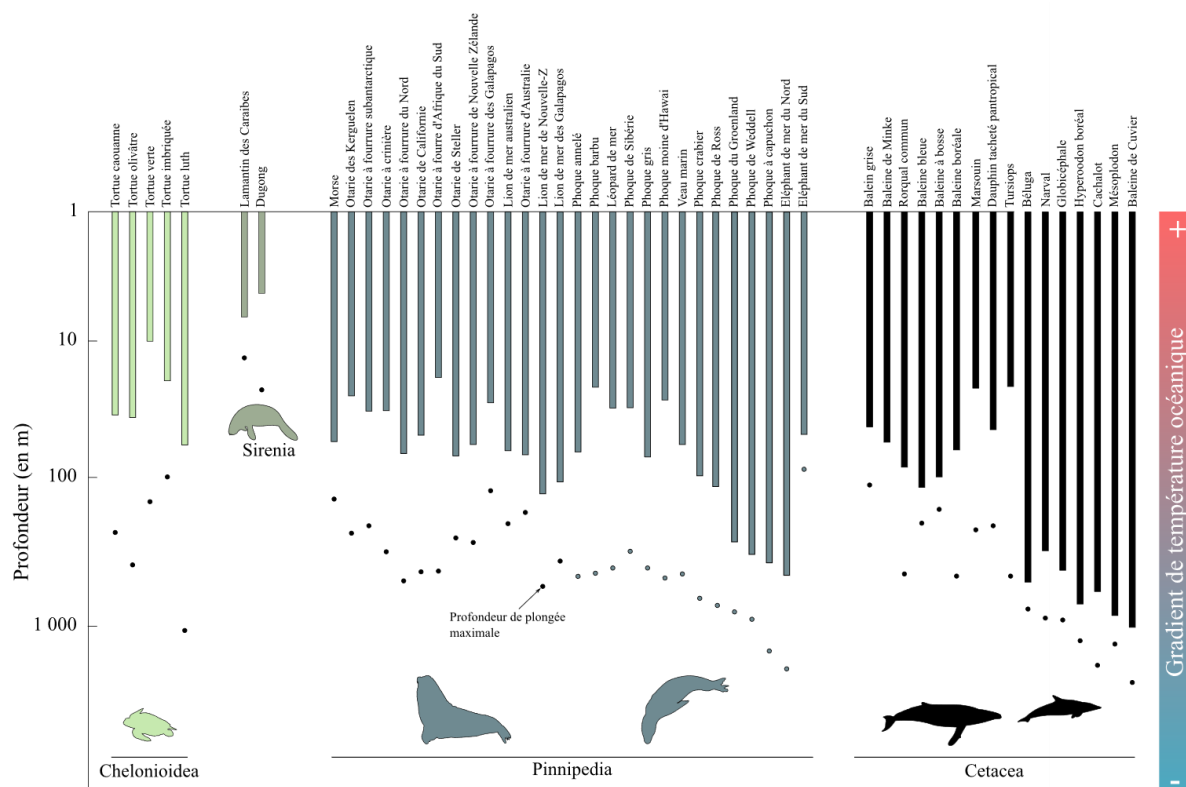


Figure 7 : Profondeur moyenne de plongée de quelques espèces de vertébrés marins à respiration pulmonaire. Le gradient de couleur illustre le gradient thermique des masses d'eau en fonction de la profondeur. Figure extraite et modifiée d'après Favilla et Costa (2020).

Les vertébrés marins, qu'ils soient endothermes ou ectothermes, perdent continuellement de la chaleur en direction de leur environnement. Les pertes de chaleur peuvent se faire selon différents mécanismes physiques :

- La conduction, qui correspond à un transfert d'énergie entre deux corps en contact par l'intermédiaire de l'agitation des molécules du corps chaud vers le corps froid. Les paramètres clés de ce mécanisme sont la conductivité thermique de l'objet qui transmet la chaleur et le gradient de température entre les deux objets.
- La convection, correspondant au transfert de chaleur par l'intermédiaire d'un déplacement de matière.
- La radiation ou rayonnement thermique défini par un transfert d'énergie sous la forme d'un rayonnement électromagnétique. Ce rayonnement est d'autant plus énergétique si le corps émetteur est chaud.
- L'évaporation, correspondant au passage de l'état liquide à gazeux. Ce changement d'état utilise l'énergie du corps ce qui tend à diminuer la température corporelle.

Lors des plongées, les principaux mécanismes de pertes de chaleur sont la conduction et la convection. Les pertes de chaleur liées à l'évaporation et la radiation sont minimales lorsque les organismes entièrement aquatiques (Cetacea) sont en surface du fait du temps passé qui reste assez court (seulement pour la respiration chez les vertébrés marins à respiration pulmonaire). En revanche, les organismes amphibies tels que les Pinnipedia peuvent sur la terre ferme perdre de la chaleur par radiation et évapotranspiration. Dans les sections ci-dessous, les mécanismes de régulation de la température corporelle de tous les vertébrés marins ne seront pas développés puisqu'une attention particulière sera portée sur les Cetacea, les Osteichthyes et les Chondrichthyes ainsi que les Chelonioidea.

1.5.1 Régulation de la température corporelle chez les Cetacea

Les Cetacea sont entièrement aquatiques et sont séparés en deux clades (**Figure 8**) : les Mysticeti FLOWER, 1864, regroupant les « baleines » dépourvus de dents (e.g. baleines à fanons) et les Odontoceti FLOWER, 1867, regroupant les « baleines à dents » (e.g. marsouins, dauphins, cachalot). Les Odontoceti sont généralement plus petits que les Mysticeti, bien que le grand cachalot (*Physeter macrocephalus* LINNÆUS, 1758) puisse mesurer jusqu'à plus de 20 m.

Concernant l'alimentation, les Mysticeti se nourrissent de krill en filtrant l'eau à travers les fanons tandis que les Odontoceti se nourrissent de poissons et de céphalopodes en utilisant la chasse par poursuite ou des stratégies sociales (Nøttestad *et al.*, 2002 ; Deecke *et al.*, 2005 ; Visser *et al.*, 2008). Certains, comme notamment les orques (*Orcinus orca* LINNÆUS, 1758), se nourrissent également de petits mammifères marins (Cetacea et Pinnipedia ; Heyning et Dahlheim, 1988 ; Guinet, 1991, 1992 ; Guinet *et al.*, 2007). Les Cetacea vivent dans tous les océans du globe dans des eaux dont la température varie entre - 2 et 30 °C et sont capables de maintenir une température corporelle interne constante aux alentours de 36 ± 2 °C (Morrison, 1962 ; Hampton *et al.*, 1971 ; Yeates et Houser, 2008), grâce à la production de chaleur métabolique et à la limitation des pertes de chaleur en direction de l'environnement par l'intermédiaire d'adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales.

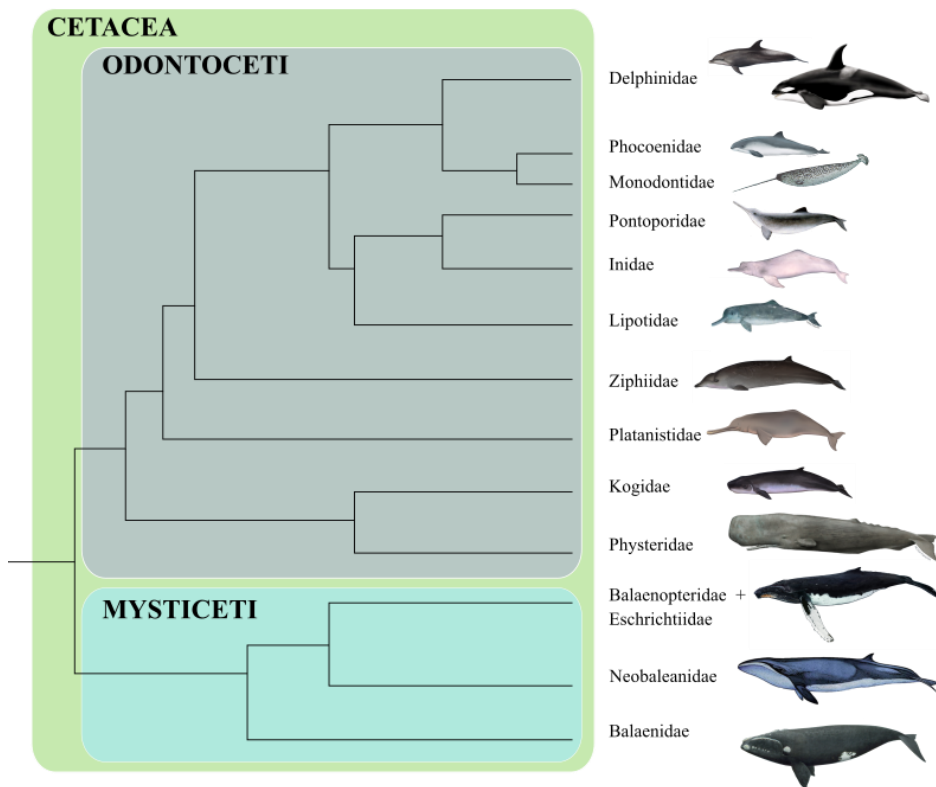


Figure 8 : Phylogénie simplifiée des Cetacea. Figure extraite et modifiée d'après McGowen *et al.* (2020).

Tout d'abord, les Cetacea possèdent une morphologie globale plus ou moins cylindrique et leur masse corporelle parfois importante leur permet de conserver un rapport surface / volume faible et donc de limiter les pertes de chaleur (Innes *et al.*, 1990 ; Gearty *et al.*, 2018). Par ailleurs, les Cetacea vivant dans les eaux polaires ont une morphologie quelque peu différente

de celle des organismes tropicaux. Le béluga (*Delphinapterus leucas* PALLAS, 1776) et le narval (*Monodon monoceros* LINNÆUS, 1758), par exemple, possèdent des membres réduits et une nageoire dorsale très peu développée, voire inexistante, par rapport au grand dauphin commun dont la répartition géographique est principalement au niveau des zones tropicales et tempérées (**Figure 9**). Ces structures sont généralement très vascularisées, leur réduction en taille permet de réduire de façon importante les pertes de chaleur (Règle de Allen, 1877 ; Tilkens *et al.*, 2007 ; Symonds et Tattersall, 2010).

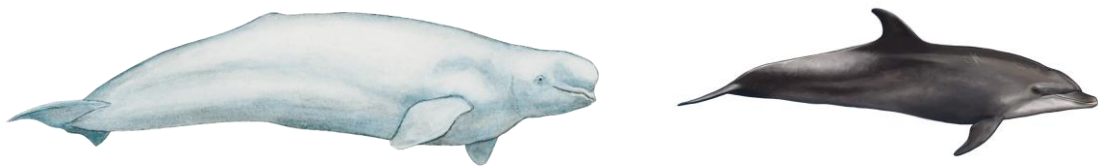


Figure 9 : Morphologie générale de deux espèces d'Odontoceti (Cetacea). **A gauche**, un béluga (*Delphinapterus leucas*) et **à droite**, un grand dauphin commun (*Tursiops truncatus*). Les deux spécimens ne sont pas à l'échelle.

En complément de cette morphologie cylindrique facilitant la rétention de chaleur, les Cetacea sont entourés d'une couche de tissu adipeux (blanc et brun), qui permet d'isoler thermiquement les organes vitaux en réduisant la conduction (**Figure 10**).

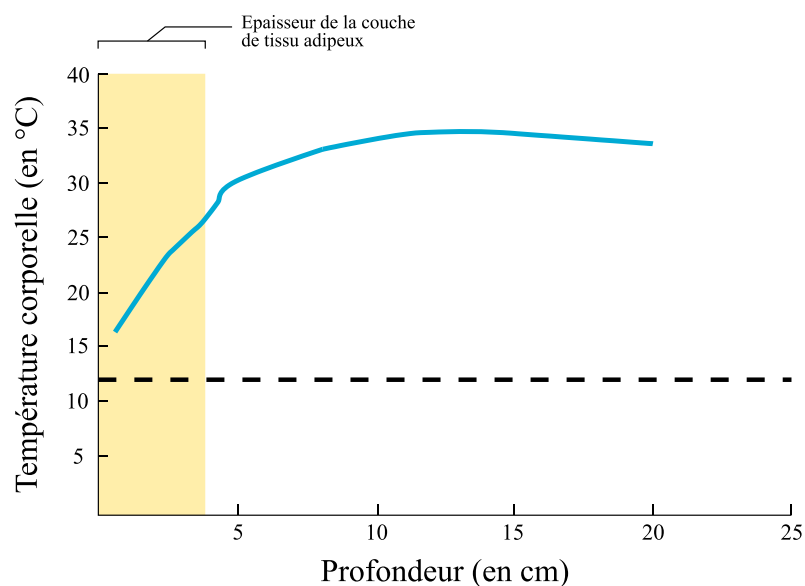


Figure 10 : Profil de température (courbe bleue) en fonction de la profondeur par rapport à la peau d'une baleine de Minke (*Balaenoptera acutorostrata* LACEPEDE, 1804) mâle de 3,45 t. La droite pointillée indique la température de l'eau. Figure extraite et modifiée de Folkow et Blix (1992).

Contrairement aux poils et aux plumes qui sont des téguments externes, le lard est sous-cutané (Davis, 2019). Son efficacité est dépendante de deux facteurs : l'épaisseur, variable selon les espèces, et la concentration en lipides qui joue un rôle majeur dans la conductivité thermique (Figure 11 ; Worthy et Edwards, 1990 ; Bagge *et al.*, 2012). Le tissu adipeux blanc (ou lard) possède une conductivité thermique relativement faible (environ 1/10 de celle de l'eau). De plus, la présence de ce tissu permet aux Cetacea d'avoir une température au niveau de la surface de la peau quasiment égale à celle de l'eau, et donc de réduire de façon considérable le gradient de température (Castellini, 2009 ; Castellini *et al.*, 2009). Le lard offre une meilleure isolation que la fourrure ou les plumes pour les vertébrés réalisant des plongées profondes. En effet, lors des plongées, la pression augmente et comprime la couche d'air emprisonnée dans la fourrure ou les plumes impliquant une perte significative d'efficacité en termes d'isolation.

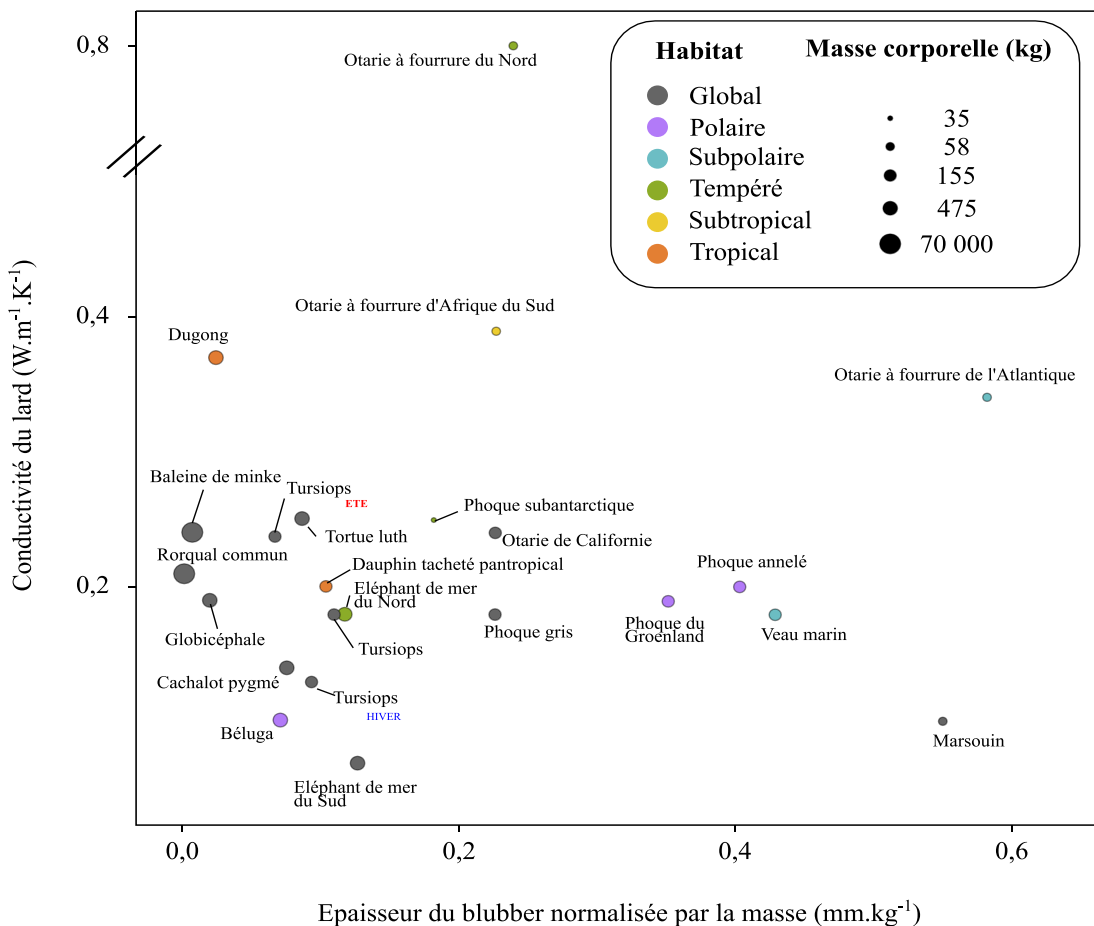


Figure 11 : Conductivité de la couche de tissu adipeux (*blubber*) en fonction de l'épaisseur pour différentes espèces de mammifères marins et de la tortue luth au regard de leur distribution latitudinale et de leur masse corporelle. Figure modifiée d'après Favilla et Costa (2020).

Le tissu adipeux blanc est un tissu dynamique dont l'épaisseur varie selon la saison, le statut reproducteur et l'environnement de vie (Rosen et Renouf, 1997 ; Mellish *et al.*, 2007 ; Montie *et al.*, 2008 ; Noren et Wells, 2009 ; Cornick *et al.*, 2016). Chez les Cetacea, la couche de lard est par exemple absente au niveau des membres et du rostre (Dunkin *et al.*, 2005 ; Hashimoto *et al.*, 2015 ; **Figure 12**). L'absence de cette couche adipeuse isolante augmente l'amplitude de température des membres qui peut aller jusqu'à 10 °C alors que la température du tronc ne varie que de 0,5 °C (Tomilin, 1950).

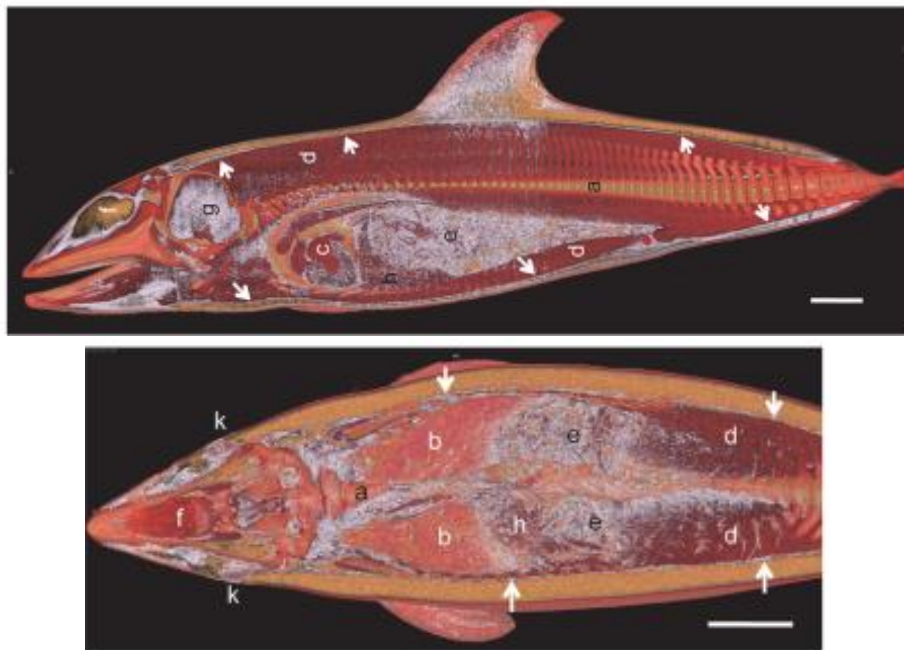


Figure 12 : CT scan d'un dauphin à flancs blancs du Pacifique (*Lagenorhynchus obliquidens*, **en haut**) et d'un marsouin de Dall (*Phocoenoides dalli*, **en bas**). Les flèches indiquent le lard, a : vertèbre, b : poumon, c : cœur, d : muscles squelettiques, e : intestin, f : melon, g : cerveau, h : foie, i : cavité thoracique, j : cavité abdominale, k : œil. Echelle = 10 cm. Photographies extraites de Hashimoto *et al.* (2015).

Les membres n'étant pas isolés par la couche de lard, ils représentent les principales fenêtres thermiques chez les mammifères marins (Cetacea, Sirenia et Pinnipedia) puisqu'ils sont le lieu privilégié de pertes de chaleur (Kanwisher et Sundnes, 1966 ; Kasting *et al.*, 1989). Toutefois, les pertes de chaleur doivent être limitées pour éviter que le sang ne refroidisse trop et entraîne un choc thermique au niveau du cœur. Pour limiter les pertes de chaleur, les vertébrés marins, et notamment les Cetacea, disposent de nombreuses adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales. Ils sont en particulier munis d'échangeurs de chaleur à contre-courant au niveau des nageoires pectorales, de la nageoire dorsale et de la nageoire caudale (Scholander et Schevill, 1955 ; Tomilin, 1967 ; Elsner *et al.*, 1974 ; Rommel et Caplan,

2003) mais aussi au niveau de la langue chez la baleine grise (*Eschrichtius robustus* LILLJEBORG, 1861 ; Heyning, 2001). Les échangeurs de chaleur à contre-courant sont des structures vasculaires qui limitent les pertes de chaleur au niveau des tissus périphériques par un arrangement spatial particulier des artères et des veines. Le sang arrive dans les tissus périphériques par les artères et repart vers le cœur par les veines. Lors du trajet en direction des extrémités, le sang perd de la chaleur et repart donc plus froid. Pour éviter qu'il n'arrive trop froid au cœur et ne refroidisse la masse viscérale, le sang « chaud » circulant dans les artères réchauffe celui circulant dans les veines avant qu'il ne retourne au cœur (**Figure 13**). Cet arrangement permet de transférer l'énergie thermique d'un fluide à l'autre sans les mélanger.

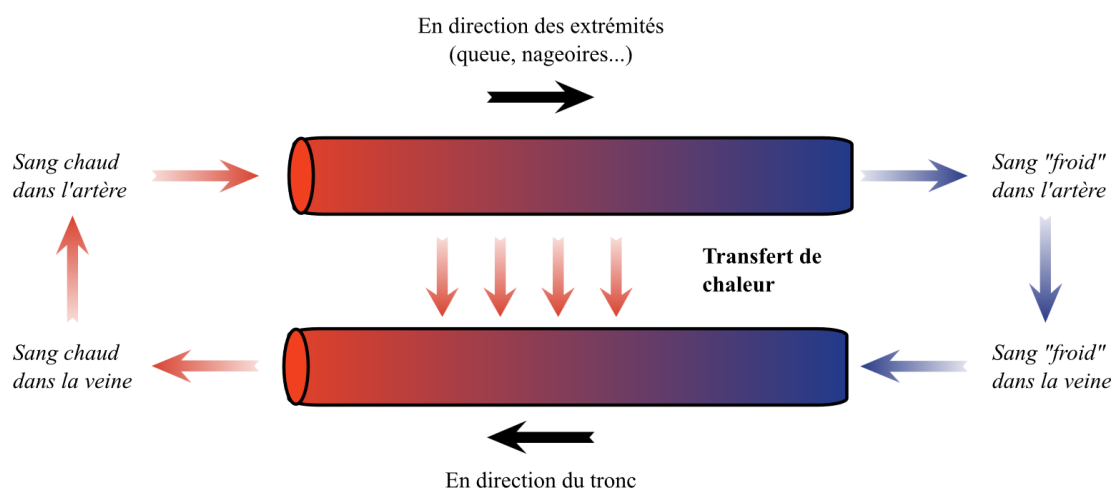


Figure 13 : Représentation schématique du fonctionnement d'un échangeur de chaleur à contre-courant.

En plus des échangeurs de chaleur à contre-courant, les Cetacea possèdent une autre adaptation cardio-vasculaire pour limiter les pertes de chaleur : les anastomoses entre les vaisseaux artériels et veineux ou anastomoses artério-veineuses (AAV). Les AAV sont des vaisseaux sanguins hautement innervés, situés dans la couche dermique, qui permettent de diriger le flux sanguin soit en direction de la surface de la peau soit en profondeur en fonction du besoin de conserver ou de dissiper la chaleur corporelle (**Figure 14**). Lorsque la température corporelle est proche de la température critique inférieure, la dilatation des capillaires au sein du derme et la contraction des capillaires proches de la surface de la peau, dirige le sang dans les vaisseaux enfouis dans le derme, limitant les pertes de chaleur. Inversement, lorsque la température corporelle est proche de la température critique supérieure les mécanismes inverses se mettent en place et le sang irrigue les tissus proches de la surface de la peau, permettant une dissipation de la chaleur par conduction (**Figure 14**).

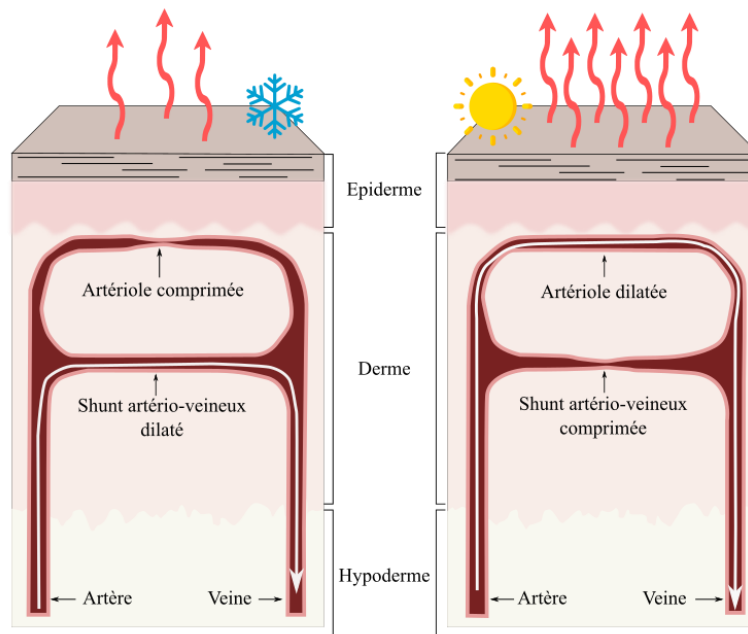


Figure 14 : Représentation schématique de la réponse vasomotrice face à des conditions de températures environnementales basses (à gauche) et élevées (à droite). Figure modifiée d'après Moyes et Schulte (2014).

Par l'intermédiaire des sources de chaleurs et des différents mécanismes de rétention de la chaleur corporelle (**Figure 15**), les Cetacea possèdent une température corporelle interne élevée et constante.

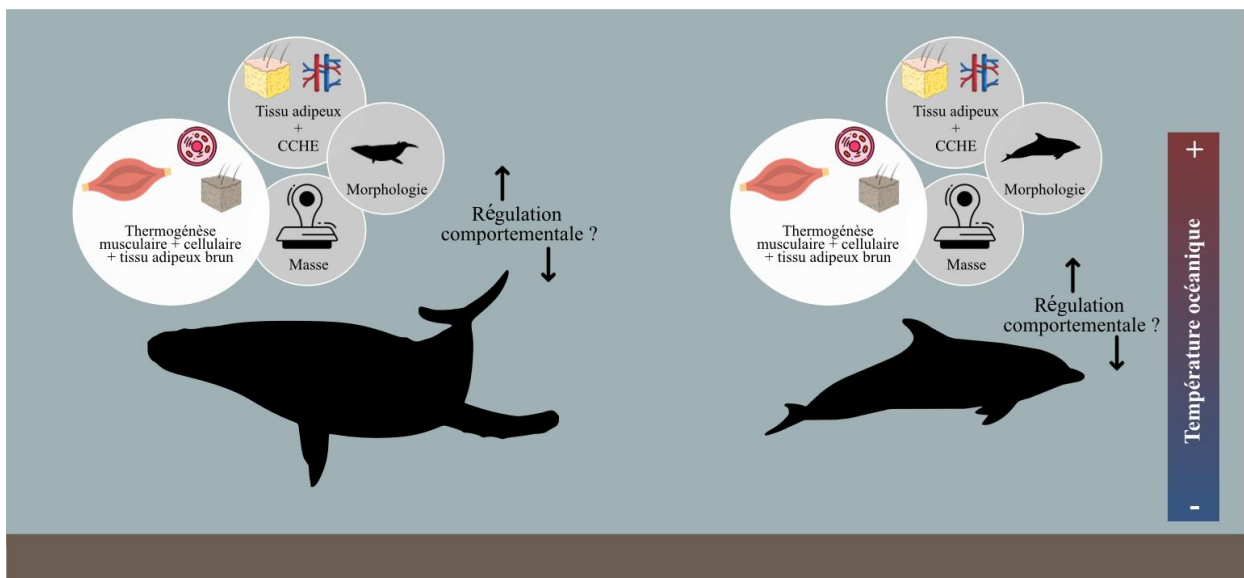


Figure 15 : Synthèse des mécanismes de production (cercles blancs) et de rétention (cercles gris) de la chaleur corporelle chez les Cetacea.

1.5.2 Régulation de la température corporelle chez les Chondrichthyes et les Osteichthyes

La majorité des Chondrichthyes et des Osteichthyes, sont des organismes ectothermes poïkilothermes dont la température corporelle varie avec celle de l'eau dans laquelle ils vivent. En effet, l'absence de mécanisme pour retenir la chaleur corporelle signifie que la chaleur générée de manière endogène par le métabolisme et par la contraction musculaire lors de la nage est rapidement transférée par conduction et convection à travers la surface corporelle et le sang à travers les branchies (Bernal *et al.*, 2001, 2012). La stratégie la plus utilisée pour augmenter et réguler la température corporelle chez ces organismes est comportementale. Ils recherchent les environnements propices au gain de chaleur en migrant verticalement dans la colonne d'eau ou horizontalement (le requin-baleine *Rhynchodon typus* SMITH, 1828, Nakamura *et al.*, 2015 ; le brochet *Esox lucius* LINNAEUS, 1758, Nordahl *et al.*, 2020). Cette thermorégulation comportementale est particulièrement observée chez les espèces de petite taille et les juvéniles, puisque de nombreux individus migrent entre les masses d'eau et passent la quasi-totalité du temps à la surface où les températures sont les plus élevées (Dizon *et al.*, 1974 ; Steffel *et al.*, 1976 ; Kitagawa *et al.*, 2004). Chez les individus adultes, la taille corporelle joue un rôle important pour limiter la perte de chaleur par l'intermédiaire de l'inertie thermique. Plus un organisme possède une masse corporelle élevée, plus le rapport volume/surface va diminuer et donc les pertes de chaleur diminuer elles aussi (gigantothermie ; Paladino *et al.*, 1990). Ceci est également valable pour les ectothermes disposant d'une taille considérable (le requin bleu *Prionace glauca* LINNAEUS, 1758, Carey *et al.*, 1990 ; *Rhynchodon typus*, Nakamura *et al.*, 2020).

Toutefois, certains groupes comme les Lamnidae MÜLLER & HENLE, 1838, les Thunnini STARKS, 1910, les Istiophoridae RAFINESQUE, 1810, les Xiphiidae SWAINSON, 1839 et le saumon des Dieux (*Lampris guttatus* BRÜNNICH, 1788) disposent de températures corporelles élevées grâce à leur capacité à produire de la chaleur métabolique et à la présence d'adaptations anatomiques et physiologiques leur permettant de conserver leur chaleur métabolique (Carey et Teal, 1966 ; Carey *et al.*, 1971 ; Carey 1982 ; Bernal et Sepulveda, 2005 ; Wegner *et al.*, 2015 ; Franck *et al.*, 2019). Ces organismes sont qualifiés d'endothermes puisque la source principale de chaleur leur permettant d'augmenter leur température corporelle est métabolique.

Parmi les Lamnidae, le requin saumon (*Lamna ditropis* HUBBS, 1947) est capable de réguler sa température corporelle entre 20 et 30 °C, soit plus de 20 °C au-dessus de la température des eaux de l'Alaska dans lesquelles il vit (Figure 16 ; Bernal et Sepulveda, 2005 ;

Bernal *et al.*, 2012). Chez le requin mako (*Isurus oxyrinchus* RAFINESQUE, 1810) et le requin-taupo commun (*Lamna nasus* BONNATERRE, 1788), la température corporelle est 3 à 6 °C supérieure à celle de son environnement (Block et Carey, 1985). Il semblerait que cette différence de température soit significative puisque chez les organismes ectothermes, l'écart entre la température corporelle et celle de l'eau environnante n'est jamais supérieur à 2,7 °C (Sepulveda *et al.*, 2007).

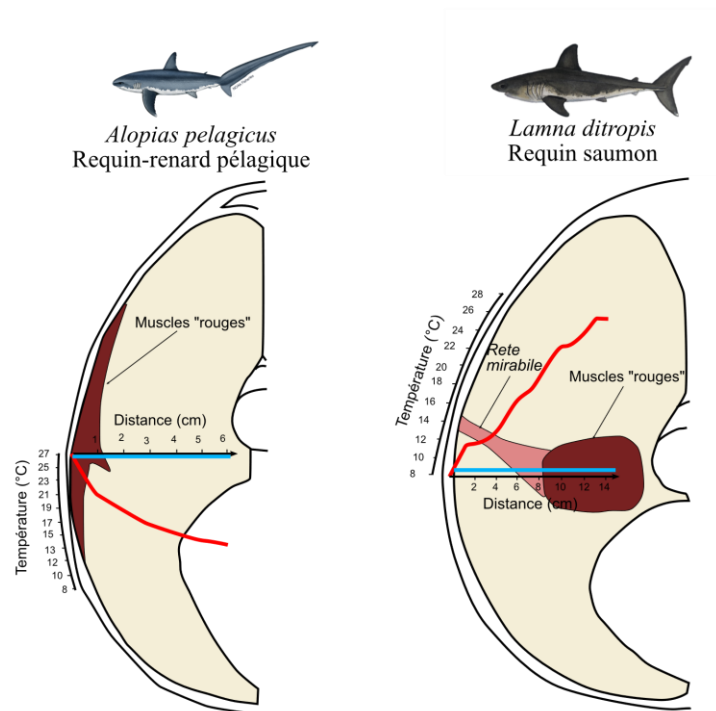


Figure 16 : Température corporelle (courbe rouge) en fonction de la distance à la peau d'un Alopiidae BONAPARTE, 1838 ectotherme, *Alopias pelagicus* NAKAMURA, 1935 (à gauche) et d'un Lamnidae endotherme *Lamna ditropis* (à droite). La droite bleue indique la température de l'eau environnante. Figure modifiée d'après Bernal *et al.* (2012).

Chez les Thunnini, le thon jaune (*Thunnus albacares* BONNATERRE, 1788) et la bonite à ventre rayé (*Katsuwonus pelamis* LINNÆUS, 1758) maintiennent des températures corporelles respectivement de 5 °C et 9 °C supérieures à celle de leur environnement (Carey *et al.*, 1971 ; Linthicum et Carey, 1972) alors que le thon rouge de l'Atlantique (*Thunnus thynnus* LINNÆUS, 1758) est capable de maintenir une température corporelle entre 25 et 32 °C, soit parfois jusqu'à 10°C au-dessus de celle de son environnement (Carey et Teal, 1966 ; Carey *et al.*, 1971 ; Figure 17). L'espadon (*Xiphias gladius* LINNÆUS, 1758) et le voilier de l'Indo-Pacifique (*Istiophorus platypterus* SHAW, 1792) affichent, quant à eux, des températures au niveau du crâne jusqu'à 10 °C supérieures à celle du milieu (Carey, 1982).

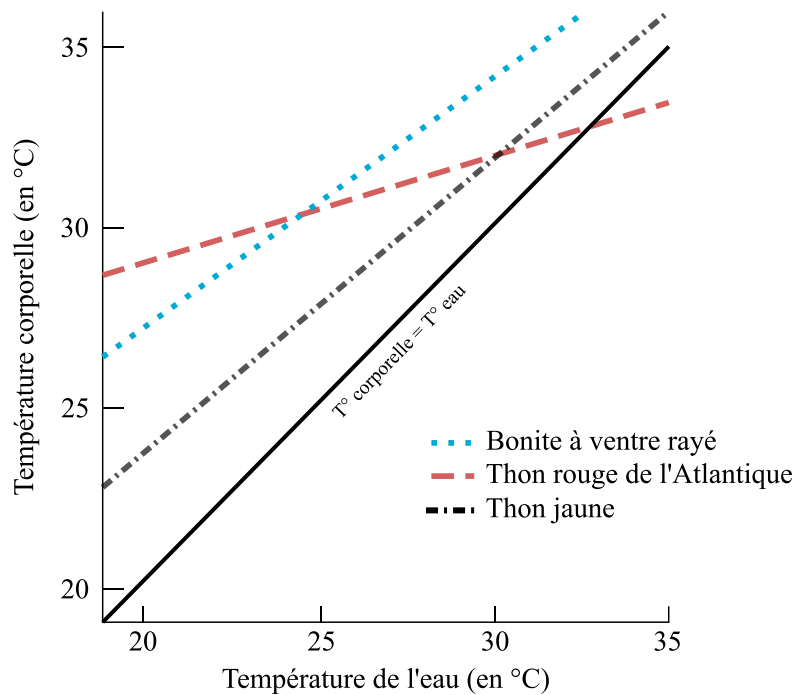


Figure 17 : Représentation graphique de la température musculaire en degrés Celsius (°C) de différentes espèces de Thunnini en fonction de la température de l'eau. Figure modifiée d'après Carey et Teal (1966).

La production de chaleur métabolique chez les Lamnidae et les Thunnini se fait par l'activité des muscles locomoteurs (ex. : Carey *et al.*, 1971). La chaleur métabolique par ce mécanisme est si importante qu'il est quelques fois appelée « endothermie des muscles rouges » (*RM endothermy pour Red Muscle Endothermy*; Block et Finnerty, 1994 ; Carlson *et al.*, 2004 ; Dickson et Graham, 2004 ; Bernal *et al.*, 2012 ; Watanabe *et al.*, 2015). Puisque ces organismes sont obligés de nager continuellement pour respirer, la production de chaleur est constante (Carey *et al.*, 1985 ; Fudge et Stevens, 1996 ; Bernal *et al.*, 2001). Cette chaleur est ensuite redistribuée au corps par la « *red muscle vein* » (Wolf *et al.*, 1988 ; Bernal et Sepulveda, 2005) puis gardée grâce aux échangeurs de chaleur à contre-courant (Stevens et Neill, 1978 ; Carey *et al.*, 1981 ; Goldman, 1997). Les échangeurs de chaleur à contre-courant sont présents au niveau du crâne, des viscères et des muscles permettant de limiter de façon drastique les pertes de chaleur associées à l'irrigation des tissus (Carey *et al.*, 1971). La conservation de la chaleur se fait également grâce à l'internalisation des muscles rouges ; proches de la colonne vertébrale (Figures 16 & 18) la dissipation de la chaleur produite par ces muscles vers l'extérieur est limitée puisque les muscles blancs agissent comme un tissu isolant (Graham *et al.*, 1983). Contrairement aux mammifères ou oiseaux qui possèdent un tel différentiel thermique avec leur environnement, les Lamnidae et les Thunnini ne possèdent pas de poils, pas de plumes ni de

couche de tissu adipeux. Ceci démontre l'efficacité remarquable du réseau cardio-vasculaire (*reta mirabile*) chez ces organismes.

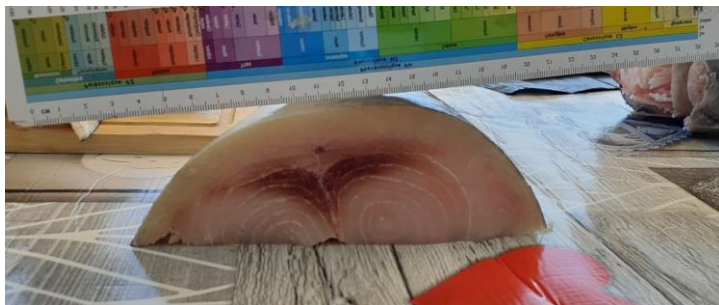


Figure 18 : Photographies illustrant la position des muscles rouges chez l'espadon (*Xiphias gladius*, à gauche) et le thon rouge de l'Atlantique (*Thunnus thynnus*, à droite). Les photographies représentent une section des muscles dorsaux en vue antérieure.

Les « poissons épées » regroupant les marlins (Istiophoridae) et l'espadon (Xiphiidae, *Xiphias gladius*), contrairement aux Lamnidae et aux Thunnini, ne produisent que très peu de chaleur par l'intermédiaire des muscles locomoteurs. La chaleur métabolique est essentiellement produite au sein des muscles extra-oculaires (Carey, 1982 ; Block, 1986 ; Block et Finnerty, 1994a), qui démunis leur action contractile apparaissent comme des tissus spécialisés dans la production de chaleur à l'image de ce que l'on retrouve chez la carangue papillon *Gasterochisma melampus* RICHARDSON, 1845 (Block et Finnerty, 1994b ; Dickson et Graham, 2004). Associé à ces muscles extra-oculaires, les « poissons épées » disposent d'un système d'échangeurs de chaleur à contre-courant (Block, 1986, 1991), enfoui au sein d'un amas de tissu adipeux, ce qui permet de conserver de façon très efficace la chaleur produite à l'échelle du crâne (Carey, 1982).

Enfin, le saumon des Dieux ou opah (*Lampris guttatus*) est actuellement le seul Osteichthyes considéré comme un véritable endotherme (*sensus* Mammalia et Aves). La source de production de chaleur chez l'opah est encore actuellement débattue. Pour certains auteurs, la production de chaleur se fait par voie musculaire, via le battement des nageoires pectorales (Davesne *et al.*, 2018) alors que pour d'autres, elle s'apparenterait plutôt à de la thermogénèse non-frissonnante (Wegner *et al.*, 2015 ; Franck *et al.*, 2019). En effet, l'opah dispose de deux types de tissus musculaire au niveau de la musculature pectorale : les muscles contractiles

rouges, impliqués dans le battement des nageoires pectorales, et les muscles rouges foncés qui disposent de niveaux très élevés en sarcolipine (Franck *et al.*, 2019 ; Bal et Periasamy, 2020). La sarcolipine est un médiateur important de la thermogénèse musculaire sans frissons. Elle provoque l'arrêt du pompage des ions Ca^{2+} par les protéines Ca^{2+} -ATPases du réticulum sarcoplasmique, mais continue d'hydrolyser l'ATP, libérant ainsi l'énergie sous forme de chaleur (Bal et Periasamy, 2020 ; Legendre et Davesne, 2020) sans contraction musculaire (Davesne *et al.*, 2019). La chaleur produite est conservée par l'action des échangeurs de chaleur à contre-courant présents jusqu'au niveau des branchies (Davesne *et al.*, 2018), lieu de pertes de chaleur préférentiel chez les Osteichthyes (Brill *et al.*, 1994 ; Runcie *et al.*, 2009 ; Wegner *et al.*, 2015).

Il existe donc beaucoup d'adaptations similaires chez les Chondrichthyes et Osteichthyes endothermes au niveau des adaptations pour permettre les efforts demandés à leur mode de vie épipélagiques (Bernal *et al.*, 2001 ; Polovina *et al.*, 2008). L'endothermie chez les Osteichthyes en particulier résulte d'une suite de spécialisations impliquant une augmentation de la production de chaleur et une réduction des pertes (Figure 19). La température élevée des muscles est facilitée par l'internalisation des muscles rouges locomoteurs et l'apparition d'un système d'échangeur de chaleur à contre-courant qui permet de conserver et de redistribuer la chaleur au travers du corps ou de la focaliser au niveau de zones précises. Cependant, ces organismes ne peuvent être qualifiés d'homéothermes puisque leur température corporelle n'est pas constante quelle que soit la température du milieu (Figure 17).

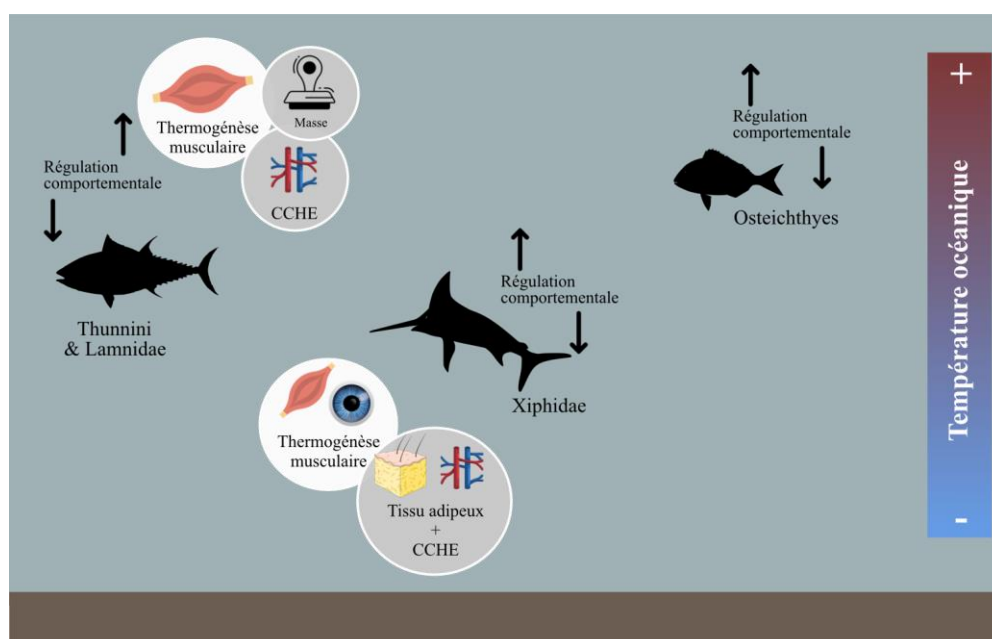


Figure 19 : Synthèse des mécanismes de production (cercles blancs) et de rétention (cercles gris) de la chaleur corporelle chez les Thunnini et Lamnidae, les Xiphidae et les Osteichthyes au sens large.

1.5.3 Régulation de la température corporelle chez les Chelonioidea

Le clade Chelonioidea regroupe toutes les tortues marines. Il existe au sein de ce clade 2 familles (Cheloniidae et Dermochelyidae) dans lesquelles se repartissent respectivement 5 et 1 genres. Seul le genre *Lepidochelys* FITZINGER, 1843 possède 2 espèces (Figure 20 ; Duchene *et al.*, 2012).

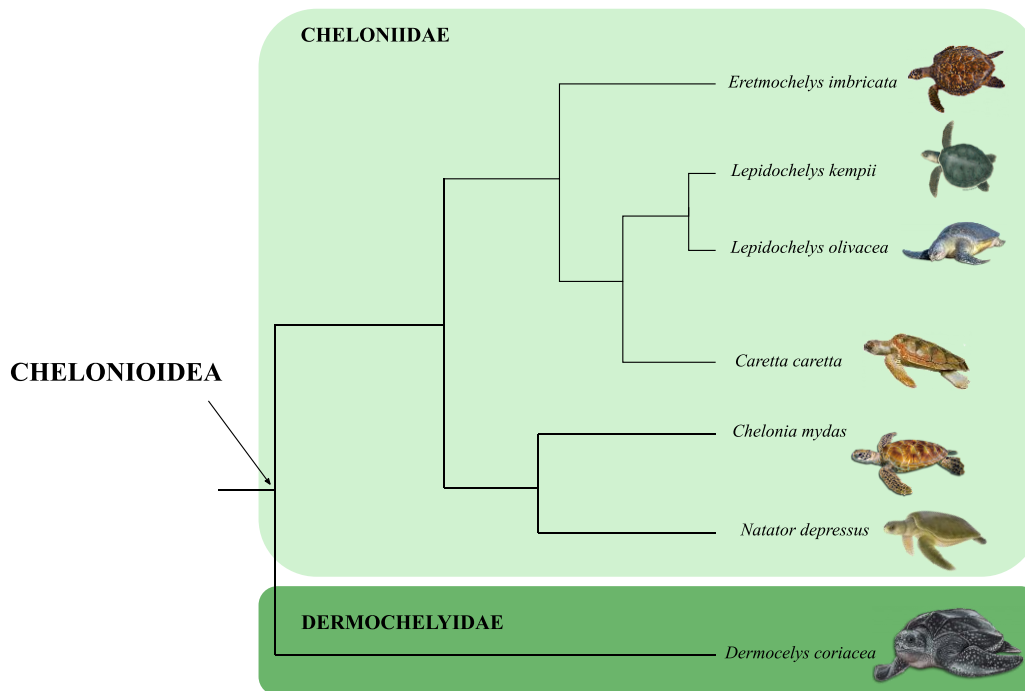


Figure 20 : Phylogénie des Chelonioidea. Figure extraite et modifiée d'après Duchene *et al.* (2012).

Outre la thermorégulation comportementale, les tortues marines disposent d'adaptations physiologiques leur permettant de limiter les pertes de chaleur et donc d'avoir des températures corporelles parfois quelques degrés supérieures à celle de leur environnement de vie (Heath et McGinnis, 1980 ; Standora *et al.*, 1982 ; Spotila et Standora, 1985 ; Davenport, 1997).

Les données de température issues de plusieurs études indiquent une production de chaleur au niveau des muscles pectoraux chez la tortue verte (*Chelonia mydas* LINNÆUS, 1758 ; Standora *et al.*, 1982) et la tortue caouanne (*Caretta caretta* LINNÆUS, 1758 ; Sakamoto *et al.*, 1990 ; Sato *et al.*, 1994, 1995) qui leur permettrait d'avoir une température corporelle au niveau des membres antérieurs 8 °C supérieure à celle du milieu alors qu'elle ne l'est que de 1 ou 2 °C au niveau du plastron (Standora *et al.*, 1982). Toutefois, la tortue verte n'est capable de maintenir ce gradient de température que lorsqu'elle évolue dans des eaux dont la température est supérieure à 20 °C (Bostrom *et al.*, 2010). Frair *et al.* (1972) ont mesuré une température

corporelle de 25 °C chez une tortue luth (*Dermochelys coriacea* VANDELLI, 1761) évoluant dans une eau à 7 °C. Une telle observation suppose un métabolisme plus élevé chez les Dermochelyidae par rapport à celui des Cheloniidae, qui dans des conditions identiques seraient léthargiques (James et Mrosovsky, 2004). A la suite de cette observation, de nombreuses études ont porté sur la thermophysiology de cette espèce et notamment en ce qui concerne l'éventuelle présence d'une source de chaleur métabolique (Paladino *et al.*, 1990 ; James et Mrosovsky, 2004) qui s'ajouterait avec la chaleur produite par les muscles pectoraux (Goff et Stenson, 1988 ; Davenport *et al.*, 1990 ; Bostrom *et al.*, 2010). Des hypothèses ont été formulées comme celle de Goff et Stenson (1988) pour qui la chaleur proviendrait d'un tissu thermogénique semblable au tissu adipeux brun des mammifères placentaires mais, à ce jour, aucune preuve d'un tel tissu n'a été démontrée.

En ce qui concerne les mécanismes de limitation des pertes de chaleur, la masse corporelle de certaines espèces de tortues marines (jusqu'à 700 kg pour la tortue luth ; *Dermochelys coriacea*) est un excellent moyen de rétention de la chaleur (Paladino *et al.*, 1990). De plus, bien que des échangeurs de chaleur à contre-courant bien développés ne soient présents qu'au niveau des membres des tortues luth (Greer *et al.*, 1973), il a été suggéré que le système cardio-vasculaire et les anastomoses artério-veineuses situées dans les membres des tortues vertes, *Chelonia mydas*, et des tortues caouannes, *Caretta caretta*, permettaient de limiter les pertes de chaleur (Mrosovsky, 1980 ; Hochscheid *et al.*, 2002). Les Chelonioidea disposent également d'une couche de graisse tapissant à la fois le plastron, le cou, les nageoires postérieures et la queue (Pritchard, 1971 ; Goff et Stenson, 1988 ; Kwan, 1994 ; Davenport *et al.*, 2009 ; Walcott *et al.*, 2012). Néanmoins, il semblerait que cette couche de tissu adipeux remplisse plus une fonction de stockage d'énergie plutôt qu'une fonction d'isolation thermique (Kwan, 1994), bien que cela soit remis en cause pour la tortue luth (Davenport *et al.*, 2009). En effet, chez la tortue luth le tissu adipeux est composé à la fois de tissu adipeux blanc et brun. Il entoure l'œsophage et occupe environ 21 % du volume total du crâne (Mrosovsky, 1980 ; Davenport *et al.*, 1990). L'épaisseur de cette couche isolante est d'environ 5 cm mis à part au niveau des membres où elle est plus fine, ce qui permet de faciliter les échanges thermiques avec l'environnement.

Ainsi, la production de chaleur, couplée à l'isolation de ces organismes, pourrait expliquer la présence de températures corporelles aussi élevées chez les Chelonioidea (**Figure 21** ; Wallace et Jones, 2000).

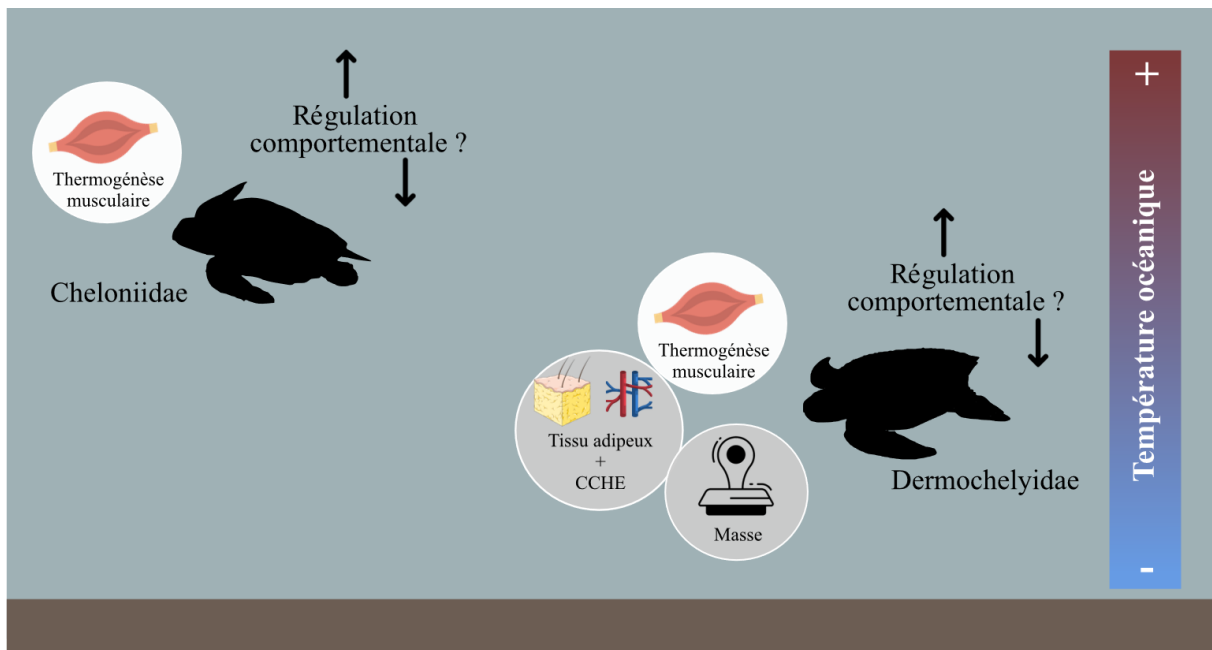


Figure 21 : Synthèse des mécanismes de production (cercles blancs) et de rétention (cercles gris) de la chaleur corporelle chez les Cheloniidae et les Dermochelyidae.

1.6 Mécanismes de thermolyse chez les vertébrés marins

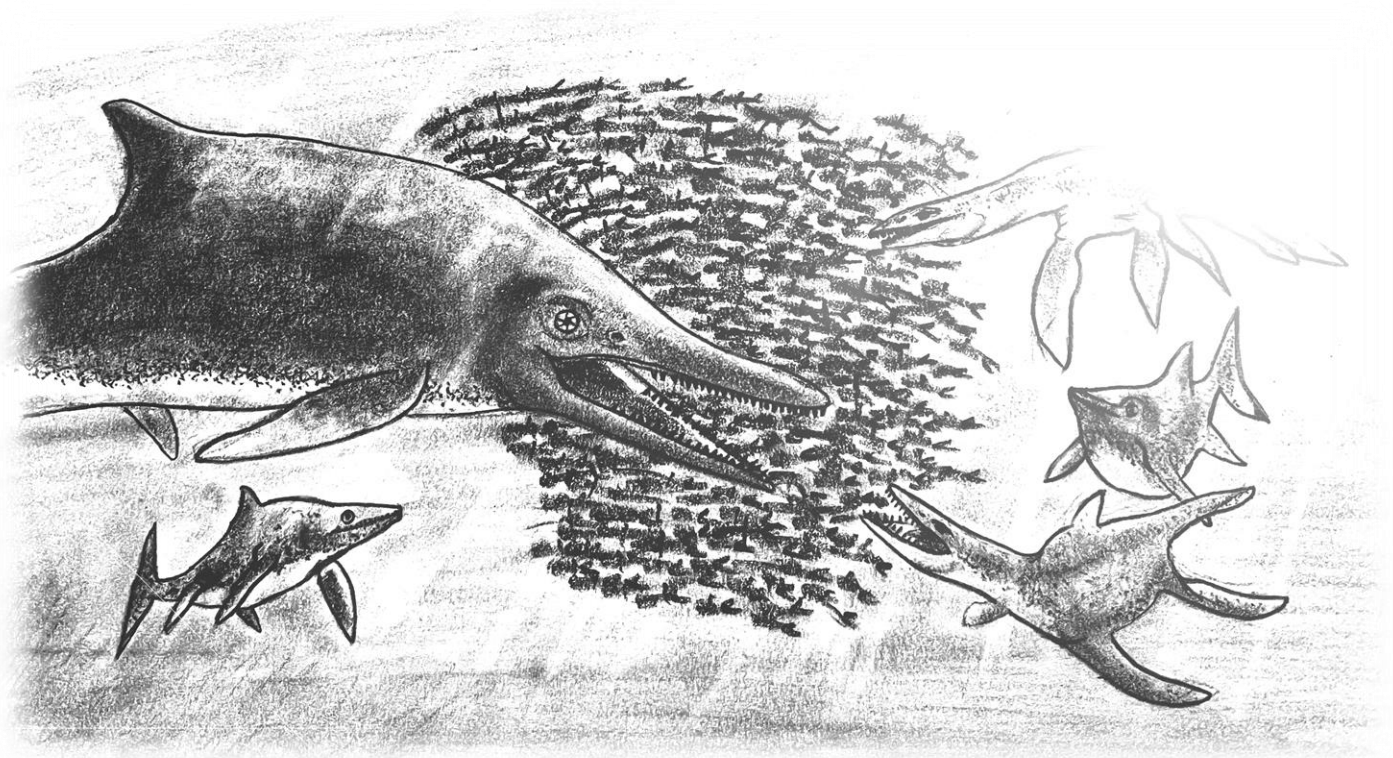
Chez les ectothermes (Huey et Stevenson, 1979) et les endothermes (Speakman et Król, 2010) les performances physiologiques déclinent rapidement lorsque la température corporelle dépasse la température critique supérieure de la zone de thermoneutralité. Alors que la conservation de la chaleur est un challenge pour tous les vertébrés marins, à certaines occasions il est nécessaire pour ces organismes de dissiper l'excès de chaleur notamment lorsqu'ils chassent ou se reproduisent.

L'hétérogénéité thermique de la colonne d'eau permet aux vertébrés marins de thermoréguler de façon comportementale. Une étude fondée sur le suivi télémétrique a suggéré que les tortues luth peuvent plonger dans des eaux plus froides pour éviter l'hyperthermie lorsqu'elles sont dans les masses d'eau tropicales (Wallace *et al.*, 2005). Néanmoins, certaines prédictions issues de modèles théoriques suggèrent que les Chelonioidea pourraient éliminer l'excès de chaleur simplement en diminuant leur activité (Bostrom et Jones, 2007) tout en perfusant les tissus périphériques (Bostrom *et al.*, 2010). Pour les Chondrichthyes et les Osteichthyes, les informations concernant les mécanismes d'élimination de l'excès de chaleur

sont rares. Toutefois, il semblerait que les migrations dans la colonne d'eau pourraient être un excellent moyen d'éviter l'hyperthermie (Carey *et al.*, 1990 ; Nakamura *et al.*, 2020).

A ma connaissance, aucune preuve directe de plongée profonde pour thermoréguler n'a été reportée chez les Cetacea. Or, il a été observé que les baleines boréales (*Balaena mysticetus* LINNÆUS, 1758) quittent certaines régions avant la hausse des températures alors même que les possibilités d'alimentation y atteignent leur apogée, ce qui suggère une stratégie d'évitement (Chambault *et al.*, 2018). De plus, les Cetacea, contrairement aux Phocidae GRAY, 1821 (Marshall *et al.*, 2006) et aux Otariidae GRAY, 1825 (Rotherham *et al.*, 2005 ; Loza *et al.*, 2019), ne peuvent évacuer le surplus de chaleur par la transpiration puisqu'ils ne possèdent pas de glandes sébacées et donc ne peuvent transpirer (Hecker *et al.*, 2017 ; Espregueira Themudo *et al.*, 2020). En effet, les mécanismes de thermolyse, c'est-à-dire de déperdition de la chaleur par l'organisme, sont chez les Cetacea très modifiés puisque leur réadaptation à la vie aquatique a conduit à de profondes modifications de leur peau (Giacometti, 1967 ; Oh *et al.*, 2015). Pour éviter l'hyperthermie, le grand dauphin commun (*Tursiops truncatus*), à l'image du phoque commun (*Phoca vitulina* LINNÆUS, 1758), redistribue via le système vasculaire la chaleur du tronc vers les extrémités de son corps afin de dissiper l'excès de chaleur (Hammel *et al.*, 1977 ; Heath et Ridgway, 1999).

Chapitre 2



© S.R

Chapitre II : Les reptiles marins du Mésozoïque

2.1 La Terre au Mésozoïque

Le Mésozoïque est une ère géologique qui s'étend de 251,9 Ma à 66 Ma (**Figure 22** ; [Gradstein et al., 2020](#)). Il est composé de trois périodes : le Trias (251,9 Ma à 201,4 Ma), le Jurassique (201,4 Ma à 143,1 Ma) et le Crétacé (143,1 Ma à 66,0 Ma). Le Mésozoïque est délimité par deux des cinq grandes extinctions de masse qui ont ponctué l'histoire de la Terre : la crise biologique du Permo – Trias (exemple : [Erwin, 1990](#) ; [Jin et al., 2000](#) ; [Song et al., 2012](#)) et celle du Crétacé – Paléogène (exemple : [Alvarez et al., 1980](#) ; [Schulte et al., 2010](#) ; [Lowery et al., 2020](#)). Le Mésozoïque est également la période de l'histoire de la Terre au cours de laquelle la dislocation de la Pangée a eu lieu, impliquant d'importantes conséquences non seulement sur la configuration des terres, mais aussi sur le paléoclimat et sur l'évolution de la vie ([Stanley et Luczaj, 2015](#)).

Dans ce chapitre, la paléogéographie et le paléoclimat global du Mésozoïque seront brièvement décrits. Une attention particulière sera portée sur la région nord ouest de la Téthys (actuelle Europe) au Jurassique puisque les spécimens étudiés dans la suite de ce travail proviennent de cette région et de cette période. Dans un second temps, une présentation générale des groupes de reptiles marins du Mésozoïque étudiés sera fournie avec notamment une synthèse des informations disponibles dans la littérature concernant leur thermophysologie.

2.1.1 Paléogéographie

Au début du Trias, les terres émergées constituaient un continent unique nommé : la Pangée. La Pangée était bordée à l'ouest par l'Océan Panthalassa et à l'Est par le proto-Océan Téthys (**Figure 22**). La Pangée s'est ensuite séparée en deux super-continent : le Gondwana au Sud et la Laurasia au Nord (**Figure 22**). A la fin du Trias, l'Europe occidentale actuelle est localisée entre 20 et 40° de latitude nord à l'extrémité ouest de l'Océan Téthys en cours d'ouverture ([Muttoni et al., 2009](#)). La dislocation de la Pangée se poursuit au Jurassique avec notamment l'ouverture de l'Atlantique Nord. Durant cette période, le niveau marin était élevé et a donné naissance à de vastes mers épicontinentales ([Haq et al., 1988](#)). Au Crétacé, la

fragmentation de la Pangée se poursuit et les continents s'individualisent laissant paraître les prémices des continents actuels. L'individualisation des continents entraîne alors de grandes modifications paléogéographiques, évolutives et paléoclimatiques. En effet, la modification des traits de côtes a bouleversé la circulation océanique (Holz, 2015).

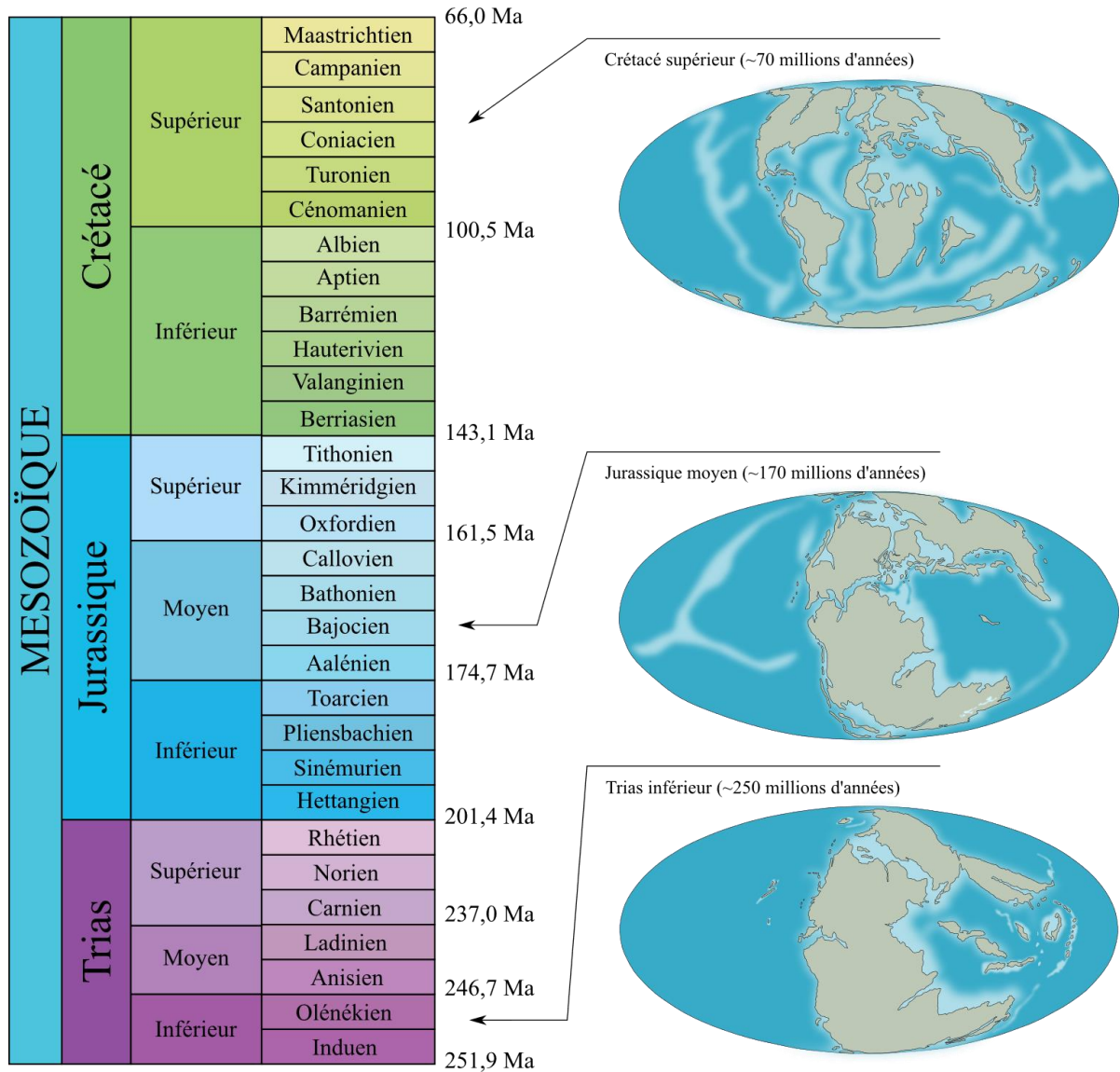


Figure 22 : Echelle des temps géologiques du Mésozoïque (Gradstein *et al.*, 2020) et cartes paléogéographiques du Trias inférieur, Jurassique moyen et Crétacé supérieur. Cartes modifiées à partir de Deep time maps (<http://www.deeptimemaps.com>).

2.1.2 Paléoclimat

2.1.2.1 Contexte général et évolution au cours du Mésozoïque

Le Mésozoïque a longtemps été considéré comme une longue période chaude de l'histoire de la Terre (Hallam, 1985 ; Frakes *et al.*, 1992 ; Holz, 2015). Toutefois, les études récentes démontrent une certaine instabilité climatique au cours du Mésozoïque, qui pourrait être découpée en 3 grandes périodes selon le climat dominant : un climat chaud du Trias au Jurassique inférieur, un climat légèrement plus froid du Jurassique supérieur au Crétacé inférieur, suivi par un climat chaud à la fin du Crétacé (Frakes *et al.*, 1992 ; Holz, 2015). Les périodes chaudes et froides résulteraient principalement de changements de la pression partielle en dioxyde de carbone dans l'atmosphère $p\text{CO}_2$ (Landwehrs *et al.*, 2021). Le proxy le plus fréquemment utilisé pour définir les tendances et les variations de température des océans du Mésozoïque est la mesure du $\delta^{18}\text{O}$ sur les fossiles (Veizer *et al.*, 2000 ; Veizer et Prokoph, 2015 ; Song *et al.*, 2019).

Les variations climatiques au Mésozoïque ont eu pour principales causes la disposition des continents et les changements de $p\text{CO}_2$ atmosphériques (Landwehrs *et al.*, 2021). Au Trias, l'arrangement symétrique d'une énorme masse continentale a conduit à un climat global caractérisé par une forte saisonnalité (Parrish, 1993), marquée par des épisodes de fortes moussons alternant avec des épisodes arides (Kutzbach et Gallimore, 1989 ; Parrish, 1993 ; **Figure 23**). Ce climat « triasique » continental se caractérise par une large amplitude annuelle des variations de températures à l'intérieur des terres (Rodwell et Hoskins, 1996). L'absence de dépôts glaciaires, de dropstones, de glendonites (pseudomorphoses de l'ikaïte, un minéral typique des environnements froids) couplée à la présence de plantes à hautes latitudes suggèrent un climat globalement plus chaud qu'actuellement (Boucot *et al.*, 2013). L'occurrence de fossiles de reptiles aux alentours de 60°N de latitude plaide également en faveur d'un climat chaud (Hammer *et al.*, 2004).

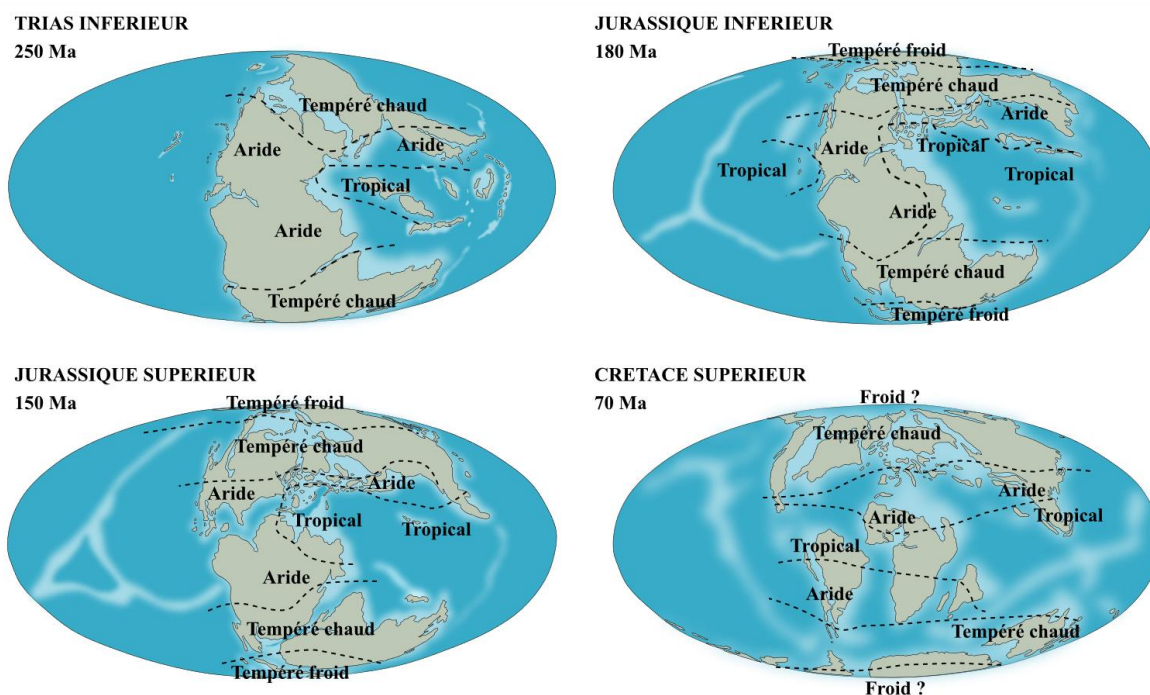


Figure 23 : Cartes paléoclimatiques illustrant les différentes ceintures climatiques au Mésozoïque, modifiées d'après Boucot *et al.* (2013).

Le Jurassique est une période chaude mais plus humide que le Trias (Parrish et Curtis, 1982 ; Price, 1999 ; Suan *et al.*, 2010, 2013). La présence de dropstones et de glendonites retrouvés en Sibérie indique par ailleurs des épisodes de refroidissement brefs au cours du Jurassique inférieur et moyen, notamment à la fin du Pliensbachien, au Bajocien et au Bathonien (Frakes *et al.*, 1992 ; Hallam, 1993 ; Boucot *et al.*, 2013). La végétation présente à cette époque à moyenne latitude laisse penser que les températures étaient saisonnièrement froides sans pour autant atteindre des valeurs négatives (Rees *et al.*, 2000). Les données isotopiques et sédimentologiques suggèrent un refroidissement à la limite Jurassique moyen-Jurassique supérieur et supposent la formation d'une calotte polaire, responsable de la diminution drastique du niveau marin global à cette période (Dromart *et al.*, 2003). L'observation de migrations des faunes d'ammonites et de coraux vers le sud par Cecca *et al.* (2005) témoigne également de la mise en place de conditions plus froides au pôle nord. Le Jurassique supérieur est, quant à lui, bouleversé par d'importants changements climatiques (ex. : Frakes *et al.*, 1992 ; Bartolini *et al.*, 2003 ; Dromart *et al.*, 2003). Le climat est encore largement influencé par le contraste saisonnier comme en témoigne les études de Rees *et al.* (2000) et de Sellwood et Valdes (2008). De plus, l'incursion de bras de mer entre les proto-continentes a intensifié l'influence du domaine océanique sur le climat et a abouti à la mise en place de conditions plus tempérées et humides ainsi qu'à une saisonnalité moins marquée par rapport au Trias et au Jurassique inférieur

(Parrish, 1993 ; Donnadieu *et al.*, 2006 ; Boucot *et al.*, 2013 ; Chaboureau *et al.*, 2014). Price (1999) identifie notamment plusieurs épisodes froids et brefs durant le Tithonien, au travers d'arguments sédimentologiques (glendonites et dropstones-tillites), isotopiques et paléontologiques.

Le Crétacé constitue la période la plus longue du Mésozoïque. Cette période est considérée comme relativement chaude (ex. : Frakes *et al.*, 1992) avec des températures de plusieurs degrés supérieures à la moyenne globale des températures actuelles (exemple : Holz, 2015). Le Berriasien, le premier étage du Crétacé inférieur, était une période chaude, avec une aridité généralisée dans la région équatoriale (Hay et Floegel, 2012). Cette période relativement chaude est suivie d'un épisode froid et bref au Valanginien (Alley et Frakes, 2003), lui-même suivi d'un épisode de réchauffement climatique (augmentation de la température moyenne de ~10 °C du Valanginien à l'Hauterivien ; Wang *et al.*, 2012). McAnena *et al.* (2013) ont décrit une « vague de froid » (baisse de température d'environ 5 °C) à la fin de l'Aptien perturbant le climat global chaud du Crétacé inférieur. Ce changement climatique s'explique principalement par l'ouverture et l'élargissement de nouveaux bassins océaniques autour de l'Afrique, de l'Amérique du Sud et de l'Europe, qui ont créé un espace supplémentaire où de grandes quantités de CO₂ ont été enfouies. Au Crétacé supérieur, il est suggéré un refroidissement graduel de l'Albien-Cénomaniens au Maastrichtien entrecoupé plusieurs épisodes chauds notamment au Turonien (exemple : Hay, 2009).

2.1.2.2 Focus sur la paléogéographie et le paléoclimat de la Téthys occidentale au Jurassique

La fragmentation de la Pangée a radicalement affecté la chimie des océans du Jurassique ainsi que le paléoclimat. A cette époque, la région occidentale de la Téthys est un archipel d'îles de tailles plus ou moins grandes bordées par de vastes mers épicontinentales (**Figure 24**).

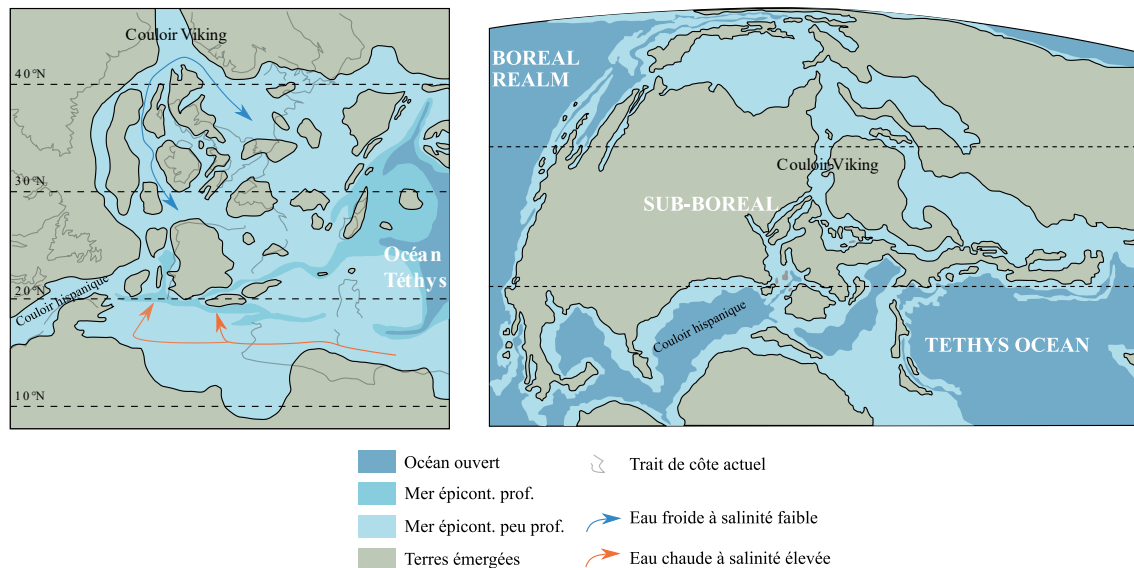


Figure 24 : Carte paléogéographique de la Téthys occidentale au Jurassique inférieur, **à gauche**. Les courants océaniques proposés par Dera et Donnadiou (2012) sont représentés par les flèches bleues et rouges. Carte paléogéographique de la Téthys occidentale au Jurassique supérieur, **à droite**, modifiée d'après Jelby *et al.* (2020).

Les études géochimiques récentes fondées sur la mesure du $\delta^{18}\text{O}$ de coquilles de bivalves (Brigaud *et al.*, 2008), de rostres de bélemnites (van de Schootbrugge *et al.*, 2005), de coquilles de brachiopodes (Suan *et al.*, 2010), de coquilles d'ammonites (Wierzbowski et Joachimski, 2007) et des restes squelettiques de Chondrichthyes et d'Osteichthyes (Lécuyer *et al.*, 2003 ; Dera *et al.*, 2009) d'Europe ont démontré que contrairement à ce qui a longtemps été admis, le Jurassique n'était pas une période stable en termes de températures océaniques et qu'un gradient latitudinal marqué était présent (Frakes *et al.*, 1992).

Au Jurassique inférieur, l'ouverture du « Viking corridor » reliant les domaines téthysien et arctique, suivie de l'ouverture de « l'Hispanic corridor » reliant les domaines téthysien et panthalassique ont fortement affecté les courants océaniques (Dera *et al.*, 2015). Le transport de chaleur et d'humidité ayant été fortement modifié, des changements considérables en termes de climat ont été observés (Louis-Schmid *et al.*, 2007 ; Rais *et al.*, 2007 ; Dera *et al.*, 2009). Les valeurs très négatives de $\delta^{18}\text{O}$ mesurées sur des invertébrés du nord-ouest de la Téthys au Toarcien, démontrent l'influence d'eaux saumâtres riches en nutriments et qui auraient conduit à des gradients verticaux ainsi que géographiques de salinité et de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ dans cette région (Dera *et al.*, 2011). L'apport important d'eau douce serait le résultat d'une pluviométrie intense couplée à une augmentation des apports des fleuves (Saalen *et al.*, 1996 ; Bailey *et al.*, 2003 ; McArthur *et al.*, 2008) ainsi qu'à une réduction du volume de glaces au

pôle Nord (Suan *et al.*, 2010). Cette hypothèse a toutefois remis en question par l'étude de van de Schootbrugge *et al.* (2020).

L'événement anoxique océanique du Toarcien (T-OAE pour *Toarcian Oceanic Anoxic Event*) est un événement global, enregistré dans les sédiments européens et arctiques (Hallam, 1967 ; Röhl *et al.*, 2001 ; Suan *et al.*, 2008, 2013 ; van de Schootbrugge *et al.*, 2020) et caractérisé par une augmentation du niveau marin, une augmentation de la production primaire marquée dans les archives géochimiques sédimentaires par une excursion positive de $\delta^{13}\text{C}$ dans les sédiments (Suan *et al.*, 2008 ; Dera *et al.*, 2009) et la présence de températures océaniques élevées (entre 8 et 18 °C en Sibérie qui était localisée proche du pôle nord au Jurassique inférieur ; Letulle *et al.*, 2022). Le consensus actuel plaide en faveur d'un déclenchement de cet événement par des éruptions à grande échelle dans la province basaltique du Karoo-Ferrar (Afrique du Sud, Antarctique), provoquant une augmentation rapide des niveaux de $p\text{CO}_2$ et des températures moyennes de l'air d'environ + 5 °C (Pálffy et Smith, 2000). L'augmentation rapide de la concentration de gaz à effet de serre, probablement accentuée par la libération d'hydrate de méthane le long des marges continentales, aurait conduit à une anoxie marine généralisée (Hesselbo *et al.*, 2000 ; Hesselbo et Pieńkowski, 2011).

Le Jurassique moyen et supérieur sont considérés comme des intervalles chauds malgré les preuves de plusieurs épisodes froids au cours du Jurassique moyen (Bajocien-Bathonien) et du Jurassique supérieur (Tithonien ; Price, 1999). Du Callovien supérieur à l'Oxfordien inférieur, la migration de la faune marine et les données isotopiques indiquent un refroidissement drastique au début du Callovien supérieur, suggérant la formation de glace continentale à cette époque que Dromart *et al.* (2003) ont désigné comme « l'ère glaciaire callovienne » (**Figure 25**). Cette baisse des températures marines du Callovien supérieur à l'Oxfordien inférieur est suivie d'une hausse des températures de la fin de l'Oxfordien au Kimméridgien (Brigaud *et al.*, 2008 ; Dera *et al.*, 2011 ; Jenkyns *et al.*, 2012 ; Wierzbowski *et al.*, 2013).

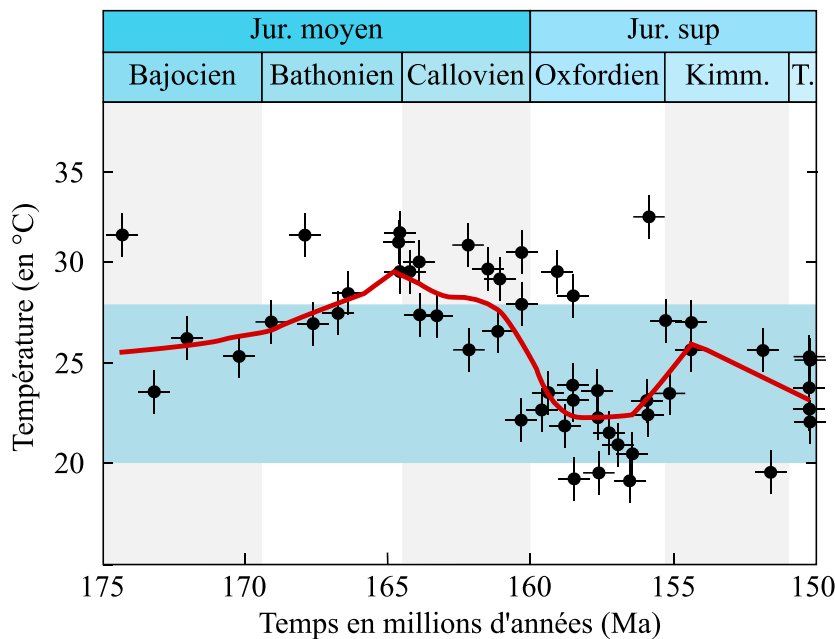


Figure 25 : Evolution de la température des eaux océaniques de surface du Bajocien au Tithonien à basses latitudes. Les estimations de températures ont été réalisées avec un $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer à 0 ‰. Le rectangle bleu représente la gamme de température des eaux de surfaces des océans tropicaux actuels. Figure modifiée d'après Lécuyer *et al.* (2003).

2.1.2.3 Gradients latitudinaux de température et de composition isotopique de l'oxygène des océans au Jurassique

Les études de paléothermométrie fondées sur la relation entre les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des coquilles d'invertébrés et la température, nécessitent de faire une estimation de la composition isotopique de l'eau de mer ($\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$) à partir de laquelle la coquille s'est formée. Lors de périodes sans calottes glaciaires comme dans la majeure partie du Jurassique (Kennett et Shackleton, 1975), la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ utilisée est généralement égale à -1 ‰, V-SMOW, fondée sur un simple bilan de masse associé à la fonte des calottes glaciaires actuelles. Pour une Terre avec des calottes glaciaires, à l'image de la période actuelle, le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ est estimé à 0 ‰, V-SMOW.

Le cycle hydrologique global actuel conduit à un gradient latitudinal avec des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ plus élevées aux basses latitudes et des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ plus faibles aux hautes latitudes (Broecker, 1989 ; LeGrande et Schmidt, 2006). Afin d'améliorer les estimations de paléotempératures, de nombreuses études ont été menées pour estimer et contraindre ce gradient latitudinal au Mésozoïque (Huber *et al.*, 1995 ; Alberti *et al.*, 2017, 2020 ; Letulle *et al.*, 2022). Dans un premier temps, l'estimation du gradient de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ a été effectuée à partir de la compilation de données actuelles (Alberti *et al.*, 2020), dont l'équation est :

$$\delta^{18}O_{sw} = 0.6795 + 0.05689 \times L - 0.002292 \times L^2 + 0.0000179 \times L^3$$

Avec L la latitude en degré (°).

En faisant l'hypothèse de l'absence ou du moins de l'étendue limitée de calottes polaires pour le Jurassique, un décalage global des valeurs de $\delta^{18}O_{sw}$ de - 1 ‰ a été proposé donnant l'équation ci-dessous :

$$\delta^{18}O_{sw} = -0.3205 + 0.05689 \times L - 0.002292 \times L^2 + 0.0000179 \times L^3$$

Avec L la paléolatititude en degré (°).

Néanmoins, l'utilisation du gradient actuel de $\delta^{18}O_{sw}$ pour le Jurassique n'est certainement pas pertinente puisque la disposition des continents et les courants des eaux de surfaces et profondes n'étaient pas les mêmes.

L'apparition d'une nouvelle méthode isotopique, la mesure des « isotopes aglutinés » (*clumped isotopes*) des restes minéralisés des coquilles calcitiques, permet d'estimer des paléotempératures sans réaliser d'hypothèses concernant le $\delta^{18}O_{sw}$ (Spencer et Kim, 2015 ; Huyghe et al., 2022 ; Letulle et al., 2022) ; et donc d'estimer *a posteriori* le $\delta^{18}O_{sw}$ à partir des équations de fractionnement de la calcite et de l'aragonite et de la mesure conjointe du $\delta^{18}O$ des coquilles carbonatées. Une étude menée récemment par Letulle et al. (2022) a notamment permis de démontrer que les températures océaniques aux pôles étaient nettement inférieures à celles des tropiques pour le Jurassique (**Figure 26A**) et propose une diminution des températures moyennes océaniques de surface de $0,26 \pm 0,05$ °C par degré de latitude entre les moyennes et hautes latitudes. Le $\delta^{18}O_{sw}$ a également été estimé et sa valeur aurait été située entre $-4,9 \pm 1,2$ ‰ et $-2,5 \pm 0,8$ ‰ V-SMOW pendant le T-OAE aux pôles, ce qui montre la non-pertinence d'utiliser un $\delta^{18}O_{sw}$ constant et égal à -1 ‰ pour toutes les latitudes (**Figure 26B**).

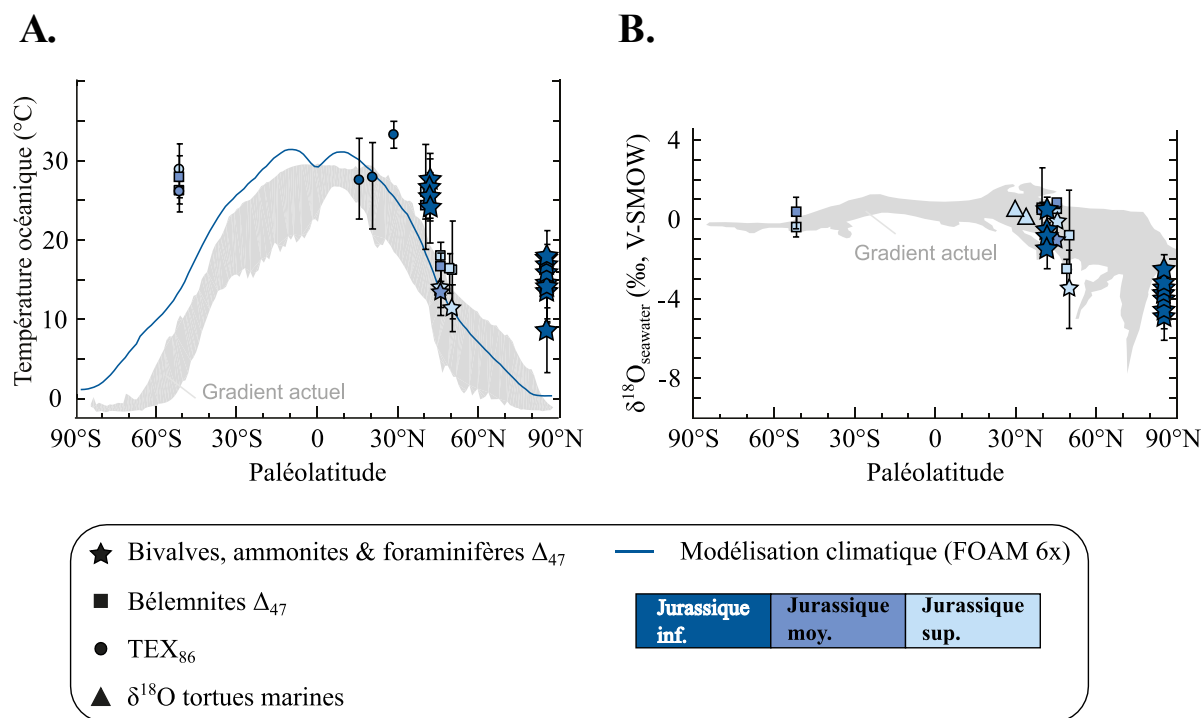


Figure 26 : Illustration des gradients de température océanique (A.) et de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ (B.) pour le Jurassique à partir de différents proxys. La courbe bleue correspond à la modélisation climatique réalisée par Dera et Donnadiou (2012). Figure modifiée d'après Letulle *et al.* (2022).

En résumé, les études paléoenvironnementales s'accordent aujourd'hui pour admettre que le Jurassique était une période globalement chaude mais en aucun cas stable d'un point de vue climatique. Néanmoins, il est encore actuellement difficile d'interpréter les données isotopiques en termes de paléotempératures car ces différentes études ont toutes été confrontées à un problème vis-à-vis de l'estimation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$, un paramètre clé dans l'estimation des paléotempératures océaniques. Le développement des « clumped isotopes » apporte une nouvelle solution à ce problème bien que les incertitudes de mesures restent encore assez importantes. Une solution, celle qui demeure au cœur des travaux développés dans ce travail doctoral, est d'utiliser les vertébrés marins de l'époque tels que les Ichthyosauria, les Plesiosauria et les Metriorhynchidae en tant que traceurs du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ à l'image de l'utilisation des Cetacea pour la reconstruction du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ à partir de l'Eocène étant donné leur stratégie thermorégulatrice endotherme homéotherme. Toutefois, avant d'utiliser ces organismes en tant que biotraceurs du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des océans du Mésozoïque, il est nécessaire de définir de façon précise leur stratégie thermorégulatrice.

2.2 Les reptiles marins du Mésozoïque : focus sur les Ichthyosauria, les Plesiosauria et les Metriorhynchidae

Au Mésozoïque, les reptiles marins étaient largement plus représentés qu'actuellement. Plus d'une douzaine de groupes étaient présents dans les mers du Mésozoïque (Sauropterygia OWEN, 1861, Ichthyopterygia OWEN, 1840, Squamata, Crocodylomorpha et Testudines pour les plus connus ; **Figure 27**) occupaient les niches écologiques aujourd'hui occupées par les Cetacea, les Sirenia et les Pinnipedia. Les reptiles marins du Mésozoïque ne constituent pas un groupe monophylétique mais un ensemble d'organismes ayant développés des adaptations morphologiques et physiologiques à l'environnement marin au sein duquel ils vivent, se nourrissent et se reproduisent. Ce chapitre n'a pas vocation de réaliser un récit exhaustif de la phylogénie, de l'anatomie et de l'évolution des reptiles marins du Mésozoïque. L'idée est d'apporter les informations importantes concernant la morphologie, l'écologie et l'environnement de vie des reptiles marins étudiés dans le cadre de ce travail. Ainsi, une attention particulière sera portée aux taxons ayant une répartition stratigraphique importante et un réel potentiel en tant que proxy du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ soit les Ichthyosauria, les Plesiosauria et les Metriorhynchidae. Les organismes semi-aquatiques et les lignées ayant une répartition stratigraphique relativement courte ne seront, par conséquent, pas évoqués dans le cadre de ce travail.

Le premier grand groupe de reptiles du Mésozoïque à coloniser l'environnement marin est celui des Ichthyopterygia au Trias inférieur. Ils sont ensuite suivis par les Plesiosauria au Trias supérieur et par les Thalattosuchia FRAAS, 1901, dont font partie les Metriorhynchidae, au Jurassique inférieur ([Bardet et al., 2014](#)). Tandis que certains groupes comme les Ichthyosauria et les Plesiosauria sont présent durant la quasi-totalité du Mésozoïque, les Thalattosuchia ont une extension stratigraphique plus limitée (**Figure 27**). Durant le Crétacé, la diversité des Thalattosuchia et des Ichthyosauria est en déclin et ces taxons disparaissent respectivement à la fin du Crétacé inférieur et au début du Crétacé supérieur (exemple : [Bardet, 1992](#) ; [Dick et Maxwell, 2015](#) ; [Fischer et al., 2016](#)). Les Plesiosauria quant à eux disparaissent à la limite Crétacé – Paléogène suite à la grande extinction de masse (exemple : [Vincent et al., 2011](#)).

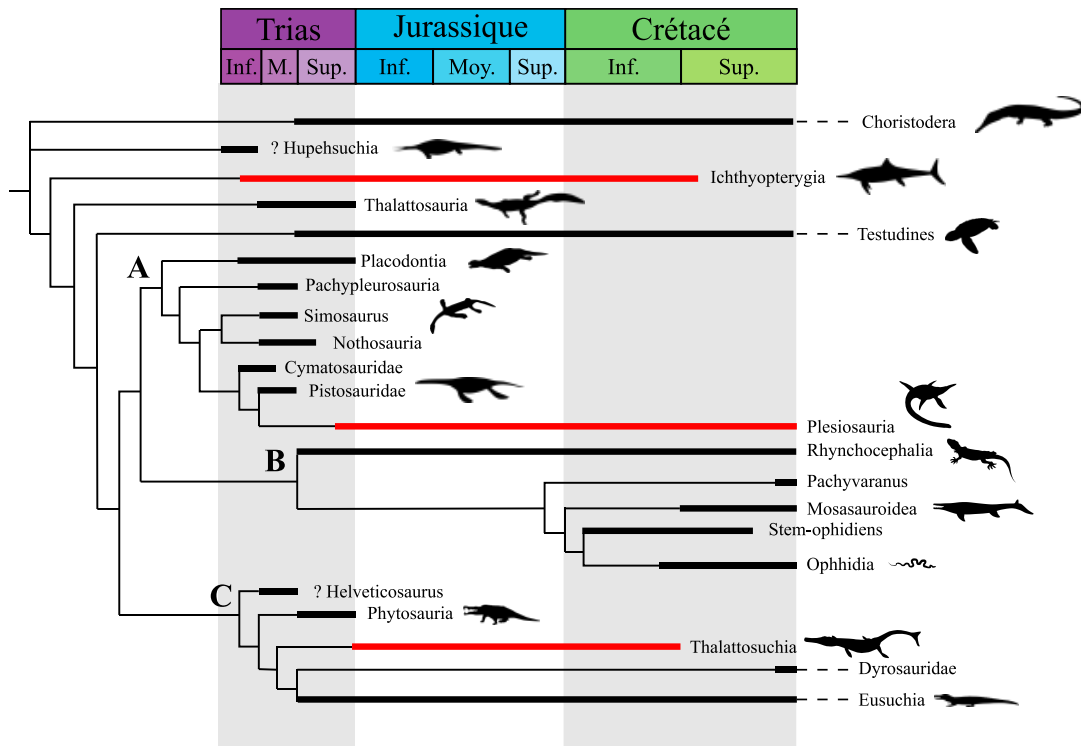


Figure 27 : Phylogénie générale incluant les différents groupes de reptiles marins au Mésozoïque. Les barres rouges représentent taxons étudiés au cours de ce travail. Figure modifiée d'après Houssaye (2013). **A** : Sauropterygia, **B** : Lepidosauria HAECKEL, 1866 et **C** : Archosauromorpha VON HUENE, 1946.

2.2.1 Evolution, morphologie et locomotion

Les trois groupes de reptiles marins étudiés dans le cadre de ce travail possèdent des morphologies différentes mais toutes sont particulièrement bien adaptées à la vie marine.

Les Ichthyosauria présentent une morphologie unique au sein des Sauropsida HUXLEY, 1864, et a pendant de longues années suscité l'engouement des paléontologues (Sander, 2000 ; Motani, 2005, 2009). Les Ichthyosauria apparaissent après la crise du Perm-Trias et disparaissent à la limite Cénomanién-Turonien (Bardet, 1992 ; Fischer *et al.*, 2016). Dès le Trias inférieur, leur répartition géographique est très importante. Leur diversité et leur répartition géographique n'ont cessé de croître donnant naissance à de nouveaux groupes au Jurassique (Motani, 1999). Les formes triasiques telles que *Utatsusaurus* SHIKAMA, KAMEY & MURATA 1978, *Chaohusaurus* YOUNG & DONG, 1972, *Mixosaurus* BAUR, 1887 ou encore *Shonisaurus* CAMP, 1976 possèdent des morphologies différentes des formes post-triasiques (ex. : *Ichthyosaurus* DE LA BECHE & CONYBEARE, 1821, *Stenopterygius* JAEKEL, 1904, *Ophthalmosaurus* SEELEY, 1874 ; **Figure 28** ; Sander, 2000). En revanche, tout comme les

organismes du Jurassique et du Crétacé, les formes triasiques avaient déjà un rostre plus ou moins allongé et des membres chiridiens transformés en palettes natatoires (Motani, 1999).

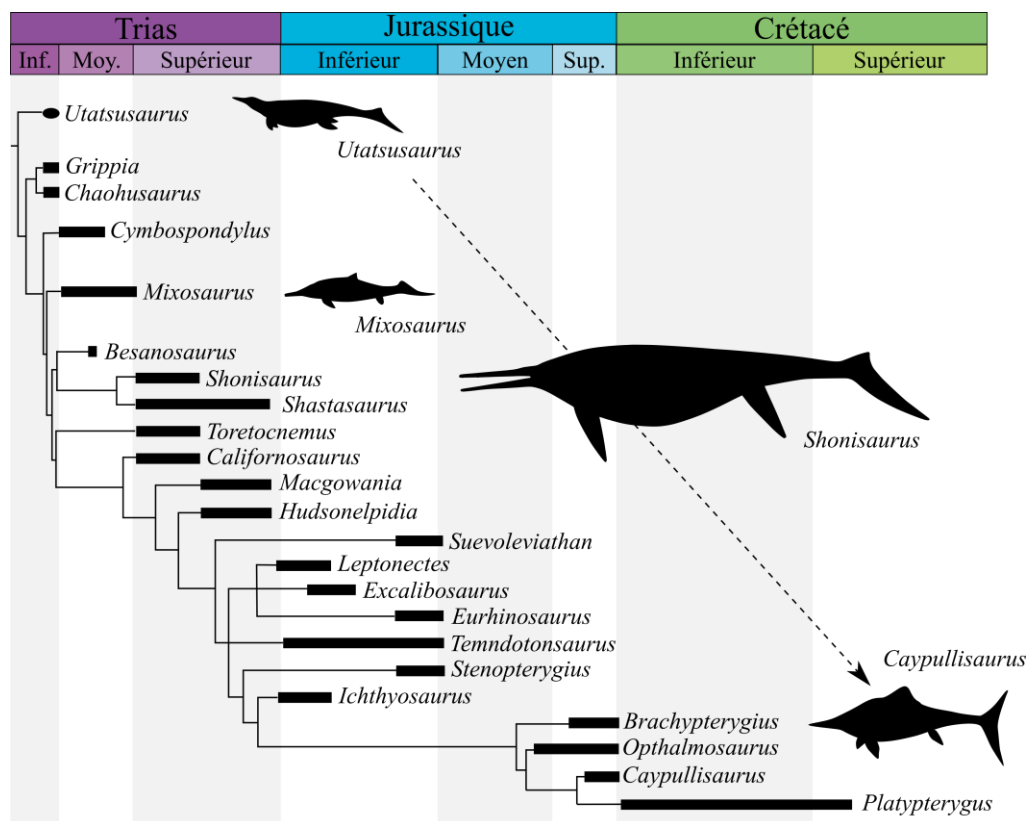


Figure 28 : Arbre phylogénétique simplifié des Ichthyosauria d’après Motani (1999) et illustration des différences morphologiques entre les formes triasiques et post-triasiques.

D’autres adaptations comme la réduction de la densité des os (de Buffrénil et Mazin, 1990 ; Lopuchowycz et Massare, 2002), la présence d’anneaux sclérotiques (Motani *et al.*, 1999 ; Fernández *et al.*, 2005) ou encore la viviparité (Böttcher, 1989 ; Maxwell et Caldwell, 2003 ; Motani *et al.*, 2014 ; Blackburn et Sidor, 2015) démontrent à quel point ces organismes étaient très bien adaptés à la vie marine. En effet, ces adaptations leur permettaient à la fois de se déplacer efficacement au sein de l’environnement marin mais également de s’affranchir totalement de l’environnement terrestre par la présence de la viviparité. La morphologie des formes post-triasiques est particulièrement bien connue grâce aux spécimens retrouvés avec des tissus mous au sein des gisements à préservation exceptionnelle d’Angleterre et d’Allemagne datés du Jurassique (Figure 29 ; Martill, 1995 ; Bardet et Fernández, 2000 ; Jacobs et Martill, 2020 ; Delsett *et al.*, 2022).

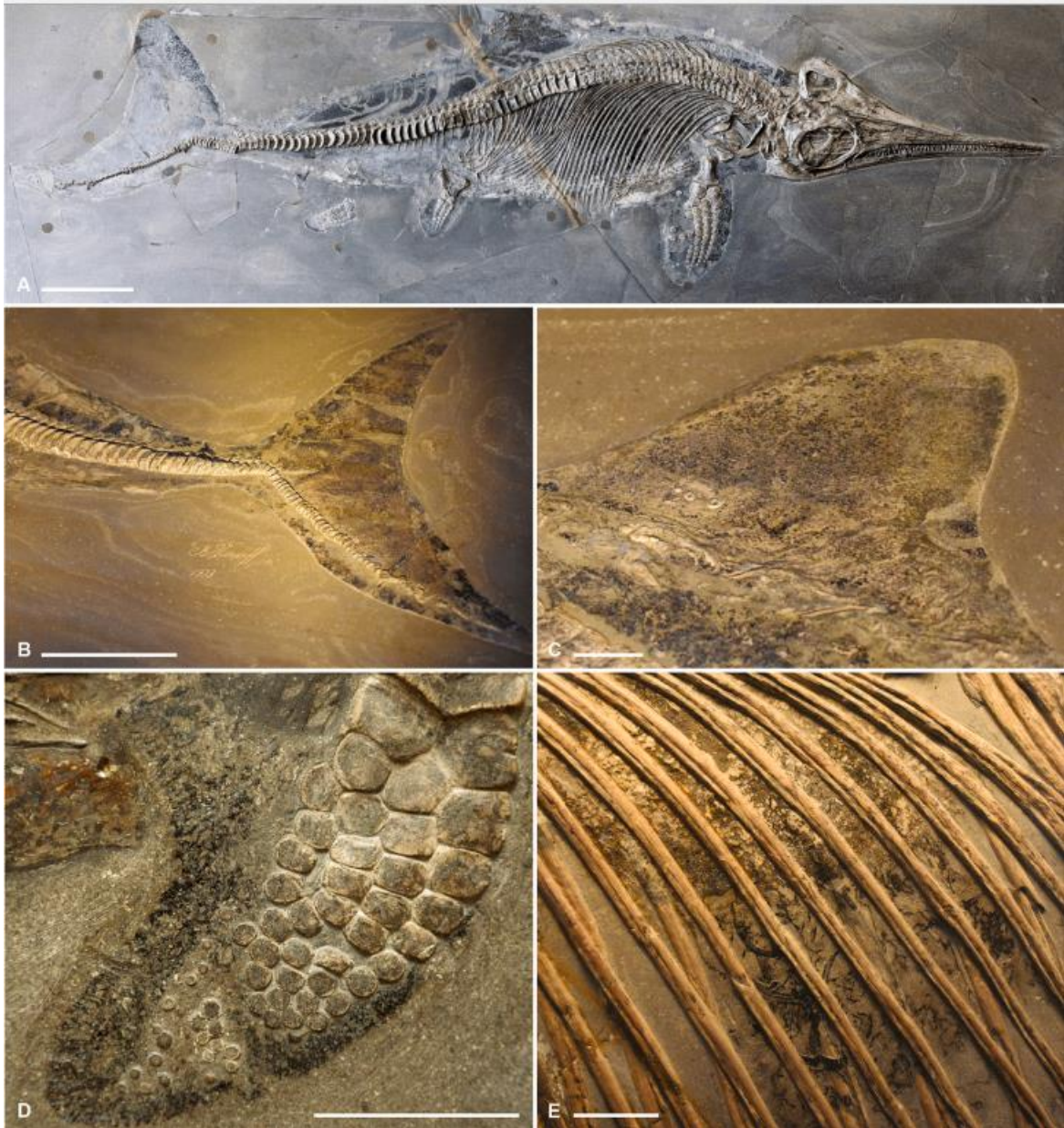


Figure 29 : Photographies illustrant la morphologie des Ichthyosauria. **A.** Un spécimen de *Stenopterygius* juvénile presque complet avec une enveloppe de tissus mous. Le spécimen réside au musée Goldfuß à Bonn, en Allemagne (voir aussi Sander, 2000). **B.** Aperçu des tissus mous de la queue d'un autre spécimen de *Stenopterygius* immature. Notez la courbure vers le bas de la colonne vertébrale et la forme générale en croissant de lune de la nageoire caudale. Le spécimen est exposé au Urweltmuseum Hauff, en Allemagne. **C.** Aperçu de la nageoire dorsale du même spécimen. **D.** Nageoire pectorale d'un spécimen de *Stenopterygius* hébergé au Paleontologiska Museet, Uppsala, Suède, avec la présence de tissus mous. **E.** Contenu intestinal de couleur foncée à l'intérieur de la cavité abdominale d'un *Stenopterygius* adulte, provenant probablement de céphalopodes comme indiqué par les crochets et contenant probablement aussi des restes de sacs d'encre mélanisés. Le spécimen est exposé à l'Urweltmuseum Hauff, en Allemagne. Barres d'échelle : **A, B.** 10 cm, **C–E.** 2cm. Figure extraite de Eriksson *et al.* (2022).

Les membres sont transformés de façon extrême en palettes natatoires puisque le nombre de doigt et le nombre de phalange est augmenté (hyperdactylie et hyperphalangie ;

Figure 30 ; Caldwell, 2002). En ce qui concerne la taille, les formes triasiques telles que *Utatusaurus*, *Chaohusaurus* et *Omphalosaurus* MERRIAM, 1906 étaient de petites et moyennes tailles (de l'ordre de 2 à 4 m ; Motani *et al.*, 1998 ; Ji *et al.*, 2016 ; Moon, 2019). Les premiers individus de grande taille (longueur du corps > 10 m) apparaissent au Trias supérieur avec les Shastasauridae MERRIAM, 1902 dont les plus grands représentants pouvaient atteindre jusqu'à 20 m de longueur (Sander, 2000 ; Motani, 2005, 2009 ; Fischer *et al.*, 2014 ; Martin *et al.*, 2022). Les formes post-triasiques quant à elles étaient de tailles petites à moyennes (Sander, 2000) bien que certains individus puissent atteindre des tailles considérables (*Temnodontosaurus* LYDEKKER, 1889 ~ 12 mètres de long ; Godefroit, 1993 ; Hungerbühler et Sachs, 1996 ; Martin *et al.*, 2012).

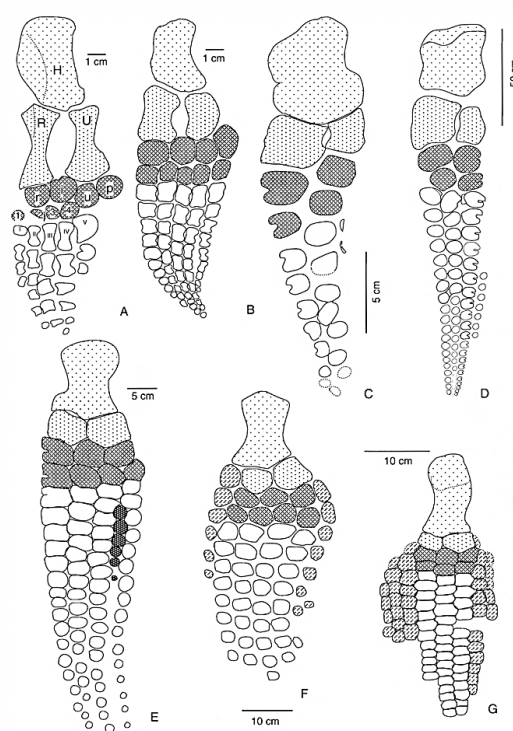


Figure 30 : Illustration de membres antérieurs gauches en vue dorsale de plusieurs genres d'Ichthyosauria. **A.** *Utatusaurus hataii* SHIKAMA, KAMEL & MURATA 1978 (Trias), d'après Motani (1997). **B.** *Mixosaurus cornalianus* BASSANI, 1886 (Trias), d'après Repposi (1902) et Merriam (1908). **C.** *Shastasaurus neoscapularis* MCGOWAN, 1994 (Trias), d'après McGowan (1994). **D.** *Shonisaurus popularis* CAMP, 1976 (Trias), d'après Camp (1980). **E.** *Stenopterygius* sp. (Jurassique), d'après Caldwell (1997). **F.** *Ophthalmosaurus icenicus* SEELEY, 1874 (Jurassique), d'après Caldwell (1997). **G.** *Platypterygius platydactylus* BROILI, 1907 (Crétacé), d'après Broili (1907). **Abréviations** : H = humérus, R = radius, U = ulna, i = intermédiaire, p = pisiforme, r = radiale, 1-4 = carpes et I-V = métacarpes. Figure tirée de Sander (2000).

Les formes triasiques d'Ichthyosauria comme *Utatusaurus* possédaient une queue longue et fine supposant une nage anguilliforme (Motani et McGowan, 1996). Chez ces organismes, tout le corps ondulait et les membres devaient uniquement servir à se diriger en

agissant comme gouvernail (Motani et McGowan, 1996 ; Motani, 2005). *Mixosaurus* et *Shonisaurus* présentaient quant à eux une queue hypocerque, soit un lobe inférieur plus développé que le lobe supérieur, et comprimée latéralement. La nage adoptée était vraisemblablement de type carangiforme (Figure 31). Enfin, les formes post-triasiques telles que *Ophthalmosaurus*, *Stenopterygius* ou *Platypterygius* VON HUENE, 1922 adoptaient très certainement une nage thunniforme proche du type de locomotion des Thunnini actuels (Zammit *et al.*, 2014). Ce type de nage se caractérise par le fait que seule la queue bilobée en forme de croissant de lune assure la propulsion, les membres antérieurs permettant les changements de direction ainsi que la stabilisation de l'animal (Sander, 2000 ; McGowan et Motani, 2003 ; Motani, 2009). Le changement de morphologie globale associé à la nage thunniforme a permis de diminuer les coûts liés à la locomotion mais aussi de lutter contre la contrainte de Carrier (contrainte mécanique exercée sur les poumons lors de la locomotion par ondulation ; Carrier, 1987), rendant les Ichthyosauria aptes à se déplacer dans l'environnement pélagique et ce sur de grandes distances (Gutarra *et al.*, 2019). Il a été supposé que les Ichthyosauria du Jurassique étaient capables d'atteindre des vitesses de croisière de 8 km/h (Alexander, 1989), correspondant approximativement à la vitesse de croisière enregistrée chez le dauphin commun à bec court (*Delphinus delphis* LINNÆUS, 1758). Il est également probable que certaines espèces plongeaient à de très grandes profondeurs (> 500 m ; Motani *et al.*, 1999 ; Humphries et Ruxton, 2002 ; Rothschild *et al.*, 2012 ; Pardo-Pérez *et al.*, 2018).

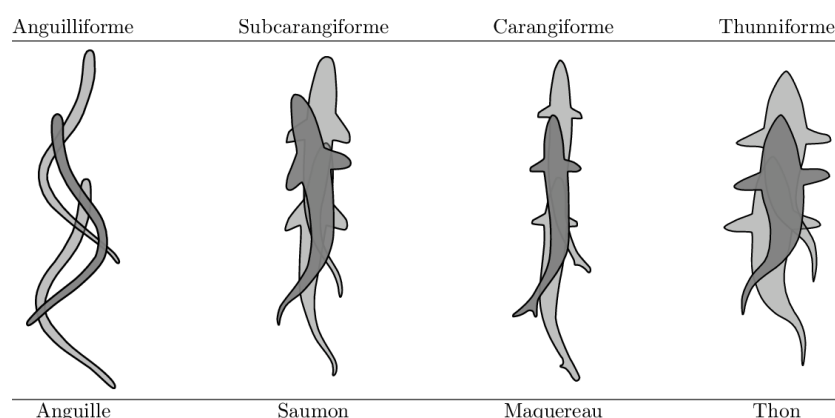


Figure 31 : Illustration des différents types de nage et leurs espèces représentatives. Figure extraite de Lapierre (2014).

Le registre fossile des Plesiosauria s'étend de la fin du Trias à la crise Crétacé – Paléogène (Sennikov et Arkhangelsky, 2010 ; Vincent *et al.*, 2011 ; Benson *et al.*, 2012 ; Benson et Druckenmiller, 2014 ; Wintrich *et al.*, 2017). La morphologie globale des

Plesiosauria est caractérisée par un corps massif, la présence de quatre palettes natatoires et un cou plus ou moins allongé selon les espèces (Storrs, 1993 ; **Figure 32**). L'ordre des Plesiosauria a pendant longtemps été scindé en deux sous-groupes basés sur la morphologie et la proportion respective du crâne et du cou (**Figure 32**) : les Plesiosauroidea WELLES, 1943 à cou allongé et crâne de petite taille, et les Pliosauroida WELLES, 1943 à cou court et crâne massif (Andrews, 1910, 1913 ; Brown, 1981). Ces deux groupes établis selon les morphologies ont récemment été requalifiés en plésiosaumorphes et pliosaumorphes soulignant le fait que la validité taxonomique de cette dichotomie n'est pas soutenue par les analyses cladistiques (O'Keefe, 2002) puisqu'il est admis que les Plesiosauria à cou court ont évolué de manière convergente dans différents clades (Carpenter, 1997 ; O'Keefe, 2001, 2002 ; O'Keefe et Carrano, 2005 ; Benson et Druckenmiller, 2014).

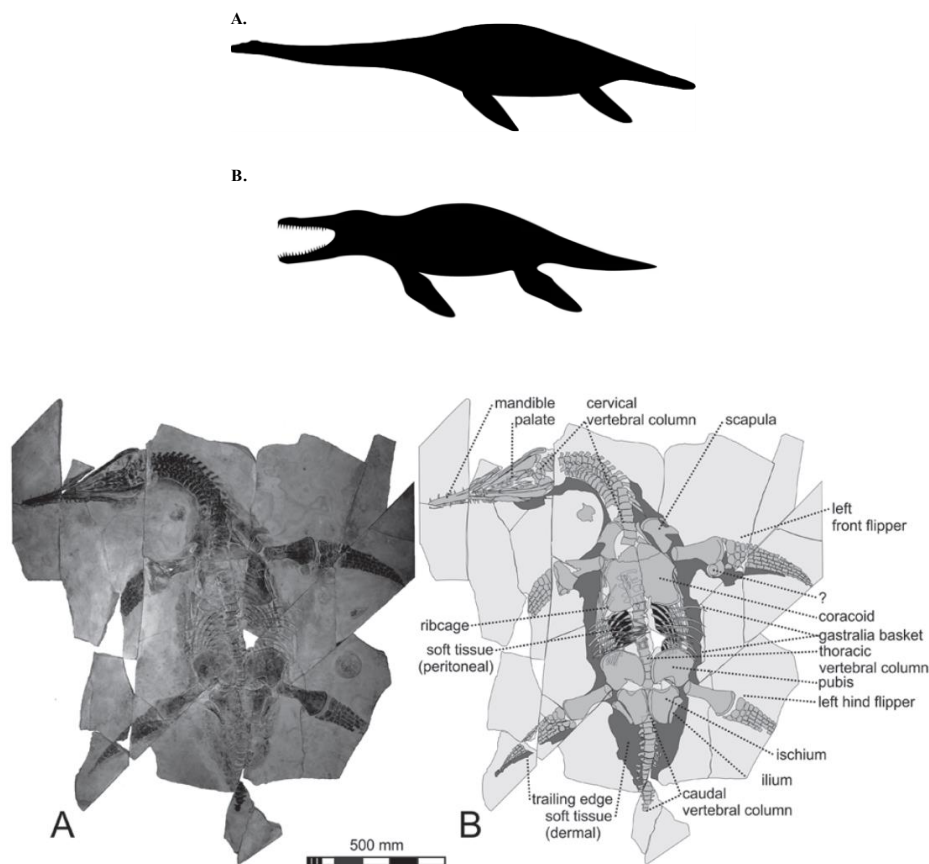


Figure 32 : En haut, silhouette des deux morpho-groupes : **A.** plésiosauromorphe et **B.** pliosauromorphe. En bas, photographie du spécimen INAH CPC RFG 2544 P.F.1 de *Mauriciosaurus fernandezii* FREY, MULDER, STINNESBECK, RIVERA-SYLVA, PADILLA-GUTIERREZ & GONZALEZ-GONZALEZ, 2017 (**A**) et dessin interprétatif (**B**) extraits de Frey *et al.* (2017).

Les membres antérieurs et postérieurs des Plesiosauria sont dotés de 5 doigts (absence d'hyperdactylie) et formé de nombreuses phalanges (hyperphalangie ; Caldwell, 1997, 2002 ; **Figure 33**). La taille de ces organismes variait entre 1,50 m pour les plus petits (ex. : *Thalassiodracon* STORRS & TAYLOR, 1996) jusqu'à plus d'une dizaine de mètres pour certains Pliosauridae SEELEY, 1874 tels que *Liopleurodon* OWEN, 1842 et *Pliosaurus* OWEN, 1842 (Buchy *et al.*, 2003) ou encore certains Elasmosauridae COPE, 1869 (Druckenmiller et Russel, 2006). A l'image des Ichthyosauria, il est fortement probable que les Plesiosauria étaient des organismes vivipares (Smith, 2008 ; O'Keefe et Chiappe, 2011), néanmoins, à ce jour, seulement une femelle gravide a été découverte et il est par conséquent assez difficiles de faire de cette observation une généralité.

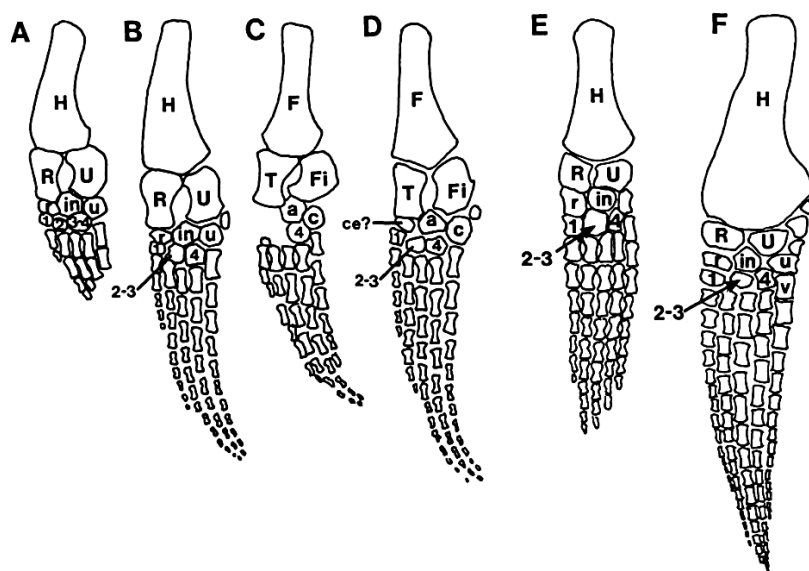


Figure 33 : Membres antérieurs et postérieurs gauche de Plesiosauria du Jurassique et du Crétacé. **A.** Membre antérieur de *Plesiosaurus hawkinsi* OWEN, 1838, d'après Carroll (1985). **B.** Membre antérieur de *Plesiosaurus brachypterygius* VON HUENE, 1923, d'après Robinson (1975a). **C.** Membre postérieur de *Plesiosaurus hawkinsi*, d'après Carroll (1985). **D.** Membre postérieur de *Plesiosaurus brachypterygius*, d'après Robinson (1975). **E.** Membre antérieur de *Peloneustes philarchus* SEELEY, 1869, d'après Halstead (1960). **F.** Membre antérieur de *Dolichorhynchops osborni* WILLINSTON, 1903, d'après Williston (1903). **Abréviations** : A = astragale ; c = calcanéum ; ce = os central ; F = fémur ; Fi = fibula ; H = humérus ; in = intermédiaire ; p = pisiforme ; r = radiale ; R = radius ; T = tibia ; u = ulnaire ; U = ulna ; p = pisiforme ; i-v = métacarpiens/métatarsiens ; 1-4 = carpes distaux ou tarses distaux. Figuré extraite et modifiée d'après Caldwell (1997).

La nage des Plesiosauria a suscité, et suscite encore actuellement, l'engouement des scientifiques (Robinson, 1975 ; O'Keefe, 2001 ; Carpenter *et al.*, 2010 ; Muscutt *et al.*, 2017 ; Krahl, 2021 ; Krahl et Witzel, 2021). Il est, à ce jour, considéré que les Plesiosauria pratiquaient le vol sous-marin en utilisant leurs quatre palettes natatoires (Carpenter *et al.*, 2010 ; Liu *et al.*, 2015). L'utilisation simultanée des membres antérieurs et postérieurs aurait été occasionnelle et leur aurait permis de réaliser sur quelques mètres de brèves accélérations (Carpenter *et al.*, 2010). En ce qui concerne la vitesse de nage, il a été estimé que les Plesiosauria pouvaient atteindre des vitesses de croisière assez importantes (Motani, 2002 ; Troelsen *et al.*, 2019 ; Krahl, 2021) mais inférieures à celles rencontrées chez les Ichthyosauria (Massare, 1988). A l'image des Ichthyosauria, les Plesiosauria étaient vraisemblablement capables de réaliser des plongées prolongées et répétées (Rothschild et Storrs, 2003) mais aussi probablement de se déplacer sur de grandes distances (Angst et Bardet, 2016 ; Allemand *et al.*, 2017).

Les Metriorhynchidae forment un groupe de crocodylomorphes exclusivement marins (Fraas, 1902 ; Young *et al.*, 2010 ; Sachs *et al.*, 2019). Ils ont peuplé les océans mésozoïques

du Jurassique moyen à l'Aptien (Young *et al.*, 2010 ; Chiarenza *et al.*, 2015 ; Wilberg *et al.*, 2019). Ils sont notamment très connus durant cette période en Europe (Sachs *et al.*, 2019) ainsi qu'en Amérique du Sud (ex. : Frey *et al.*, 2002 ; Herrera *et al.*, 2015 ; Barrientos-Lara *et al.*, 2018). Les Metriorhynchidae se distinguent du plan d'organisation classique des crocodylomorphes actuels par la transformation de leurs membres en palettes natatoires et la présence d'une nageoire caudale hypocerque (Spindler *et al.*, 2021 ; **Figure 34**). Ils possédaient également des anneaux sclérotiques, des yeux tournés vers l'extérieur et non vers le haut comme chez les crocodiles actuels et étaient dépourvus d'une couverture ostéodermique (Spindler *et al.*, 2021).



Figure 34 : Photographies du spécimen NHMUK R.3948 de *Rhacheosaurus gracilis* VON MEYER, 1831. **A.** Aperçu du squelette associé à la présence de contours de tissus mous. **B.** Aperçu détaillé de la nageoire caudale. Barre d'échelle en cm. Photographies extraites de Spindler *et al.* (2021).

L'exemple le plus représentatif de cette spécialisation à l'environnement marin est celui d'*Enaliosuchus macrospondylus* KOKEN, 1883 chez qui les narines sont en position plus haute sur le crâne, les narines externes s'étendent au niveau des six premières alvéoles maxillaires tandis que chez les autres Metriorhynchidae, celles-ci débutent dès la seconde et s'étendent rarement sur plus de trois alvéoles (Hua *et al.*, 2000). Les narines en position haute est un caractère généralement observé chez des animaux pratiquant une nage soutenue sur de longues distances. L'avantage anatomique d'un tel arrangement étant de permettre à l'animal de passer un minimum de temps en surface (Hua *et al.*, 2000). Deux sous-familles constituent la famille des Metriorhynchidae (**Figure 35**) : les Metriorhynchinae FITZINGER, 1843 anciennement nommés longirostres possédant, comme leur nom l'indique, un rostre bien développé et fin regroupent des genres iconiques comme *Metriorhynchus* MEYER, 1830 et *Cricosaurus* WAGNER, 1858 ; et les Geosaurinae LYDEKKER, 1889, ou brévirostrés, regroupant les Metriorhynchidae tels que *Dakosaurus* QUENSTEDT, 1856, *Geosaurus* CUVIER, 1824 ou encore *Torvoneustes* DE ANDRADE, YOUNG, DESOJO & BRUSATTE 2010 (Young *et al.*, 2010).

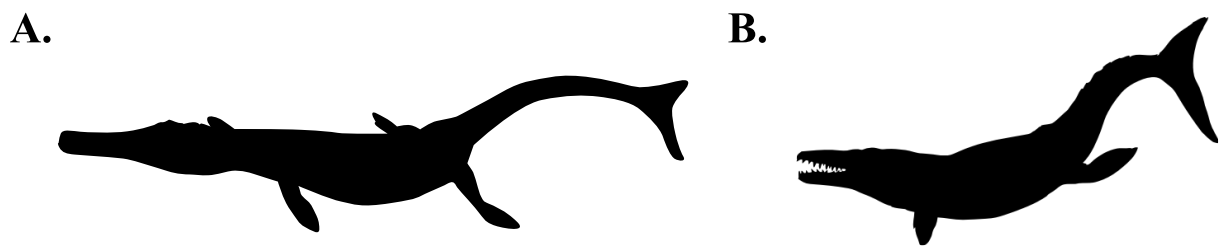


Figure 35 : **A.** Silhouette d'un spécimen de *Metriorhynchus* sp. appartenant à la sous-famille des Metriorhynchinae. **B.** Silhouette d'un spécimen de *Torvoneustes* sp. appartenant à la sous-famille des Geosaurinae. Les silhouettes proviennent du site <http://www.phylopic.org/>.

Concernant la locomotion des Metriorhynchidae, peu d'études ont été réalisées à ce jour. Les quelques études s'étant intéressées à la question proposent une nage à la fois dépendante de la propulsion *via* la queue hypocerque et l'ondulation du corps (nage carangiforme ou sub-carangiforme ; Massare, 1988 ; Hua, 1994). Les vitesses de nage étaient donc très probablement nettement inférieures à celles des Ichthyosauria et des Plesiosauria (Massare, 1988).

2.2.2 Ecologie et régime alimentaire

Les restes fossiles retrouvés dans des sédiments marins à travers le monde indiquent que les Ichthyosauria, les Plesiosauria et les Metriorhynchidae étaient clairement des organismes vivant en pleine mer en accord avec leurs adaptations morphologiques et physiologiques. Toutefois, des restes de certains d'entre eux, en particulier de Plesiosauria, ont été découverts dans des sédiments lagunaires, estuariens (Cruickshank et Fordyce, 2002 ; Forrest et Oliver, 2003 ; Benson *et al.*, 2012) ou encore de rivières (Kear, 2006 ; Vavrek *et al.*, 2014 ; Gao *et al.*, 2019 ; Bunker *et al.*, 2022). Les occurrences en milieu d'eau douce ou saumâtres sont mentionnées à la fois chez les Plesiosauroidea (Cruickshank et Fordyce, 2002 ; Vandermark *et al.*, 2006 ; Vavrek *et al.*, 2014) et les Pliosauridae (Benson *et al.*, 2013). Des questions se posent en ce qui concerne les occurrences en eaux saumâtres puisque les organismes retrouvés sont généralement des juvéniles (Forrest et Oliver, 2003 ; Vandermark *et al.*, 2006 ; Vavrek *et al.*, 2014). Cette observation a conduit à une hypothèse selon laquelle ces environnements auraient constitué des nurseries (Martin *et al.*, 2007) et des refuges pour les juvéniles afin d'éviter les prédateurs (Vavrek *et al.*, 2014).

La morphologie dentaire, les contenus stomacaux et les études géochimiques portant sur la composition isotopique du calcium et du carbone des dents de reptiles marins du Mésozoïque, indiquent qu'ils occupaient le sommet des réseaux trophiques au Mésozoïque (ex. : Massare, 1987 ; Vincent *et al.*, 2013 ; Martin *et al.*, 2017 ; Plet *et al.*, 2017).

Les formes triasiques d'Ichthyosauria telles que *Grippia* WIMAN, 1930 et *Utatusaurus* présentaient une dentition hétérodonte composée de dents coniques à l'avant et bulbeuses à l'arrière de la mâchoire, leur permettant d'adopter un régime alimentaire durophage (Massare, 1987 ; Motani, 2000). Le genre *Ichthyosaurus* disposait de petites dents coniques pointues et fines très efficaces pour attraper des céphalopodes non-coquillés, alors qu'au contraire les petits organismes tels que *Stenopterygius* présentaient des dents coniques dont l'apex était arrondi, représentant la morphologie optimale pour capturer des petites proies coquillées (Massare, 1987). Les grands spécimens (*Temnodontosaurus*, *Leptopterygius* VON HUENE, 1922 et *Leptonectes* MCGOWAN, 1996) avaient des dents coniques striées jusqu'au trois quarts, robustes, droites et arrondies à l'apex qui leur permettaient de se saisir de proies vraisemblablement coquillées (Massare, 1987). Certains Ichthyosauria disposaient de dents comprimées aux bords coupants et se nourrissaient d'autres reptiles marins (Dick *et al.*, 2016 ;

Jiang *et al.*, 2020). Le contenu gastrique (tortues, oiseaux, poissons) retrouvée d'une femelle gravide de *Platypterygius longmani* WADE, 1990 révèle que certains taxons pouvaient être opportunistes (Kear *et al.*, 2003). Néanmoins, la morphologie dentaire et les restes gastriques retrouvés dans le registre fossile semblent indiquer que, globalement, les Ichthyosauria se nourrissaient principalement de céphalopodes et de poissons (Pollard, 1968 ; Buchy *et al.*, 2004 ; Massare et Young, 2005 ; Lomax, 2010).

Les Plesiosauria étaient munis de dents coniques appartenant aux guildes *Pierce I*, *Pierce II* et *General* dans la nomenclature établie par Massare (1987). Sur la base de la morphologie des dents, il a été suggéré que les Plesiosauroidea possédaient un régime alimentaire basé sur les céphalopodes et les poissons, et confirmé par la découverte de nombreux contenus stomacaux. Certains Plesiosauria se seraient également nourris d'invertébrés benthiques (McHenry *et al.*, 2005 ; Vincent *et al.*, 2017). Chez les Pliosauroides, certains taxons possédaient des dents appartenant à la guildes *Cut* de Massare (1987). Ce type de dentition leur aurait permis de se nourrir occasionnellement d'autres reptiles marins comme en témoigne certaines traces de dents sur des os isolés (Clarke et Etches, 1992 ; Martill, 1992 ; Martill *et al.*, 1994).

Chez les Metriorhynchidae, il existe également une grande diversité de morphologies dentaires et probablement de régimes alimentaires (Young *et al.*, 2010). Alors que les Metriorhynchidae basaux (ex. : *Neptunidraco* CAU & FANTI, 2011) semblent être généralistes et opportunistes en raison de la possession de carènes dentaires, les formes les plus dérivées appartenant aux Metriorhynchinae sont quant à elles plus spécialisées dans la piscivorie (Massare, 1987 ; Young et de Andrade, 2009). Ces interprétations fondées sur la morphologie dentaire ont été confirmées par la découverte de contenus stomacaux composés de crochets de céphalopodes, de rostrs de bélemnites et d'écailles accompagnées de dents de poissons (Forrest, 2003). La présence de dents latéralement comprimées chez *Metriorhynchus* laisse supposer qu'il était capable de se nourrir de proies de taille considérable (Forrest, 2003). Au sein des Geosaurinae, les genres *Dakosaurus*, *Plesiosuchus* et *Geosaurus* possèdent une dentition ziphodontes généralement associée à un régime alimentaire hypercarnivore (Andrade *et al.*, 2010 ; Young *et al.*, 2012).

2.3 Thermophysiology des Ichthyosauria, des Plesiosauria et des Metriorhynchidae

Les Ichthyosauria, les Plesiosauria et les Metriorhynchidae étaient des organismes au sommet des chaînes trophiques du Mésozoïque. Leur mode de vie et notamment leur locomotion laissent supposer qu'ils possédaient un métabolisme élevé. Les études s'étant intéressées à leur distribution paléogéographique, leurs tissus mous ainsi que la composition isotopique de l'oxygène de leurs restes squelettiques ont permis de démontrer qu'ils possédaient des stratégies thermorégulatrices bien différentes de celle des reptiles marins actuels.

2.3.1 Indices paléobiogéographiques

Il existe actuellement environ une centaine d'espèces de reptiles marins (serpents, tortues, crocodile marin (*Crocodylus porosus*) et iguane des Galapagos *Amblyrhynchus cristatus* ; Rasmussen *et al.*, 2011). Ces organismes sont majoritairement inféodés aux zones intertropicales au sein desquelles ils puisent la chaleur de leur environnement pour réguler leur température corporelle, principalement par modifications comportementales (**Figure 36**). La répartition géographique plus étendue des tortues marines serait due à leur stratégie thermorégulatrice particulière (Frair *et al.*, 1972 ; Henwood et Ogren, 1987 ; Luschi *et al.*, 2001 ; **section 1.5.3**), bien que cette justification soit contestée par certains auteurs qui considèrent que les Chelonioidea suivraient les courants marins chauds pour atteindre les hautes latitudes (Luschi *et al.*, 2003).

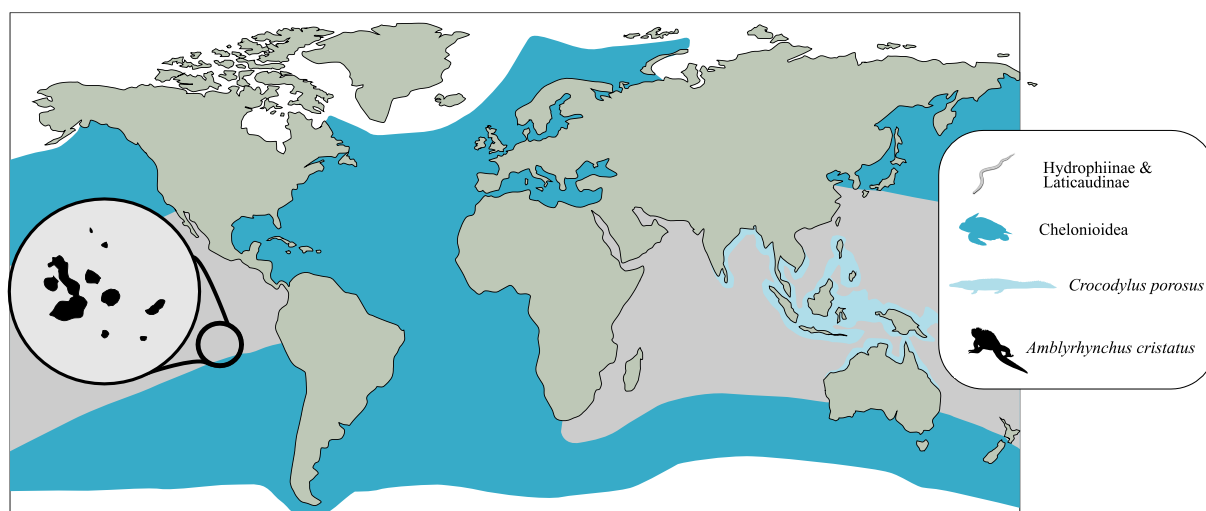


Figure 36 : Carte de répartition géographique des reptiles marins actuels. Figure extraite et modifiée d'après Rasmussen *et al.* (2011) et Bardet *et al.* (2021).

Pour ce qui est des reptiles marins du Mésozoïque, des restes d'Ichthyosauria et de Plesiosauria ont été retrouvés dans des environnements de très hautes latitudes (Kear, 2005 ; Bardet *et al.*, 2014 ; Vavrek *et al.*, 2014 ; Delsett *et al.*, 2016 ; Rogov *et al.*, 2019 ; Zverkov *et al.*, 2021 ; **Figure 37**) où régnaient des températures océaniques auxquelles les ectothermes avérés tels que les tortues ou les crocodylomorphes ne pouvaient survivre comme en témoigne leur absence des gisements de hautes latitudes (Rich *et al.*, 2002). Ces observations suggèrent également que les Ichthyosauria et les Plesiosauria étaient capables de vivre dans des environnements dont la température était relativement basse (cf **section 2.1.2.3**). De plus, la découverte de spécimens à la fois matures et juvéniles indique que les Ichthyosauria et les Plesiosauria étaient capables de se reproduire au sein de ces environnements (Zverkov *et al.*, 2021). Cette capacité à vivre dans de tels environnements serait supportée par la présence d'endothermie. Les Metriorhynchidae semblent, quant à eux, avoir eu une aire de répartition plus restreinte que celle des Ichthyosauria et des Plesiosauria, et cantonnée aux environnements de basses latitudes (**Figure 37**). Cette distribution géographique restreinte et cantonnée aux régions arides et tropicales supposerait que les Metriorhynchidae auraient été dans l'incapacité de maintenir leur température corporelle au sein des environnements de hautes latitudes.

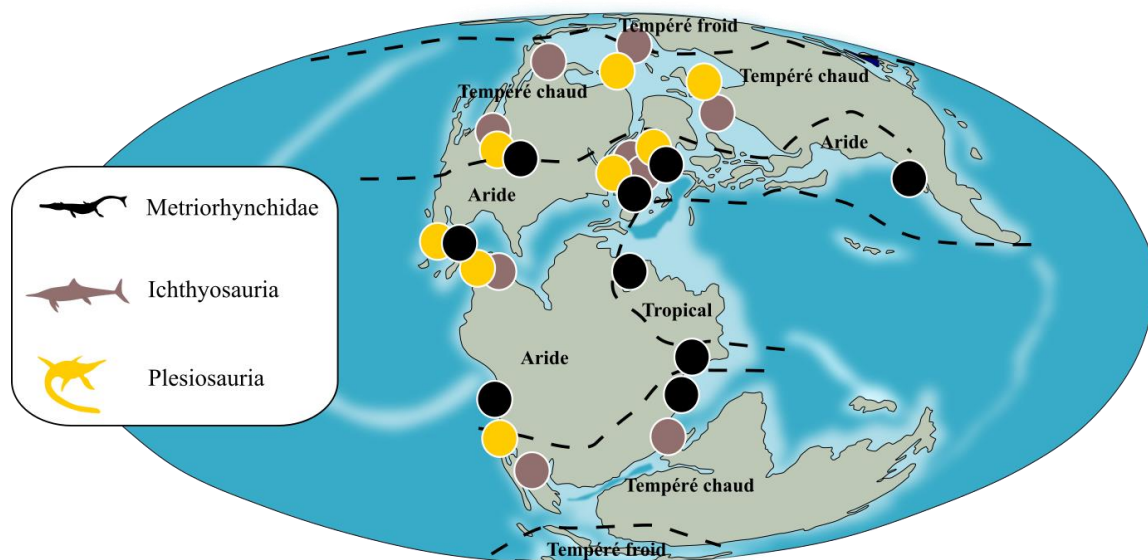


Figure 37 : Distribution paléogéographique des Ichthyosauria, des Plesiosauria et des Metriorhynchidae au Jurassique supérieur d'après Bardet *et al.* (2014). Les ceintures climatiques de l'époque définies par Boucot *et al.* (2013), sont reportées sur la figure.

2.3.2 Indices liés à la morphologie et à la locomotion

A l'image des Cetacea actuels, les Ichthyosauria possédaient une morphologie globale qui représente la silhouette (fusiforme) permettant de limiter les pertes de chaleur en direction de l'environnement (Innes *et al.*, 1990 ; Gearty *et al.*, 2018). Les restes d'Ichthyosauria retrouvés dans les gisements à préservation exceptionnelle du Jurassique (Holzmaden, Solnhofen) ont, de plus, révélé la présence d'une couche de tissu adipeux chez un spécimen de *Stenopterygius* et un autre d'*Aegirosaurus* BARDET & FERNANDEZ, 2000 (Lindgren *et al.*, 2018 ; Delsett *et al.*, 2022). Cette couche de tissu adipeux aurait pu servir de réserve énergétique (Price, 2017), de tissu isolant en réduisant la conduction thermique entre l'organisme et son environnement (Iverson, 2009) mais également à la flottabilité (Pond, 1978). Compte tenu de l'impact de la taphonomie sur la préservation des spécimens fossiles d'Ichthyosauria, il est difficile d'estimer l'épaisseur de la couche de tissu adipeux d'autant plus que son épaisseur variait vraisemblablement selon la position sur le corps comme chez les Cetacea actuels (Hashimoto *et al.*, 2015). Toutefois, il paraît raisonnable d'estimer selon Lindgren *et al.* (2018) que la couche de tissu adipeux devait être de l'ordre de quelques centimètres. Concernant les Plesiosauria, une seule occurrence de tissu adipeux a, à ce jour, été identifiée (Frey *et al.*, 2017). Chez les reptiles actuels, la couche de tissu adipeux, lorsqu'elle est présente est généralement peu développée (Pond, 1978). Le tissu adipeux peut être localisé de manière diffuse dans le corps, par exemple entre les fibres musculaires chez *Chelonia mydas* (Kwan, 1994), mais il peut aussi être confiné à certaines région du corps comme par exemple, la queue, qui peut être un site de dépôt de tissu adipeux chez les lézards (Greene, 1970 ; Pond, 1978 ; Doughty *et al.*, 2003 ; Lin et Ji, 2005). Ces réserves de graisse au niveau de la queue seraient particulièrement utiles à ces organismes pendant l'hibernation et les périodes caractérisée par un apport alimentaire insuffisant (Avery, 1974 ; Dial et Fitzpatrick, 1981 ; Daniels, 1984).

La locomotion de chacun des groupes peut également apporter des indices concernant leur taux métabolique et donc leur thermophysologie. La chaleur produite par la contraction musculaire peut être utilisée pour élever la température corporelle si des mécanismes de rétention de la chaleur sont présents. Ainsi, il est probable que les Ichthyosauria, les Plesiosauria et les Metriorhynchidae, qui sont des chasseurs actifs, aient pu avoir un apport conséquent de chaleur métabolique par la contraction musculaire (Motani, 2002a, 2002b). Associée au potentiel isolant du tissu adipeux et éventuellement à un système cardio-vasculaire efficace (*rete mirabile*), à l'image de celui des Thunnini et des Lamnidae par exemple (Stevens et Neill,

1978 ; Carey *et al.*, 1981 ; Goldman, 1997), ceci aurait été un très bon moyen de maintenir une température corporelle supérieure à celle du milieu environnant.

2.3.3 Indices liés à la reproduction

Un indice supplémentaire pour aborder les stratégies thermorégulatrices des Ichthyosauria, des Plesiosauria et des Metriorhynchidae concerne leur stratégie reproductive. Une femelle Plesiosauria (O’Keefe et Chiappe, 2011) et plusieurs femelles Ichthyosauria (Böttcher, 1989) ont été retrouvées avec des embryons présents au sein de la cavité abdominale, attestant de la présence de viviparité, ou du moins d’ovoviviparité chez ces organismes. Chez les Ichthyosauria, plusieurs embryons sont généralement présents alors que pour les Plesiosauria, du moins chez le genre *Polycotylus* COPE, 1869, un seul embryon de taille importante est présent (O’Keefe et Chiappe 2011). La présence d’un seul et unique embryon est typique de la stratégie reproductrice K et nécessite des dépenses énergétiques importantes, et donc la présence d’un métabolisme élevé à la fois chez l’adulte et l’embryon (O’Keefe *et al.*, 2019 ; Sander et Wintrich, 2021). Chez les Metriorhynchidae, l’observation d’un élargissement de la cavité pelvienne a conduit à l’hypothèse selon laquelle les Metriorhynchidae pouvaient eux aussi donner naissance à des nouveau-nés viables (Herrera *et al.*, 2017). La viviparité est une stratégie reproductrice très énergivore et majoritairement présente chez les endothermes (en général (en g.) Mammalia). Toutefois, certains geckos et serpents ectothermes actuels sont également ovovivipares, mais ces cas restent anecdotiques (Rock *et al.*, 2002 ; Lourdaï *et al.*, 2013).

2.3.4 Indices ostéo-histologiques

Compte tenu du fait que les éléments minéralisés, tels que les os et les dents soient les archives les plus abondantes dans le registre fossile des reptiles marins, et les vertébrés en général, de nombreuses études ont été menées sur l’histologie osseuse des Ichthyosauria (de Buffrénil et Mazin, 1989, 1990 ; de Buffrénil *et al.*, 1993 ; Anderson *et al.*, 2019), des Plesiosauria (Wiffen *et al.*, 1995 ; Delsett et Hurum, 2012 ; Fleischle *et al.*, 2018) et des Metriorhynchidae (Hua et de Buffrénil, 1996) pour tenter de déterminer leur stratégie thermorégulatrice.

Chez les Ichthyosauria, l'abondance d'os fibro-lamellaire indique un taux de croissance élevé et sous-tend la présence d'endothermie (de Buffrénil et Mazin, 1990 ; Nakajima *et al.*, 2014 ; Anderson *et al.*, 2019). Une croissance cyclique chez *Omphalosaurus* (de Buffrénil et Mazin, 1990) et de marques de croissance nettes chez *Mixosaurus* (Kolb *et al.*, 2011) ont été observées, mais jamais chez les formes post-triasiques (de Buffrénil et Mazin, 1990). Cette observation pourrait laisser penser à une évolution des taux métaboliques et donc des stratégies thermorégulatrices entre les formes triasiques et les formes post-triasiques. Néanmoins, ceci est une hypothèse et devra être testé au cours d'études futures.

Chez les Plesiosauria, la présence d'os fibro-lamellaire et de lacunes ostéocytaires justifie l'hypothèse d'une croissance rapide et donc de taux métaboliques élevés (Cubo *et al.*, 2008 ; Werner et Griebeler, 2014). Les résultats issus d'une étude fondée sur l'approche quantitative par Fleischle *et al.* (2018) suggère également la présence de taux métabolique élevés situés entre celui des mammifères et des oiseaux.

Chez les Metriorhynchidae, les résultats ostéo-histologiques issues des études réalisées par Hua et de Buffrénil (1996) et de Buffrénil *et al.*, (2021) proposent que les Thalattosuchia, dont font partie les Metriorhynchidae, avaient une stratégie thermorégulatrice identique à celle des crocodylomorphes actuels (ectotherme poïkilotherme). Néanmoins, les données récentes de taux métabolique standard acquises chez *Crocodylus porosus* par Gienger *et al.* (2017) montrent que les valeurs mesurées sont supérieures de 36 % à celles d'autres taxons tels qu'*Alligator mississippiensis* ou *Crocodylus johnstoni* KREFFT, 1873. Or, cette différence de taux métabolique n'est pas visible au sein des coupes ostéo-histologiques réalisées sur ces espèces. Il se pourrait donc que les Metriorhynchidae aient eu un métabolisme plus élevé que les crocodylomorphes contemporains sans pour autant que cette différence soit enregistrée au sein du tissu osseux.

2.3.5 Indices isotopiques et chimiques

2.3.5.1 Les Ichthyosauria et les Plesiosauria

L'étude de la composition isotopique de l'oxygène du phosphate ($\delta^{18}\text{O}_p$) de la bioapatite de l'émail dentaire et de l'os est également une des méthodes pouvant apporter des informations concernant la thermophysologie des vertébrés. Cette méthode, étant celle utilisée dans ce travail de thèse, est plus largement détaillée dans le **Chapitre III**.

Contrairement aux indices précédemment présentés, les résultats issus de l'approche isotopique permettent d'obtenir des estimations quantitatives de la température corporelle. Ainsi, les premières estimations de températures corporelles de reptiles marins du Mésozoïque publiées par Bernard *et al.* (2010) sont comprises entre 32 et 40 °C pour les Plesiosauria (moyenne à 35 °C ; n = 20) et entre 34 et 40 °C pour les Ichthyosauria (moyenne à 37 °C ; n = 15). Ces estimations de températures sont relativement proches de celles mesurées actuellement par les méthodes classiques de thermométrie chez les Cetacea et plaident en faveur de la présence d'endothermie chez les Ichthyosauria et les Plesiosauria (Bernard *et al.*, 2010). Des données isotopiques sont également disponibles pour les Mosasauroides CAMP, 1923 (Bernard *et al.*, 2010 ; Harrell Jr *et al.*, 2016 ; Leuzinger *et al.*, 2022). Bernard *et al.* (2010) ont proposé que la température corporelle des Mosasauroides était en partie influencée par la température de l'eau environnante, puisque la température corporelle estimée de ces organismes était plus basse dans les environnements froids et plus élevée dans les eaux chaudes. Les résultats d'Harrell Jr *et al.* (2016) montrent, quant à eux, que plusieurs genres de Mosasauroides, *Clidastes* COPE, 1868 ($T_{\text{corporelle}} = 33 \text{ °C}$, n = 12), *Platecarpus* COPE, 1869 ($T_{\text{corporelle}} = 36 \text{ °C}$, n = 4) et *Tylosaurus* MARSH, 1872 ($T_{\text{corporelle}} = 34 \text{ °C}$, n = 11), avaient des températures corporelles élevées par rapport à celles du milieu environnant et *a priori* constantes. Les résultats issus de l'étude de Leuzinger *et al.* (2022) indiquent également la présence d'une température élevée et constante, située entre 33 et 39 °C, chez les Mosasauroides.

Une nouvelle méthode basée sur la spectroscopie Raman et la spectroscopie infra-rouge à transformées de Fourier (FTIR) a récemment été proposée et permet d'estimer les taux métaboliques des amniotes actuels et fossiles. Cette méthode repose sur le fait que la chaleur produite par les endothermes est un sous-produit de la dégradation des lipides et des glucides (Grigg *et al.*, 2004 ; Walter et Seebacher, 2009). Lors de la dégradation des lipides et des glucides, le catabolisme aérobie génère des espèces chimiques réactives (Vistoli *et al.*, 2013) qui pénètrent dans la membrane mitochondriale en formant des espèces carbonyle (Miyata *et al.*, 2000 ; Walter et Seebacher, 2009 ; Vistoli *et al.*, 2013), préservées dans le registre fossile (Wiemann *et al.*, 2018, 2020). L'identification et la quantification de ces composés par spectroscopie permettrait ensuite d'estimer les taux métaboliques à partir d'une gamme établie sur les organismes actuels. Seul un spécimen de Plesiosauria a été étudié selon cette méthode et les résultats indiquent un taux métabolique proche de celui des endothermes actuels (Wiemann *et al.*, 2022). Cette utilisation de la spectroscopie infra-rouge à transformées de Fourier, bien qu'elle soit contestée (Alleon *et al.*, 2021), vient enrichir la palette d'outils

chimiques et isotopiques (Bernard *et al.*, 2010 ; Eagle *et al.*, 2010, 2011) applicables aux problématiques concernant la thermophysologie des vertébrés disparus.

2.3.5.2 *Les Metriorhynchidae*

Afin de déterminer la température corporelle des Metriorhynchidae, j'ai appliqué la méthode proposée par Bernard *et al.* (2010) aux Thalattosuchia. Les résultats de cette étude ont été publiés dans la revue *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, dont voici la version acceptée.

Thermophysiologicals of Jurassic marine crocodylomorphs inferred from the oxygen isotope composition of their tooth apatite

Nicolas Séon¹, Romain Amiot^{1*}, Jeremy E. Martin¹, Mark T. Young², Heather Middleton³, François Fourel⁴, Laurent Picot⁵, Xavier Valentin^{6,7}, Christophe Lécuyer¹

¹ UMR 5276, Laboratoire de Géologie de Lyon, Terre, Planètes et Environnement, Université Claude Bernard Lyon 1/CNRS/École Normale Supérieure de Lyon, 69622 Villeurbanne Cedex, France; nicolasseon@orange.fr ; romain.amiot@univ-lyon1.fr; jeremy.martin@ens-lyon.fr; christophe.lecuyer@univ-lyon1.fr

² School of GeoSciences, Grant Institute, University of Edinburgh, James Hutton Road, Edinburgh, EH9 3FE, UK; mark.young@ed.ac.uk

³ 16 Rodwell Road, Weymouth, Dorset, DT4 8QL, UK; heathermidd@yahoo.co.uk

⁴ Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, CNRS UMR 5023, Université Claude Bernard Lyon 1, France; francois.fourel@univ-lyon1.fr

⁵ Paleospace, Avenue Jean Moulin, 14640 Villers sur mer, France; l.picot@paleospace-villers.fr

⁶ Laboratoire PALEVOPRIM, UMR 7262 CNRS INEE & University of Poitiers, France; xavier.valentin@univ-poitiers.fr

⁷ Palaios, Research Association, 86300 Valdivienne, France

* Corresponding author

Keywords: Metriorhynchidae, Teleosauridae, Jurassic, Thermophysiology, Oxygen and carbon isotopes, tooth apatite

Summary

Teleosauridae and Metriorhynchidae were thalattosuchian crocodylomorph clades that secondarily adapted to marine life and coexisted during the Middle to Late Jurassic. While teleosaurid diversity collapsed at the end of the Jurassic, most likely as a result of a global cooling of the oceans and associated marine regressions, metriorhynchid diversity was largely unaffected, although the fossil record of Thalattosuchia is poor in the Cretaceous. In order to investigate the possible differences in thermophysiology between these two thalattosuchian lineages, we analysed stable oxygen isotope compositions (expressed as $\delta^{18}\text{O}$ values) of tooth apatite from metriorhynchid and teleosaurid specimens. We then compared them to the $\delta^{18}\text{O}$ values of coexisting endo-homeothermic ichthyosaurs and plesiosaurs, as well as ecto-poikilothermic chondrichthyans and osteichthyans. The distribution of $\delta^{18}\text{O}$ values suggests that both teleosaurids and metriorhynchids had body temperatures intermediate between those of typical ecto-poikilothermic vertebrates and warm-blooded ichthyosaurs and plesiosaurs, metriorhynchids being slightly warmer than teleosaurids. We propose that metriorhynchids were able to raise their body temperature above that of the ambient environment by metabolic heat production, as endotherms do, but could not maintain a constant body temperature compared to fully homeothermic ichthyosaurs and plesiosaurs. Teleosaurids, on the other hand, may have raised their body temperature by mouth-gape basking, as modern crocodylians do, and benefited from the thermal inertia of their large body mass to maintain their body temperature above ambient one. Endothermy in metriorhynchids might have been a byproduct of their ecological adaptations to active pelagic hunting, and it probably allowed them to survive the global cooling of the Late Jurassic, thus explaining the selective extinction affecting Thalattosuchia at the Jurassic-Cretaceous boundary.

Introduction

Extant crocodylians are archosaurs that rely on environmental sources of heat in order to raise and maintain their body temperature by behavioural thermoregulation in a restricted range bracketed by “critical minimum” and “critical maximum” temperatures (Cowles and Bogert, 1944; Pough and Gans, 1982). Within this critical range, crocodylians tend to keep their body temperature within a narrower activity range from about 25°C to 40°C as determined empirically for a few extant species (see Markwick (1998) for a review). Consequently, the spatial and temporal distribution of crocodylians is limited by the temperatures of their living environments and by their seasonal fluctuations. Due to their rather conservative growth

morphology and their restricted latitudinal distribution today, and in the geologic record, extant and fossil representatives of the crown group have been used as climate proxies for more than a century (Berg, 1965; Crichton, 1825; Markwick, 1998; Owen, 1850). Based on observations of extant representatives of crown group Crocodylia Owen, 1842, Markwick (1998) proposed that the occurrence of fossil representatives imply a living Mean Annual Air temperature (MAT) $\geq 14.2^{\circ}\text{C}$ and a Coldest Month Mean temperature (CMM) $\geq 5.5^{\circ}\text{C}$. These minimum limits have been tentatively used to constrain the climatic environment of long-extinct crocodylomorphs (Amiot et al., 2011), as well as the more distantly related clade Choristodera (Tarduno et al., 1998).

The crocodylomorph clade Thalattosuchia became secondarily adapted to marine life during the Mesozoic, and is subdivided into the families Teleosauridae Saint-Hilaire, 1831 and Metriorhynchidae Fitzinger, 1843. While teleosaurids retained a morphology reminiscent of typical semi-aquatic longirostrine crocodylomorphs, in having extensive osteoderm coverage and limbs adapted for terrestrial locomotion (Eudes-Deslongchamps, 1869), metriorhynchids had a more hydrodynamic body plan, with a hypocercal tail, and hydrofoil-like forelimbs (Fraas, 1902; Young et al., 2010). The bone histology of Callovian teleosaurids and metriorhynchids has been used to hypothesize that thalattosuchians were ectothermic (i.e. they rely on environmental sources of heat in order to raise their body temperature) and poikilothermic (i.e. their body temperature vary along with that of their environment), with teleosaurids being capable of mouth-gape basking on shore, whereas metriorhynchids thermoregulated differently by staying close to the water surface (Hua and De Buffrénil, 1996). Hua and de Buffrénil (1996) did note that young metriorhynchids may have had a faster growth rate than wild extant crocodylians.

Martin et al. (2014) analysed the diversity of marine crocodylomorphs through the Mesozoic and Paleogene, and observed a significant correlation between Sea Surface Temperatures (SST) and generic diversity within four lineages, including the teleosaurids. Teleosaurids, at least European representatives, experienced a diversity crash at the end of the Jurassic during a global cooling of Tethyan waters (Lécuyer et al., 2003b), but according to Fanti et al. (2016) they may have continued to survive until at least the Hauterivian along the southern coast of the Tethys Sea. Metriorhynchids however, appear to have experienced an explosive radiation during the Callovian, surviving through the Late Jurassic until the Aptian (Chiarenza et al., 2015). When metriorhynchids became extinct is currently unclear. Young et al. (2010) hypothesized a two-step extinction for Metriorhynchidae, first a diversity crash at the end Jurassic, then a final extinction during the cold icehouse interval of the Valanginian (Pucéat et al., 2003). However, recent re-evaluations of Cretaceous fossils and updated phylogenetic

studies have disproved both steps of this hypothesis, with post-Valanginian metriorhynchid specimens known and no fewer than four metriorhynchid lineages crossed the Jurassic-Cretaceous boundary (Chiarenza et al., 2015; Ósi et al., 2018; Young et al., 2014a). The global thalattosuchian fossil record however is still poor, the known diversity of this clade is still heavily biased by the European rock record, as well as global marine record sampling biases for specific time spans (e.g. Aalenian, Oxfordian, Early Cretaceous). Regardless of the geologic megabiases, there is still a conspicuous diversity mismatch within Thalattosuchia that raised the question whether metriorhynchids evolved a distinct thermoregulatory strategy, such as endothermic capabilities that would explain their diversity and survival under cool SSTs (Martin et al., 2014).

In order to investigate the thermophysiology of metriorhynchids, we analysed the oxygen isotope composition of the enamel phosphate of their teeth ($\delta^{18}\text{O}_p$). Indeed, the $\delta^{18}\text{O}_p$ value of vertebrate apatite (the mineral constituting bone, teeth and some fish scales) depends on the animal's body water $\delta^{18}\text{O}_{bw}$ value, as well as its body temperature (Kohn, 1996; Longinelli and Nuti, 1973a; Luz et al., 1984). For air breathing vertebrates, the body water has a $\delta^{18}\text{O}_{bw}$ value controlled by oxygen input coming from drinking water, food and inhaled oxygen (through metabolic water production), as well as oxygen loss as water vapour through transcutaneous evaporation, sweat, exhaled vapour, and liquid water in urine and feces, some of these losses being associated with oxygen isotope fractionation (Kohn, 1996; Langlois et al., 2003). A fractionation equation that relates the apatite phosphate $\delta^{18}\text{O}_p$ value to that of body water and body temperature (T_b) can be adapted from the phosphate-water temperature scale previously established by Longinelli and Nuti (1973a) and recently updated by Lécuyer et al. (2013). Such equation has proven to be valid for a large range of invertebrate and vertebrate bioapatites (Kolodny et al., 1983; Lécuyer et al., 1996; Longinelli and Nuti, 1973b, 1973a):

$$T_b (\text{°C}) = 117.4 - 4.5 (\delta^{18}\text{O}_p - \delta^{18}\text{O}_{bw}) \quad (1)$$

This relationship is commonly used to reconstitute past SSTs based on fish apatite as most of them have a body temperature similar to that of their surrounding water, and a body water $\delta^{18}\text{O}_{bw}$ value equal to ambient one (Dera et al., 2009; Lécuyer et al., 2003b; Picard et al., 1998; Pucéat et al., 2003). Air-breathing vertebrates have a body water ^{18}O -enriched relative to environmental water, the magnitude of which depends on the amount of body water loss through exhaled $\text{H}_2\text{O}_{\text{vapor}}$ and transcutaneous evaporation. Direct measurements have shown that terrestrial mammals and birds have body water from about 4‰ to 7‰ ^{18}O -enriched relative to their drinking water (Lazzerini et al., 2016; Longinelli, 1984; Wolf et al., 2013) whereas the

body waters of semi aquatic to aquatic crocodylians, turtles and birds are about 2‰ to 3‰ ^{18}O -enriched relative to their drinking water (Amiot et al., 2007; Barrick et al., 1999; Lazzerini et al., 2016).

In this study we estimate the body temperatures of metriorhynchid and teleosaurid thalattosuchians recovered from five Jurassic localities in England and France. By comparing T_b of thalattosuchians to those of associated ichthyosaurs or plesiosaurs, as well as to their ambient SST, we show that metriorhynchids may have evolved some degree of endothermic-like thermophysiology, whereas teleosaurids retained a more typical ecto-poikilothermy.

Materials and methods

Sample collection

We analysed eighty-eight fossil teeth of Jurassic fish and marine reptiles for their oxygen isotope composition of phosphate ($\delta^{18}\text{O}_p$), as well as for their oxygen ($\delta^{18}\text{O}_c$) and carbon ($\delta^{13}\text{C}_c$) isotope composition of apatite carbonate. The first English locality is Smallmouth Sands, Dorset (**Figure 1**), from the lower part of the Kimmeridge Clay Formation dated as lower Kimmeridgian (Young et al., 2014b). The second English locality is the Oxford Clay Formation Peterborough clay pits, a world-famous fossiliferous collection of sites, dated to the middle Callovian, which has yielded a rich marine fauna along with terrestrial elements (Martill and Hudson, 1991). The first French locality is “Les Vaches Noires” of Normandy, dated as upper Callovian, where the “Marnes de Dives” Formation crops out, consisting of marls where a rich fauna composed of marine and terrestrial elements have been recovered (Lebrun and Courville, 2013). The second French locality is the excavation of “Les Lourdines” near the eponymous quarry, dated as middle Callovian, which is composed of white limestone (calcaire des Lourdines) where a marine fauna and some terrestrial plants have been recovered (Barale et al., 1974). Finally, the locality of Cintheaux dated as Bathonian consists of the “Pierre de Caen” limestone that has yielded a marine fauna with some terrestrial elements (Rioult, 1963). Studied tooth specimens include those of metriorhynchid and teleosaurid thalattosuchians, ichthyosaurs, plesiosaurs, as well as of chondrichthyans and osteichthyans (**Supplementary table 1**). When possible, tooth enamel was sampled using a spherical diamond-tipped drill bit. For smaller teeth, the bulk enamel and dentin were ground using an agate mortar and pestle.

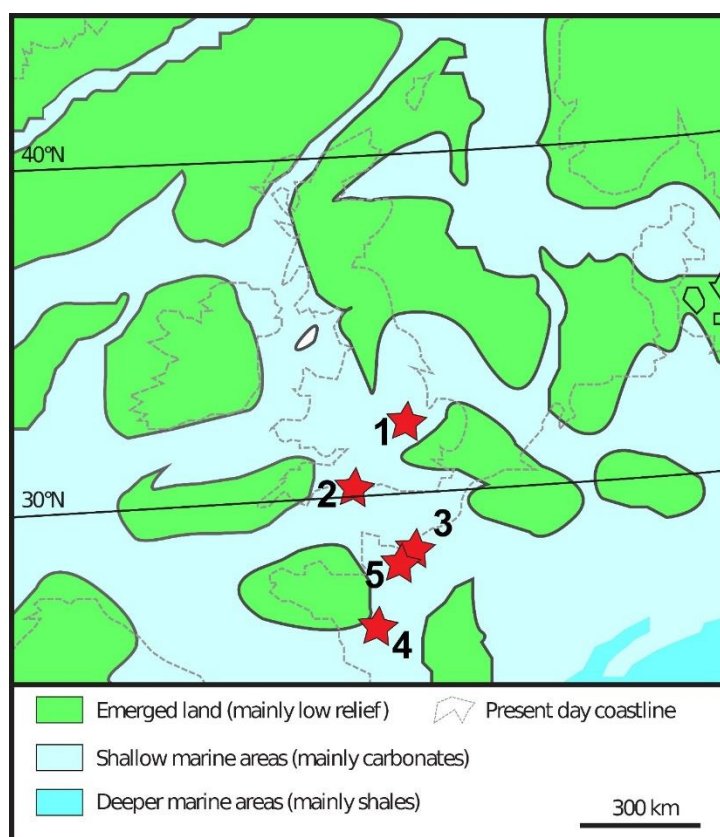


Figure 1: Palaeogeography of Northwestern Europe during the Middle-Late Jurassic (modified from Pross et al. (2006)). The red stars show the studied localities. 1: Peterborough; 2: Smallmouth Sands; 3: Les Vaches Noires; 4: Les Lourdines excavation; 5: Cintheaux.

Analytical techniques

Oxygen isotope analysis of biogenic apatite phosphate

Apatite powders have been treated following the wet chemistry protocol described by Crowson et al. (1991) and slightly modified by Lécuyer et al. (1993). This protocol consists in the isolation of phosphate (PO_4^{3-}) from apatite as silver phosphate (Ag_3PO_4) crystals using acid dissolution and anion-exchange resin. For each sample, 20-30 mg of enamel powder was dissolved in 2 mL of 2 M HF. The CaF_2 residue was separated by centrifugation and the solution was neutralized by adding 2.2 mL of 2 M KOH. Amberlite™ IRN 78 anion-exchange resin beads were added to the solution to isolate the PO_4^{3-} ions. After 24 hours, the solution was removed, the resin was rinsed with deionized water and eluted with 27.5 mL of 0.5 M NH_4NO_3 . After 4 hours, 0.5 mL of NH_4OH and 15 mL of an ammoniacal solution of AgNO_3 were added and the solutions were placed in a thermostated bath at 70 °C for 7 hours allowing for the precipitation of Ag_3PO_4 crystals. Oxygen isotope compositions were measured using a high temperature elemental analyzer interfaced in continuous flow mode to an isotopic ratio mass

spectrometer (Fourel et al., 2011) at the Plateforme d'Ecologie Isotopique du Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés (LEHNA – UMR5023, Université Claude Bernard Lyon 1). For each sample, 5 aliquots of 300 µg of Ag₃PO₄ were mixed with 300 µg of pure graphite powder loaded in silver foil capsules. Pyrolysis was performed at 1450 °C using a varioPYROcube™ Elemental Analyzer (Elementar GmbH) interfaced in Continuous Flow mode with an Isoprime™ Isotopic Ratio Mass Spectrometer (Elementar UK Ltd). Measurements have been calibrated against silver phosphate precipitated from the NBS120c (natural Miocene phosphorite from Florida), as well as against the NBS127 (Barium sulfate precipitated using seawater from Monterey Bay, California, USA). The value of NBS120c was fixed at 21.7‰ (V-SMOW) according to Lécuyer et al. (1993), and that of NBS127 set at the certified value of 9.3‰ (V-SMOW; (Halas and Szaran, 2001; Hut, 1987)) for correction of instrumental mass fractionation during CO isotopic analysis. Silver phosphate precipitated from standard NBS120c along with the silver phosphate samples derived from fossil bioapatites was repeatedly analyzed ($\delta^{18}\text{O}_p = 21.72 \pm 0.22\text{‰}$, n = 20) to ensure that no fractionation occurred during the wet chemistry. Data are reported as $\delta^{18}\text{O}$ values with respect to V-SMOW (in ‰ δ units).

Oxygen and carbon isotope analysis of biogenic apatite carbonate

In order to remove potential organic contaminants as well as secondarily precipitated calcite, about 10 mg of apatite powder was pre-treated following the protocol of Koch et al. (1997). Powders were washed with a 2% NaOCl solution to remove organic matter, then rinsed five times with double deionized water and air-dried at 40 °C for 24 hours. 0.1 M acetic acid was then added and left for 24 hours, after which the powder was again rinsed five times with double deionized water and then air-dried at 40 °C for 24 hours. The powder/solution ratio was kept constant at 0.04 g mL⁻¹ for both treatments. Stable isotope compositions of carbonate oxygen and carbon were carried out at the Plateforme d'Ecologie Isotopique du Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés (LEHNA – UMR5023). The measurements were performed using an isoFLOW system connected on line in continuous flow mode to a precisION mass spectrometer (Elementar UK Ltd). For each sample, two aliquots of 2 mg of pretreated apatite powder were loaded in LABCO Exetainer® 3.7 mL soda glass vials, round bottomed with exetainers caps (LABCO UK Ltd) and were reacted with anhydrous phosphoric acid. The reaction took place at 90°C in a temperature regulated sample tray. The CO₂ gas generated during the acid digestion of the carbonate sample was then transferred to the mass spectrometer via the centrION interface. A calibrated CO₂ gas was used as a monitoring gas. Typical reproducibilities are 0.05‰ and 0.07‰ respectively for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$

measurements. For tooth apatite, the acid fractionation factor α (CO₂-apatite carbonate) of 1.00773 determined for the NBS120c phosphate rock reference material has been selected (Passey et al., 2007). Calibrated material used is Carrara Marble ($\delta^{18}\text{O}_{\text{V-PDB}} = -1.84\text{‰}$; $\delta^{13}\text{C}_{\text{V-PDB}} = +2.03\text{‰}$; (Fourel et al., 2016) NBS18 ($\delta^{18}\text{O}_{\text{V-PDB}} = -23.2\text{‰}$; $\delta^{13}\text{C}_{\text{V-PDB}} = -5.01\text{‰}$) and NBS120c ($\delta^{18}\text{O}_{\text{V-PDB}} = -1.13\text{‰}$; $\delta^{13}\text{C}_{\text{V-PDB}} = -6.27\text{‰}$; (Passey et al., 2007) Isotopic compositions are quoted in the standard δ notation relative to V-SMOW for oxygen and V-PDB for carbon.

Results

Oxygen isotope compositions of apatite phosphate ($\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$), apatite carbonate ($\delta^{18}\text{O}_{\text{c}}$) and carbon isotope compositions of apatite carbonate ($\delta^{13}\text{C}_{\text{c}}$) are reported in **Supplementary table 1** along with published $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ values of teeth and bones of marine vertebrates (Anderson et al., 1994; Bernard et al., 2010; Billon-Bruyat et al., 2005). Analysed teeth have $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ values ranging from 18.3‰ to 21.8‰ V-SMOW, $\delta^{18}\text{O}_{\text{c}}$ values ranging from 24.1‰ to 28.3‰ V-SMOW and $\delta^{13}\text{C}_{\text{c}}$ values ranging from -11.2‰ to 7.7‰ V-PDB. At the three sites of Smallmouth Sands, Peterborough and Les Vaches Noires, ichthyosaurs and plesiosaurs have slightly lower mean $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ values than those of co-occurring thalattosuchians (**Supplementary table 2**).

For each locality, SST has been calculated from the $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ values of fish using equation 1 (**Supplementary table 2**) considering that $T_{\text{b}} \approx T_{\text{sw}}$, and that $\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}} \approx \delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ (Kolodny et al., 1983). Because average seawater $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ value may have varied between -1‰ and 0‰ V-SMOW depending on the amount of seawater stored as polar ice (Shackleton and Kennett, 1975), an average value of -0.5‰ was arbitrarily selected for temperature calculation, keeping in mind that the associated error in temperature calculation is about 2.3°C (based on the slope of 4.5 of equation 1).

The body temperature of studied marine reptiles have also been estimated using equation 1, and assuming a seawater-body water ¹⁸O-enrichment of 2‰, a general enrichment observed among semi-aquatic and aquatic air breathing vertebrates, including extant crocodylomorphs (Amiot et al., 2007; Barrick et al., 1999; Lazzerini et al., 2016). While ichthyosaurs and plesiosaurs have a body temperature within the 32-40°C range compatible with their known endo-homeothermy (Bernard et al., 2010), teleosaurids have lower T_{b} ranging from 27°C to 31°C, and metriorhynchids show intermediate body temperatures ranging from 29°C to 37°C (**Supplementary table 2**).

Discussion

Original preservation of the stable isotope compositions

Before discussing the thermophysiological significance of the oxygen and carbon isotope compositions of vertebrate apatites, pristine preservation of the isotopic record needs to be assessed. Indeed, biotic and abiotic processes leading to the decomposition, burial and fossilization of living organisms may alter the original isotopic composition of bioapatite through processes of secondary precipitation, ion adsorption or dissolution-recrystallization of bioapatite (Blake et al., 1997; Kolodny et al., 1996; Lécuyer et al., 2003a; Trueman et al., 2003; Zazzo et al., 2004a, 2004b). Although no method can definitely demonstrate whether the original isotope compositions have been kept, several ways to assess the preservation state of the isotopic record have been proposed (Fricke et al., 1998; Iacumin et al., 1996; Kolodny et al., 1996; Lécuyer et al., 2003a; Pucéat et al., 2004; Tütken et al., 2008; Zazzo et al., 2004b). In modern skeletal tissues of vertebrates, carbonate and phosphate precipitate close to equilibrium with body water, so the $\delta^{18}\text{O}_p$ and $\delta^{18}\text{O}_c$ values are positively correlated. Because isotopic exchange rates between carbonate-water and phosphate-water are significantly different, re-equilibration of both compounds during diagenesis is not expected and altered enamel should show isotopic shifts from the empirical $\delta^{18}\text{O}_p$ - $\delta^{18}\text{O}_c$ line. Therefore, it is expected that the distribution of pristine $\delta^{18}\text{O}$ values of fish and reptile tooth enamel should follow a line with a slope close to unity mimicking those established between the $\delta^{18}\text{O}_c$ and $\delta^{18}\text{O}_p$ values of modern mammals (Bryant et al., 1996; Chenery et al., 2012; Iacumin et al., 1996; Lécuyer et al., 2010; Zazzo et al., 2004b). Despite the narrow range in the distribution of oxygen isotope compositions (**Figure 2**), both $\delta^{18}\text{O}_c$ and $\delta^{18}\text{O}_p$ values fall within the range observed in extant and fossil marine vertebrates (Kolodny and Luz, 1991; Lécuyer et al., 2003b; Vennemann et al., 2001). This correlation shows that the oxygen isotope compositions of structural carbonate in both tooth and bone apatites have preserved to a certain degree its original record.

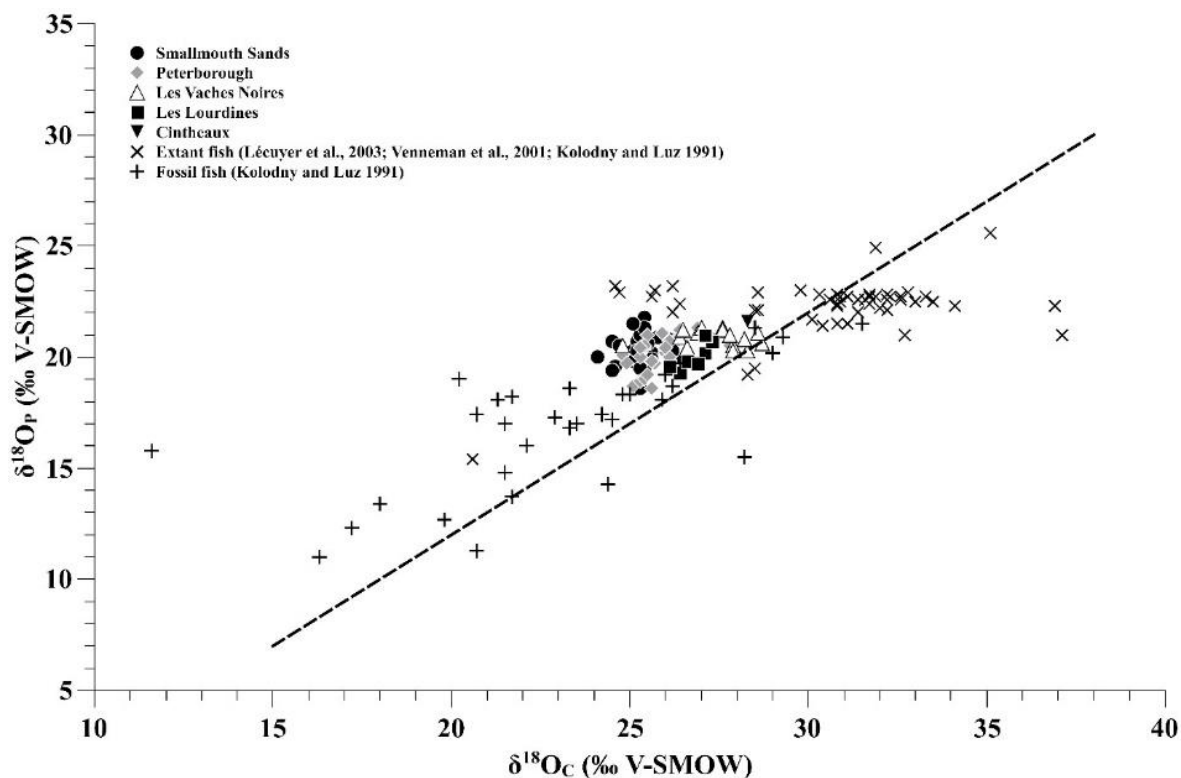


Figure 2: Oxygen isotope compositions of tooth phosphate reported against their corresponding oxygen isotope composition of structural carbonate, as well as published values of modern and fossil fish for comparison (Kolodny and Luz, 1991; Lécuyer et al., 2003b; Vennemann et al., 2001). The dashed line with a slope $a=1$ illustrates the correlation between oxygen isotope composition of phosphate and carbonate.

A clue to the primary preservation of stable carbon isotope composition of apatite carbonate is the systematic and significant difference in $\delta^{13}\text{C}_c$ values between fish and marine reptiles (**Figure 3**). Air breathing reptiles have $\delta^{13}\text{C}_c$ values mainly reflecting that of their diets with an isotope fractionation that depends on their digestive physiology (Passey et al., 2005), as expected. In aquatic environments, the relationship between fish carbonate and diet $\delta^{13}\text{C}$ values is complicated as a substantial amount of the carbon may be derived from dissolved inorganic carbon (DIC) of their ambient water (McConnaughey et al., 1997; Thorrold et al., 1997) with a higher $\delta^{13}\text{C}$ value (Santos et al., 2011). Finally, the weight percentage of carbonate in analysed fossil apatites (**Supplementary table 1**) lies within the expected biological range of modern vertebrate apatites of 2-13% (Brudevold and Soremark, 1967; Rink and Schwarcz, 1995; Vennemann et al., 2001). From these lines of evidence, we can assume that oxygen isotope compositions of apatite phosphate and carbonate have kept at least a significant part of their original information, and might be interpreted in terms of seawater temperature and thermophysiology.

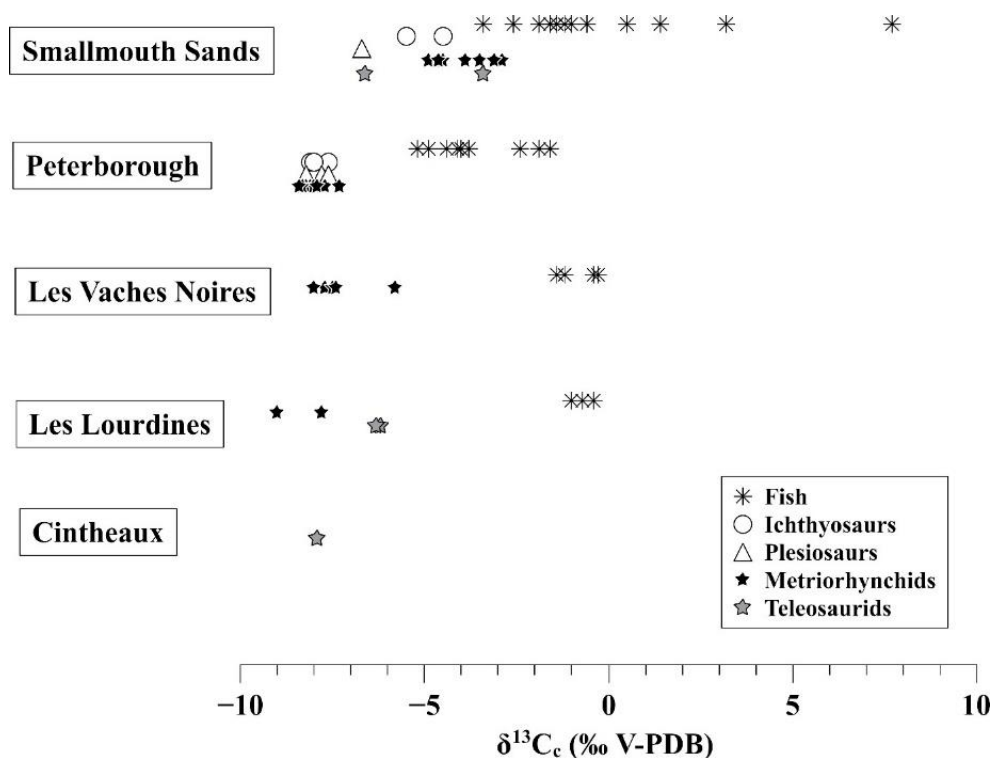


Figure 3: Carbon isotope compositions of apatite carbonates ($\delta^{13}\text{C}_c$) from fish and marine reptile samples. For each locality, the sizable difference between fish and coexisting marine reptiles $\delta^{13}\text{C}_c$ values is considered as evidence for primary preservation of the stable isotope compositions of studied specimens.

Body temperature reconstruction

In a previous study of marine reptile thermophysiology, Bernard et al. (2010) interpreted the oxygen isotope differences between marine reptiles and coexisting fish from a large range of water temperatures (estimated from 14°C to 34°C) in terms of T_b differences. They concluded that the three lineages Ichthyosauria, Plesiosauria and Mosasauridae were most likely endothermic and homeothermic marine reptiles, although for mosasaurids this was later debated (Harrell Jr et al., 2016; Motani, 2010). The method used in Bernard et al. (2010) cannot clearly identify the thermophysiology of thalattosuchians (**Figure 4**). Indeed, the available sample-set of thalattosuchian specimens is restricted to five localities with a narrow range of low palaeolatitudes from about 29°N to 36°N (**Supplementary table 2**; palaeolatitudes calculated using the online application of van Hinsbergen et al. (2015)), as well as a narrow range of estimated paleotemperatures from 22±2°C to 27±2°C. Consequently, the sampled sites do not allow the two strategies of thermophysiology to be clearly distinguished. Most metriorhynchids and teleosaurids show intermediate values between the expected range for endotherms and ectotherms, with the exception of the metriorhynchids from the middle Callovian of Les

Lourdines which fall within the expected range of endotherms, and one teleosaurid from the Bathonian of Cintheaux, which has a typical ectotherm signature (**Figure 4**).

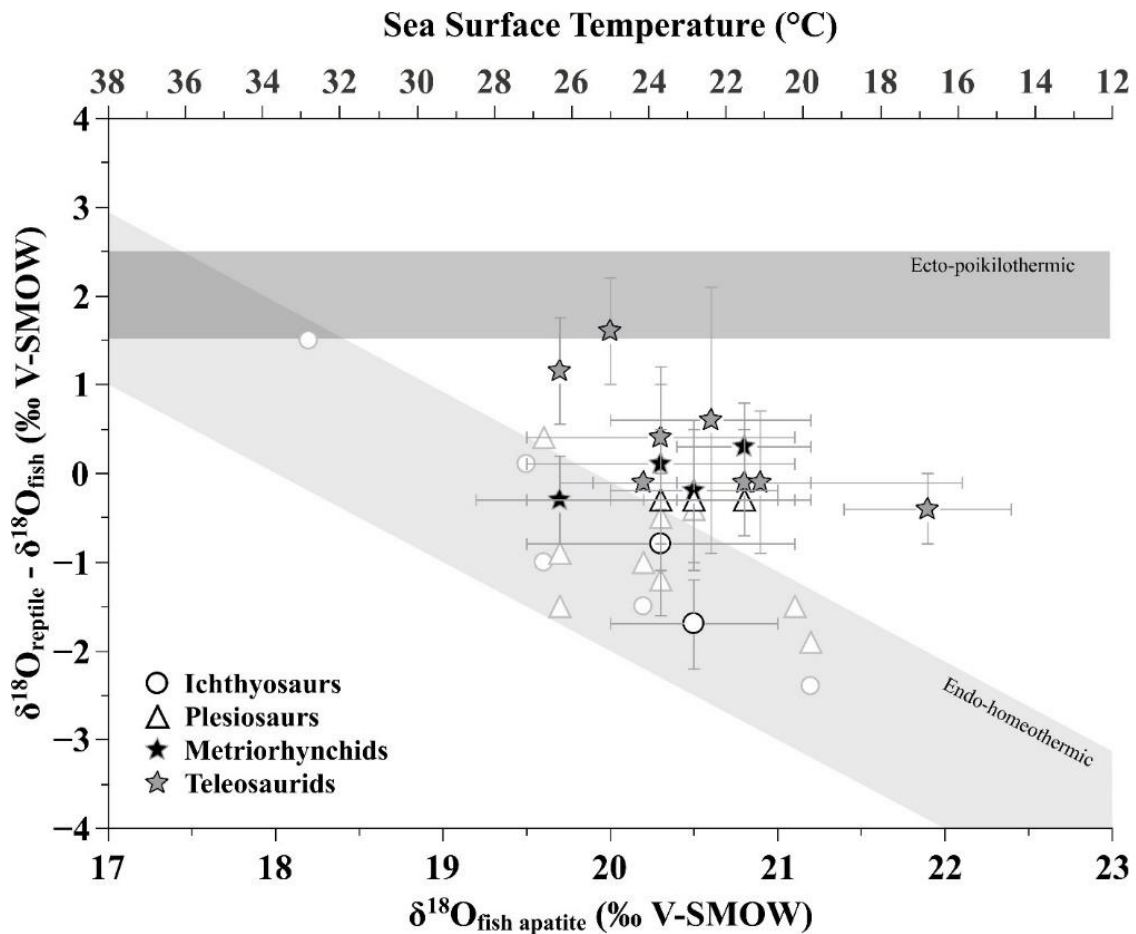


Figure 4: Model variation of the differences in the $\delta^{18}\text{O}_p$ values of tooth phosphate between marine reptiles and fish against the variation of the $\delta^{18}\text{O}_p$ values of fish teeth, assuming (1) an ectothermic and poikilothermic reptile [body water $\delta^{18}\text{O}_{bw}$ values 2‰ enriched relative to a seawater value and body temperature (T) equal seawater temperature]; (2) an endothermic reptile with body temperature ranging from 35°C to 39°C and body water 2‰ enriched relative to a seawater value ranging from -1‰ to 0‰ (modified from (Bernard et al., 2010)). For comparison, metriorhynchoids and teleosaurids values are reported, along with newly measured (black border) and published (grey border) ichthyosaurs and plesiosaurs values.

Using equation 1 and assuming that thalattosuchians have a $\delta^{18}\text{O}_{bw}$ value of about 2‰ more positive than their ambient seawater, both metriorhynchids and teleosaurids have a body temperature above their environmental one, metriorhynchids being slightly warmer than teleosaurids in average (**Supplementary table 2; Figure 5**). However, thalattosuchian T_b are systematically below the calculated ones of co-occurring ichthyosaurs and plesiosaurs for

which the body temperature was calculated from the same equation 1 and using a body water $\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}$ value similar to that of thalattosuchians.

An endothermic-like thermophysiology interpreted from metriorhynchid $\delta^{18}\text{O}_p$ values seems likely according to their known morphology and ecology as active pelagic predators (Andrade et al., 2010; Fernández and Gasparini, 2000; Hua and De Buffrénil, 1996; Massare, 1987; Young et al., 2013, 2012). Active predation would require elevated metabolic rates compatible with an endothermic thermophysiology. This seems plausible considering the large suite of evidence for an endothermic ancestral condition for Archosauria, and a reversal within the crocodylomorph lineage to an ectothermic state coming from different fields of biology, including developmental biology (Seymour et al., 2004), physiology (Farmer and Sanders, 2010), anatomy (Summers, 2005), palaeohistology (de Ricqlès et al., 2008), and phylogenetic signal extraction (Legendre et al., 2016). Endothermy within metriorhynchids might have been inherited from their archosaur ancestors, and “reactivated” along with the acquisition of morphological adaptations to active pelagic predation. However, body temperature regulation seems to have been limited as observed T_b vary with varying seawater temperature (**Figure 5**). Limited thermoregulatory capacities would be compatible with the restricted range of paleolatitudinal occurrences compared to fully endo-homeothermic ichthyosaurs and plesiosaurs having been found from equatorial to polar seas (Bardet et al., 2014).

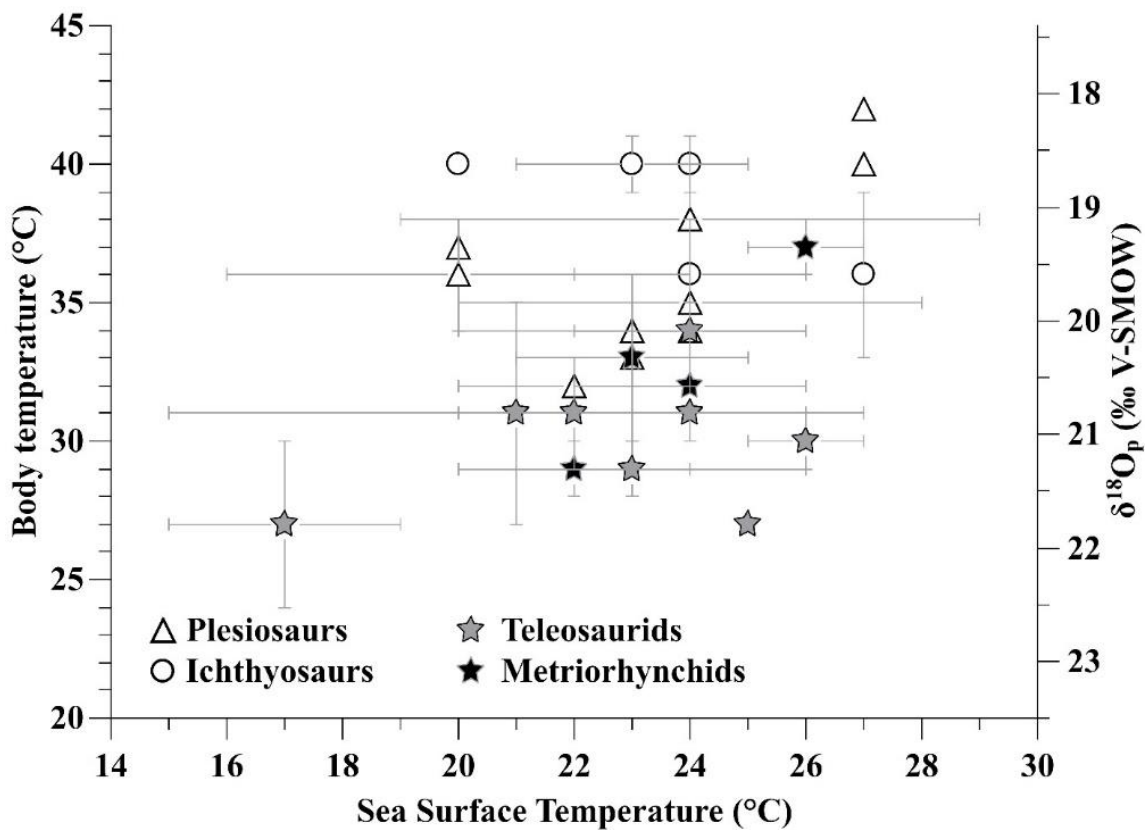


Figure 5: Estimated body temperature of marine reptiles (left axis) and corresponding $\delta^{18}O_p$ values (right axis) are plotted against their environmental sea surface temperature estimated from fish $\delta^{18}O_p$ values.

Interpretation of the oxygen isotope composition of teleosaurid apatite in terms of body temperature may be strongly biased by their possible semi-aquatic and eurhyaline ecology, some species having been found in estuarine or freshwater environments (Buffetaut, 1982; Martin et al., 2019, 2016; Wilberg et al., 2019). As most teleosaurids retained a typical semi-aquatic crocodylomorph morphology (external mandibular fenestrae, extensive osteoderm cover and limbs adapted to terrestrial locomotion), it is hypothesized that they were ectothermic and poikilothermic ambush predators spending most of their time motionless, and mouth-gape basking like modern crocodylians. However, during the late Kimmeridgian-early Tithonian there is evidence for a subclade of teleosaurids that became more pelagic (Foffa et al., 2019). The oxygen isotope composition of teleosaurid apatite indicates that they kept a body temperature lower than that of ichthyosaurs and plesiosaurs, but close to those of metriorhynchids. However, more estuarine living environments can be characterized by more negative $\delta^{18}O$ values as a result of the mixing between seawater and river waters having negative $\delta^{18}O$ values such as in the case of the San Francisco Bay (Ingram et al., 1996). In this example, waters from the Sacramento river having $\delta^{18}O$ values ranging from about -12‰ to -10‰ mix with seawater of 0‰ and results in estuarine waters that can have $\delta^{18}O$ values of -

3‰ to -10‰. Keeping this in mind, then the calculated body temperature of teleosaurids living in estuarine environments would be lower, and their apatite $\delta^{18}\text{O}$ values would fit within the expected range of ectotherms. Moreover, the possible semi-aquatic lifestyle of teleosaurids could at least partly account for their elevated $\delta^{18}\text{O}_p$ values as a result of body water loss through transcutaneous evaporation. In the studied localities where teleosaurid specimens were found, fossil remains of continental vertebrates and plants have been found, indicating a proximity to landmasses and a possible estuarine origin of teleosaurids. Gigantothermy and behavioural thermoregulation may also account for the calculated body temperatures of teleosaurids close to those of metriorhynchids. Today, large marine crocodylians, such as ~1000 kg adult individuals of the saltwater crocodile (*Crocodylus porosus*), are able to raise their body temperature well above ambient temperatures through mouth-gape basking behaviours and can retain this elevation by the thermal inertia of their large body size (Grigg et al., 1998; Seebacher et al., 1999). Large teleosaurids may have used a similar behavioural thermoregulation as extant marine crocodiles (*C. porosus*) and would have raised their body temperatures close to that of Jurassic metriorhynchids and maintained it within a narrow range. This would explain the apparent tendency of teleosaurid-fish isotope difference to parallel that of endo-homeothermic ichthyosaurs and plesiosaurs (**Figure 4**). Most metriorhynchid specimens were of smaller body-size than teleosaurids (Young et al., 2016, 2011), and metriorhynchids would have been unable to mouth-gape bask onshore (Young et al., 2010).

Based on the available isotopic dataset, it seems likely that teleosaurids retained a typical ecto-poikilothermic thermophysiology in agreement with their morphology and ecology, whereas metriorhynchids may have been endothermic, being able to raise their body temperature above an ambient one, and close to that of other warm-blooded marine reptiles. However, metriorhynchids could not have achieved efficient thermoregulation as suggested from their varying body temperature along with varying SST.

Concluding remarks

The possible difference in thermophysiology between metriorhynchids and teleosaurids inferred from their stable oxygen isotope composition of apatite can at least partly explain the peculiar thalattosuchian biodiversity pattern of the Jurassic and Early Cretaceous (Martin et al., 2014; Young et al., 2014a). Teleosaurid diversity crashed at the end of the Jurassic, a time of global marine temperature decline, probably as a result of the temperature change or the global regression affecting their ecological niches (Bardet et al., 2014). Endothermy may have helped metriorhynchids to cope with global cooling, and due to their pelagic ecology, they might not have been as affected by the marine regressions as teleosaurids.

This may explain their success across the Jurassic-Cretaceous boundary (Chiarenza et al., 2015; Tennant et al., 2017; Young et al., 2014a). At this point, we cannot only speculate when metriorhynchids became extinct, or why. All we can mention is that Jurassic metriorhynchids had an imperfect endothermic and poikilothermic thermophysiology. We hope future studies will investigate whether the Late Jurassic pelagic subclade of teleosaurids began to develop endothermic capabilities, and test whether Cretaceous metriorhynchids, the most marine adapted of all thalattosuchians (Hua et al., 2000; Young et al., 2010), evolved toward enhanced thermoregulatory abilities.

Acknowledgments

The authors would like to thank the Hunterian Museum of Glasgow, Mr and Mrs Pennetier for providing material from England and France and Gilles Cuny for his constructive comments. MTY is financially supported by a Leverhulme Trust Research Project grant (RPG-2017-167).

References

- Amiot, R., Lécuyer, C., Escarguel, G., Billon-Bruyat, J.-P., Buffetaut, E., Langlois, C., Martin, S., Martineau, F., Mazin, J.-M., 2007.** Oxygen isotope fractionation between crocodylian phosphate and water. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **243**, 412–420. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.08.013>
- Amiot, R., Wang, Xu, Zhou, Z., Wang, Xiaolin, Buffetaut, E., Lécuyer, C., Ding, Z., Fluteau, F., Hibino, T., Kusuhashi, N., Mo, J., Suteethorn, V., Wang, Y., Xu, X., Zhang, F., 2011.** Oxygen isotopes of East Asian dinosaurs reveal exceptionally cold Early Cretaceous Climates. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **108**, 5179–5183. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011369108>
- Anderson, T.F., Popp, B.N., Williams, A.C., Ho, L.-Z., Hudson, J.D., 1994.** The stable isotopic records of fossils from the Peterborough Member, Oxford Clay Formation (Jurassic), UK: palaeoenvironmental implications. *J. Geol. Soc.* **151**, 125–138. <https://doi.org/10.1144/gsjgs.151.1.0125>
- Andrade, M.B. de, Young, M.T., Desojo, J.B., Brusatte, S.L., 2010.** The evolution of extreme hypercarnivory in Metriorhynchidae (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) based on evidence from microscopic denticle morphology. *J. Vertebr. Paleontol.* **30**, 1451–1465. <https://doi.org/10.1080/02724634.2010.501442>
- Barale, G., Cariou, E., Radureau, G., 1974.** Etude biostratigraphique et paléobotanique des gisements de calcaire blanc callovien au Nord de Poitiers. *Geobios* **7**, 43–69. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(74\)80018-5](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(74)80018-5)
- Bardet, N., Falconnet, J., Fischer, V., Houssaye, A., Jouve, S., Suberbiola, X.P., Perez-García, A., Rage, J.-C., Vincent, P., 2014.** Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates. *Gondwana Res.* **26**, 869–887. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.05.005>
- Barrick, R.E., Fischer, A.G., Showers, W.J., 1999.** Oxygen isotopes from turtle bone: applications for terrestrial paleoclimates? *Palaios* **14**, 186–191. <https://doi.org/10.2307/3515374>
- Berg, D.E., 1965.** Krokodile als Klimazeugen. *Geol. Rundsch.* **54**, 328–333.
- Bernard, A., Lécuyer, C., Vincent, P., Amiot, R., Bardet, N., Buffetaut, E., Fourel, F., Martineau, F., Mazin, J.-M., Prieur, A., 2010.** Regulation of body temperature by some Mesozoic marine reptiles. *Science* **328**, 1379–1382. <https://doi.org/10.1126/science.1187443>
- Billon-Bruyat, J.-P., Lécuyer, C., Martineau, F., Mazin, J.-M., 2005.** Oxygen isotope compositions of Late Jurassic vertebrate remains from lithographic limestones of

- western Europe: implications for the ecology of fish, turtles, and crocodilians. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **216**, 359–375.
- Blake, R.E., O’Neil, J.R., Garcia, G.A., 1997.** Oxygen isotope systematics of biologically mediated reactions of phosphate: I. Microbial degradation of organophosphorus compounds. *Geochim. Cosmochim. Acta* **61**, 4411–4422.
- Brudevold, F., Soremark, R., 1967.** Chemistry of the mineral phase of enamel, in: Mills, A. (Ed.), Structural and Chemical Organization of Teeth, Volume 2. *Elsevier*, Amsterdam, pp. 247–277.
- Bryant, D.J., Koch, P.L., Froelich, P.N., Showers, W.J., Genna, B.J., 1996.** Oxygen isotope partitioning between phosphate and carbonate in mammalian apatite. *Geochim. Cosmochim. Acta* **60**, 5145–5148.
- Buffetaut, E., 1982.** Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodiliens mésosuchiens, Mémoires de la Société géologique de France. Nouvelle série. Société Géologique de France, Paris.
- Chenery, C.A., Pashley, V., Lamb, A.L., Sloane, H.J., Evans, J.A., 2012.** The oxygen isotope relationship between the phosphate and structural carbonate fractions of human bioapatite. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **26**, 309–319.
- Chiarenza, A.A., Foffa, D., Young, M.T., Insacco, G., Cau, A., Carnevale, G., Catanzariti, R., 2015.** The youngest record of metriorhynchid crocodylomorphs, with implications for the extinction of Thalattosuchia. *Cretac. Res.* **56**, 608–616. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.07.001>
- Cowles, R.B., Bogert, C.M., 1944.** A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **83**, 261–296.
- Crichton, A., 1825.** On the Climate of the Antediluvian World and Its Independence of Solar Influence: And on the Formation of Granite. *Ann. Philos.* **9**, 207–217.
- Crowson, R.A., Showers, W.J., Wright, E.K., Hoering, T.C., 1991.** Preparation of phosphate samples for oxygen isotope analysis. *Anal. Chem.* **63**, 2397–2400. <https://doi.org/10.1021/ac00020a038>
- de Ricqlès, A., Padian, K., Knoll, F., Horner, J.R., 2008.** On the origin of high growth rates in archosaurs and their ancient relatives: complementary histological studies on Triassic archosauriforms and the problem of a “phylogenetic signal” in bone histology, in: *Annales de Paléontologie.* *Elsevier*, pp. 57–76. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2008.03.002>
- Dera, G., Pucéat, E., Pellenard, P., Neige, P., Delsate, D., Joachimski, M.M., Reisberg, L., Martinez, M., 2009.** Water mass exchange and variations in seawater temperature in

- the NW Tethys during the Early Jurassic: evidence from neodymium and oxygen isotopes of fish teeth and belemnites. *Earth Planet. Sci. Lett.* **286**, 198–207. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2009.06.027>
- Eudes-Deslongchamps, E., 1869.** Notes Paléontologiques. Le Blanc Hardel & Savy, Caen and Paris.
- Fanti, F., Miyashita, T., Cantelli, L., Mnasri, F., Dridi, J., Contessi, M., Cau, A., 2016.** The largest thalattosuchian (Crocodylomorpha) supports teleosaurid survival across the Jurassic-Cretaceous boundary. *Cretac. Res.* **61**, 263–274. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.11.011>
- Farmer, C.G., Sanders, K., 2010.** Unidirectional airflow in the lungs of alligators. *Science* **327**, 338–340. <https://doi.org/10.1126/science.1180219>
- Fernández, M., Gasparini, Z., 2000.** Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance. *Lethaia* **33**, 269–276. <https://doi.org/10.1080/002411600750053835>
- Fitzinger, L., 1843.** Systema Reptilium, Fasciculus Primus, Amblyglossae. Braumüller et Seidel, Vienna.
- Foffa, D., Johnson, M.M., Young, M.T., Steel, L., Brusatte, S.L., 2019.** Revision of the Late Jurassic deep-water teleosauroid crocodylomorph *Teleosaurus megarhinus* Hulke, 1871 and evidence of pelagic adaptations in Teleosauroidea. *PeerJ* **7**, e6646. <https://doi.org/10.7717/peerj.6646>
- Fourel, F., Martineau, F., Lécuyer, C., Kupka, H.-J., Lange, L., Ojeimi, C., Seed, M., 2011.** $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratio measurements of inorganic and organic materials by elemental analysis–pyrolysis–isotope ratio mass spectrometry continuous-flow techniques. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **25**, 2691–2696. <https://doi.org/10.1002/rcm.5056>
- Fourel, F., Martineau, F., Tóth, E.E., Görög, A., Escarguel, G., Lécuyer, C., 2016.** Carbon and oxygen isotope variability among foraminifera and ostracod carbonated shells. *Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska Sect. AAA–Physica* **70**, 133–156.
- Fraas, E., 1902.** Die Meer-Krocodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura unter specieller Berücksichtigung von *Dacosaurus* und *Geosaurus*. *Palaeontographica* **49**, 1–72.
- Fricke, H.C., Clyde, W.C., O’Neil, J.R., Gingerich, P.D., 1998.** Evidence for rapid climate change in North America during the latest Paleocene thermal maximum: oxygen isotope compositions of biogenic phosphate from the Bighorn Basin (Wyoming). *Earth Planet. Sci. Lett.* **160**, 193–208.

- Grigg, G.C., Seebacher, F., Beard, L.A., Morris, D., 1998.** Thermal relations of large crocodiles, *Crocodylus porosus*, free-ranging in a naturalistic situation. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **265**, 1793–1799. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0504>
- Halas, S., Szaran, J., 2001.** Improved thermal decomposition of sulfates to SO₂ and mass spectrometric determination of $\delta^{34}\text{S}$ of IAEA SO-5, IAEA SO-6 and NBS-127 sulfate standards. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **15**, 1618–1620. <https://doi.org/10.1002/rcm.416>
- Harrell Jr, T.L., Pérez-Huerta, A., Suarez, C.A., 2016.** Endothermic mosasaurs? Possible thermoregulation of Late Cretaceous mosasaurs (Reptilia, Squamata) indicated by stable oxygen isotopes in fossil bioapatite in comparison with coeval marine fish and pelagic seabirds. *Palaeontology* **59**, 351–363. <https://doi.org/10.1111/pala.12240>
- Hua, S., De Buffrénil, V., 1996.** Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). *J. Vertebr. Paleontol.* **16**, 703–717. <https://doi.org/10.1080/02724634.1996.10011359>
- Hua, S., Vignaud, P., Atrops, F., Clément, A., 2000.** *Enaliosuchus macrospondylus* Koken, 1883 (Crocodylia, Metriorhynchidae) du Valanginien de Barret-le-Bas (Hautes Alpes, France) : un cas unique de remontée des narines externes parmi les crocodiliens. *Géobios* **33**, 467–474. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(00\)80080-7](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(00)80080-7)
- Hut, G., 1987.** Consultants' group meeting on stable isotope reference samples for geochemical and hydrological investigations. accessible at : http://www.iaea.org/inis/collection/NCLCollectionStore/_Public/18/075/18075746.pdf 1–43.
- Iacumin, P., Bocherens, H., Mariotti, A., Longinelli, A., 1996.** Oxygen isotope analyses of co-existing carbonate and phosphate in biogenic apatite: a way to monitor diagenetic alteration of bone phosphate? *Earth Planet. Sci. Lett.* **142**, 1–6.
- Ingram, B.L., Conrad, M.E., Ingle, J.C., 1996.** Stable isotope and salinity systematics in estuarine waters and carbonates: San Francisco Bay. *Geochim. Cosmochim. Acta* **60**, 455–467. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(95\)00398-3](https://doi.org/10.1016/0016-7037(95)00398-3)
- Koch, P.L., Tuross, N., Fogel, M.L., 1997.** The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite. *J. Archaeol. Sci.* **24**, 417–429.
- Kohn, M.J., 1996.** Predicting animal $\delta^{18}\text{O}$: Accounting for diet and physiological adaptation. *Geochim. Cosmochim. Acta* **60**, 4811–4829. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(96\)00240-2](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(96)00240-2)

- Kolodny, Y., Luz, B., 1991.** Oxygen isotopes in phosphate of fossil fish — Devonian to recent, in: Taylor, H.P., O'Neil, J.R., Kaplan, I.R. (Eds.), *Stable Isotope Geochemistry: A Tribute to Samuel Epstein. Geochemical Society, University Park*, pp. 105–119.
- Kolodny, Y., Luz, B., Navon, O., 1983.** Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites, I. Fish bone apatite-rechecking the rules of the game. *Earth Planet. Sci. Lett.* **64**, 398–404. [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(83\)90100-0](https://doi.org/10.1016/0012-821X(83)90100-0)
- Kolodny, Y., Luz, B., Sander, M., Clemens, W.A., 1996.** Dinosaur bones: fossils or pseudomorphs? The pitfalls of physiology reconstruction from apatitic fossils. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **126**, 161–171.
- Langlois, C., Simon, L., Lécuyer, C., 2003.** Box-modeling of bone and tooth phosphate oxygen isotope compositions as a function of environmental and physiological parameters. *Isotopes Environ. Health Stud.* **39**, 259–272. <https://doi.org/10.1080/10256010310001621146>
- Lazzerini, N., Lécuyer, C., Amiot, R., Angst, D., Buffetaut, E., Fourel, F., Daux, V., Betancort, J.F., Sánchez Marco, A., Lomoschitz, A., 2016.** Oxygen isotope fractionation between bird eggshell calcite and body water: application to fossil eggs from Lanzarote (Canary Islands). *Sci. Nat.* **103**, 81. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1404-x>
- Lebrun, P., Courville, P., 2013.** Le Jurassique des falaises des Vaches-noires. *Fossiles Hors serie* **4**, 16–33.
- Lécuyer, C., Amiot, R., Touzeau, A., Trotter, J., 2013.** Calibration of the phosphate $\delta^{18}\text{O}$ thermometer with carbonate–water oxygen isotope fractionation equations. *Chem. Geol.* **347**, 217–226. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2013.03.008>
- Lécuyer, C., Balter, V., Martineau, F., Fourel, F., Bernard, A., Amiot, R., Gardien, V., Otero, O., Legendre, S., Panczer, G., 2010.** Oxygen isotope fractionation between apatite-bound carbonate and water determined from controlled experiments with synthetic apatites precipitated at 10–37°C. *Geochim. Cosmochim. Acta* **74**, 2072–2081. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2009.12.024>
- Lécuyer, C., Bogey, C., Garcia, J.-P., Grandjean, P., Barrat, J.A., Floquet, M., Bardet, N., Pereda-Superbiola, X., 2003a.** Stable isotope composition and rare earth element content of vertebrate remains from the Late Cretaceous of northern Spain (Laño): did the environmental record survive? *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **193**, 457–471.

- Lécuyer, C., Grandjean, P., Emig, C., 1996.** Determination of oxygen isotope fractionation between water and phosphate from living lingulids: Potential application to palaeoenvironmental studies. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **126**, 101–108.
- Lécuyer, C., Grandjean, P., O’Neil, J.R., Cappetta, H., Martineau, F., 1993.** Thermal excursions in the ocean at the Cretaceous-Tertiary boundary (northern Morocco): $\delta^{18}\text{O}$ record of phosphatic fish debris. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **105**, 235–243. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(93\)90085-W](https://doi.org/10.1016/0031-0182(93)90085-W)
- Lécuyer, C., Picard, S., Garcia, J.-P., Sheppard, S.M., Grandjean, P., Dromart, G., 2003b.** Thermal evolution of Tethyan surface waters during the Middle-Late Jurassic: Evidence from $\delta^{18}\text{O}$ values of marine fish teeth. *Paleoceanography* **18**, 1076–1091. <https://doi.org/10.1029/2002PA000863>
- Legendre, L.J., Guénard, G., Botha-Brink, J., Cubo, J., 2016.** Palaeohistological evidence for ancestral high metabolic rate in archosaurs. *Syst. Biol.* **65**, 989–996. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw033>
- Longinelli, A., 1984.** Oxygen isotopes in mammal bone phosphate: A new tool for paleohydrological and paleoclimatological research? *Geochim. Cosmochim. Acta* **48**, 385–390. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90259-X](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90259-X)
- Longinelli, A., Nuti, S., 1973a.** Revised phosphate-water isotopic temperature scale. *Earth Planet. Sci. Lett.* **19**, 373–376. [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(73\)90088-5](https://doi.org/10.1016/0012-821X(73)90088-5)
- Longinelli, A., Nuti, S., 1973b.** Oxygen isotope measurements of phosphate from fish teeth and bones. *Earth Planet. Sci. Lett.* **20**, 337–340. [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(73\)90007-1](https://doi.org/10.1016/0012-821X(73)90007-1)
- Luz, B., Kolodny, Y., Horowitz, M., 1984.** Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water. *Geochim. Cosmochim. Acta* **48**, 1689–1693. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90338-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90338-7)
- Markwick, P.J., 1998.** Fossil crocodylians as indicators of Late Cretaceous and Cenozoic climates: implications for using palaeontological data in reconstructing palaeoclimate. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **137**, 205–271. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(97\)00108-9](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(97)00108-9)
- Martill, D.M., Hudson, J.D. (Eds.), 1991.** Fossils of the Oxford Clay, Palaeontological Association Field guide to fossils. The Palaeontological Association, London.
- Martin, J.E., Amiot, R., Lécuyer, C., Benton, M.J., 2014.** Sea surface temperature contribute to marine crocodylian evolution. *Nat. Commun.* **5**, 1–7. <https://doi.org/10.1038/ncomms5658>

- Martin, J.E., Deesri, U., Liard, R., Wattanapituksakul, A., Suteethorn, S., Lauprasert, K., Tong, H., Buffetaut, E., Suteethorn, V., Suan, G., Telouk, P., Balter, V., 2016.** Strontium isotopes and the long-term residency of thalattosuchians in the freshwater environment. *Paleobiology* **42**, 143–156.
- Martin, J.E., Suteethorn, S., Lauprasert, K., Tong, H., Buffetaut, E., Liard, R., Salaviale, C., Deesri, U., Suteethorn, V., Claude, J., 2019.** A new freshwater teleosaurid from the Jurassic of northeastern Thailand. *J. Vertebr. Paleontol.* e1549059. <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1549059>
- Massare, J.A., 1987.** Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *J. Vertebr. Paleontol.* **7**, 121–137. <https://doi.org/10.1080/02724634.1987.10011647>
- McConnaughey, T.A., Burdett, J., Whelan, J.F., Paull, C.K., 1997.** Carbon isotopes in biological carbonates: respiration and photosynthesis. *Geochim. Cosmochim. Acta* **61**, 611–622.
- Motani, R., 2010.** Warm-blooded “sea dragons”? *Science* **328**, 1361–1362.
- Ósi, A., Young, M.T., Galácz, A., Rabi, M., 2018.** A new large-bodied thalattosuchian crocodyliform from the Lower Jurassic (Toarcian) of Hungary, with further evidence of the mosaic acquisition of marine adaptations in Metriorhynchoidea. *PeerJ* **6**, e4668. <https://doi.org/10.7717/peerj.4668>
- Owen, R., 1850.** On the fossil crocodilia of England. *Edinb. New Philos. J.* **49**, 248–250.
- Owen, R., 1842.** Report on British Fossil Reptiles. Part II. *Rep. Br. Assoc. Adv. Sci. Plymouth Meet.* 1841 60–240.
- Passey, B.H., Cerling, T.E., Levin, N.E., 2007.** Temperature dependence of oxygen isotope acid fractionation for modern and fossil tooth enamels. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **21**, 2853–2859.
- Picard, S., Garcia, J.-P., Lécuyer, C., Sheppard, S.M.F., Cappetta, H., Emig, C., 1998.** $\delta^{18}\text{O}$ values of coexisting brachiopods and fish: Temperature differences and estimates of paleo–water depths. *Geology* **26**, 975–978.
- Pough, F.H., Gans, C., 1982.** The vocabulary of reptilian thermoregulation, in: Gans, C. (Ed.), *Biology of the Reptilia Vol. 12. Physiology, C. Physiological Ecology. Academic Press, London*, pp. 17–23.
- Pross, J., Link, E., Ruf, M., Aigner, T., 2006.** Delineating sequence stratigraphic patterns in deeper ramp carbonates: Quantitative palynofacies data from the Upper Jurassic (Kimmeridgian) of southwest Germany. *J. Sediment. Res.* **76**, 524–538. <https://doi.org/10.2110/jsr.2006.031>

- Pucéat, E., Lécuyer, C., Sheppard, S.M., Dromart, G., Reboulet, S., Grandjean, P., 2003.** Thermal evolution of Cretaceous Tethyan marine waters inferred from oxygen isotope composition of fish tooth enamels. *Paleoceanography* **18**, 1029. <https://doi.org/10.1029/2002PA000823>
- Pucéat, E., Reynard, B., Lécuyer, C., 2004.** Can crystallinity be used to determine the degree of chemical alteration of biogenic apatites? *Chem. Geol.* **205**, 83–97.
- Rink, W.J., Schwarcz, H.P., 1995.** Tests for diagenesis in tooth enamel: ESR dating signals and carbonate contents. *J. Archaeol. Sci.* **22**, 251–255.
- Riout, M., 1963.** Le Calcaire de Caen, dépôt de rivage du Bathonien normand. *Bull. Société Linn. Normandie* **3**, 119–141.
- Saint-Hilaire, G., 1831.** Recherches sur de grands sauriens trouvés à l'état fossile aux confins maritimes de la Basse-Normandie, attribués d'abord au crocodile, puis déterminés sous les noms de Teleosaurus et Steneosaurus. *Mém. Académie Sci.* **12**, 1–138.
- Santos, G.M., Ferguson, J., Acaylar, K., Johnson, K.R., Griffin, S., Druffel, E., 2011.** $\Delta^{14}\text{C}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of seawater DIC as tracers of coastal upwelling: a 5-year time series from Southern California. *Radiocarbon* **53**, 669–677.
- Seebacher, F., Grigg, G.C., Beard, L.A., 1999.** Crocodiles as dinosaurs: behavioural thermoregulation in very large ectotherms leads to high and stable body temperatures. *J. Exp. Biol.* **202**, 77–86.
- Seymour, R.S., Bennett-Stamper, C.L., Johnston, S.D., Carrier, D.R., Grigg, G.C., 2004.** Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem of archosaur evolution. *Physiol. Biochem. Zool.* **77**, 1051–1067.
- Shackleton, N.J., Kennett, J.P., 1975.** Paleotemperature History of the Cenozoic and the Initiation of Antarctic Glaciation: Oxygen and Carbon Isotope Analyses in DSDP Sites 277, 279 and 281. DSDP Initial Rep. - *Deep Sea Drill. Proj.* **29**, 743–756. <https://doi.org/10.2973/dsdp.proc.29.117.1975>
- Summers, A.P., 2005.** Evolution: warm-hearted crocs. *Nature* **434**, 833. <https://doi.org/10.1038/434833a>
- Tarduno, J.A., Brinkman, D.B., Renne, P.R., Cottrell, R.D., Scher, H., Castillo, P., 1998.** Evidence for extreme climatic warmth from Late Cretaceous Arctic vertebrates. *Science* **282**, 2241–2244.
- Tennant, J.P., Mannion, P.D., Upchurch, P., Sutton, M.D., Price, G.D., 2017.** Biotic and environmental dynamics through the Late Jurassic–Early Cretaceous transition: evidence for protracted faunal and ecological turnover. *Biol. Rev.* **92**, 776–814. <https://doi.org/10.1111/brv.12255>

- Thorrold, S.R., Campana, S.E., Jones, C.M., Swart, P.K., 1997.** Factors determining $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ fractionation in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochim. Cosmochim. Acta* **61**, 2909–2919.
- Trueman, C., Chenery, C., Eberth, D.A., Spiro, B., 2003.** Diagenetic effects on the oxygen isotope composition of bones of dinosaurs and other vertebrates recovered from terrestrial and marine sediments. *J. Geol. Soc.* **160**, 895–901.
- Tütken, T., Vennemann, T.W., Pfretzschner, H.U., 2008.** Early diagenesis of bone and tooth apatite in fluvial and marine settings: Constraints from combined oxygen isotope, nitrogen and REE analysis. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **266**, 254–268.
- van Hinsbergen, D.J., de Groot, L.V., van Schaik, S.J., Spakman, W., Bijl, P.K., Sluijs, A., Langereis, C.G., Brinkhuis, H., 2015.** A paleolatitude calculator for paleoclimate studies. *PloS One* **10**, e0126946. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126946>
- Vennemann, T.W., Hegner, E., Cliff, G., Benz, G.W., 2001.** Isotopic composition of recent shark teeth as a proxy for environmental conditions. *Geochim. Cosmochim. Acta* **65**, 1583–1599.
- Wilberg, E.W., Turner, A.H., Brochu, C.A., 2019.** Evolutionary structure and timing of major habitat shifts in Crocodylomorpha. *Sci. Rep.* **9**, 514. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36795-1>
- Wolf, N., Newsome, S.D., Fogel, M.L., Del Rio, C.M., 2013.** The relationship between drinking water and the hydrogen and oxygen stable isotope values of tissues in Japanese Quail (*Coturnix japonica*). *The Auk* **130**, 323–330. <https://doi.org/10.1525/auk.2013.12075>
- Young, M.T., Bell, M.A., De Andrade, M.B., Brusatte, S.L., 2011.** Body size estimation and evolution in metriorhynchid crocodylomorphs: implications for species diversification and niche partitioning. *Zool. J. Linn. Soc.* **163**, 1199–1216. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00734.x>
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Beatty, B.L., De Andrade, M.B., Desojo, J.B., 2012.** Tooth-on-tooth interlocking occlusion suggests macrophagy in the Mesozoic marine crocodylomorph *Dakosaurus*. *Anat. Rec. Adv. Integr. Anat. Evol. Biol.* **295**, 1147–1158. <https://doi.org/10.1002/ar.22491>
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Ruta, M., de Andrade, M.B., 2010.** The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity, and biomechanics. *Zool. J. Linn. Soc.* **158**, 801–859. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00571.x>

- Young, M.T., de Andrade, M.B., Brusatte, S.L., Sakamoto, M., Liston, J., 2013.** The oldest known metriorhynchid super-predator: a new genus and species from the Middle Jurassic of England, with implications for serration and mandibular evolution in predacious clades. *J. Syst. Palaeontol.* **11**, 475–513. <https://doi.org/10.1080/14772019.2012.704948>
- Young, M.T., de Andrade, M.B., Cornée, J.-J., Steel, L., Foffa, D., 2014a.** Re-description of a putative Early Cretaceous “teleosaurid” from France, with implications for the survival of metriorhynchids and teleosaurids across the Jurassic-Cretaceous Boundary. *Ann. Paléontol.* **100**, 165–174. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2014.01.002>
- Young, M.T., Rabi, M., Bell, M.A., Foffa, D., Steel, L., Sachs, S., Peyer, K., 2016.** Big-headed marine crocodyliforms and why we must be cautious when using extant species as body length proxies for long-extinct relatives. *Palaeontol. Electron.* **19**, 1–14. <https://doi.org/10.26879/648>
- Young, M.T., Steel, L., Middleton, H., 2014b.** Evidence of the metriorhynchid crocodylomorph genus *Geosaurus* in the Lower Kimmeridge Clay Formation (Late Jurassic) of England. *Hist. Biol.* **26**, 551–555. <https://doi.org/10.1080/08912963.2013.801468>
- Zazzo, A., Lécuyer, C., Mariotti, A., 2004a.** Experimentally-controlled carbon and oxygen isotope exchange between bioapatites and water under inorganic and microbially-mediated conditions. *Geochim. Cosmochim. Acta* **68**, 1–12.
- Zazzo, A., Lécuyer, C., Sheppard, S.M.F., Grandjean, P., Mariotti, A., 2004b.** Diagenesis and the reconstruction of paleoenvironments: A method to restore original $\delta^{18}\text{O}$ values of carbonate and phosphate from fossil tooth enamel. *Geochim. Cosmochim. Acta* **68**, 2245–2258. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2003.11.009>

Supplementary Table 1: Oxygen isotope compositions of reptiles and fish phosphate are reported along with their corresponding oxygen and carbon isotope composition of apatite carbonate, carbonate content, sample origin and identification.

Sample N	Collection N	Material	Taxon	Locality			$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)	$\delta^{18}\text{O}_c$ (‰, V-SMOW)	$\delta^{13}\text{C}_c$ (‰, V-SMOW)	Wt % CO ₃	Reference
				Name, country	Formation	Age					
K-AMI1	-	Tooth bulk	Amiiformes indet.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Lower Kimmeridgian	20.3	25.5	-2.6	4.6	This study
K-AMI2	-	Tooth bulk	Amiiformes indet.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Lower Kimmeridgian	20.7	24.5	-1.4	4.6	This study
K-AMI3	-	Tooth bulk	Amiiformes indet.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Lower Kimmeridgian	19.3	-	-	-	This study
K-AST1	-	Enameloid	<i>Asteracanthus</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Lower Kimmeridgian	21.1	-	-	-	This study
K-AST2	-	Enameloid	<i>Asteracanthus</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Lower Kimmeridgian	18.6	25.3	7.7	2.5	This study
K-AST3	-	Enameloid	<i>Asteracanthus</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Lower Kimmeridgian	19.2	-	-	-	This study
K-BRA1	-	Enamel	<i>Brachypterygius</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Lower Kimmeridgian	19.5	25.4	-5.5	7.2	This study
K-GEO1	-	Tooth bulk	<i>Geosaurus</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Lower Kimmeridgian	20.0	24.9	-3.9	5.2	This study
K-GEO2	-	Tooth bulk	<i>Geosaurus</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Lower Kimmeridgian	20.2	25.4	-4.9	7.3	This study
K-GYR1	-	Tooth bulk	<i>Gyrodus cuvieiri</i>	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Lower Kimmeridgian	19.9	26.5	3.2	2.3	This study
K-GYR2	-	Tooth bulk	<i>Gyrodus cuvieiri</i>	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Lower Kimmeridgian	20.5	26.2	1.4	2	This study
K-GYR3	-	Tooth bulk	<i>Gyrodus cuvieiri</i>	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Lower Kimmeridgian	19.6	24.6	0.5	3.1	This study

K-HYB1	-	Tooth bulk	<i>Hybodus obtusus</i>	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.3	25.1	-1.4	7.1	This study
K-HYB2	-	Tooth bulk	<i>Hybodus obtusus</i>	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.0	24.9	-1.2	6.4	This study
K-HYB3	-	Tooth bulk	<i>Hybodus obtusus</i>	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	19.8	25.0	-1.9	6.3	This study
K-HYP1	-	Tooth bulk	<i>Hypsocormus</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	21.8	25.4	-1.2	5.9	This study
K-HYP2	-	Tooth bulk	<i>Hypsocormus</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.9	-	-	-	This study
K-HYP3	-	Tooth bulk	<i>Hypsocormus</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.7	25.2	-1.6	6.4	This study
K-ICH1	-	Tooth bulk	Ichthyosauridae indet.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	19.5	25.3	-4.5	6.6	This study
K-ICH2	-	Tooth bulk	Ichthyosauridae indet.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	19.4	24.5	-5.5	5	This study
K-LEP1	-	Tooth bulk	<i>Lepidotes</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.7	26.0	-1.4	2.9	This study
K-LEP2	-	Tooth bulk	<i>Lepidotes</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.3	26.2	-1.0	4.3	This study
K-LEP3	-	Tooth bulk	<i>Lepidotes</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.2	25.6	-0.6	4.6	This study
K-MPT1	-	Tooth bulk	Metriorhynchidae indet.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	21.0	25.3	-2.9	5.5	This study
K-MPT2	-	Tooth bulk	Metriorhynchidae indet.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.3	25.2	-4.5	6.6	This study
K-MT11	-	Tooth bulk	Metriorhynchidae indet.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.5	24.7	-3.5	5.8	This study
K-MT12	-	Tooth bulk	Metriorhynchidae indet.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.3	26.2	-4.5	5.7	This study

K-MT21	-	Tooth bulk	Metriorhynchidae indet.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.9	25.8	-3.1	4.7	This study
K-MT22	-	Tooth bulk	Metriorhynchidae indet.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	19.9	25.6	-4.6	6.9	This study
K-PLA1	-	Tooth bulk	<i>Planohyodus</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	21.3	25.4	-3.4	7.3	This study
K-PLA2	-	Tooth bulk	<i>Planohyodus</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	21.5	25.1	-1.6	6.9	This study
K-PLA3	-	Tooth bulk	<i>Planohyodus</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.3	-	-	-	This study
K-PLI	-	Tooth bulk	<i>Pliosaurus kevani</i>	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.0	24.1	-6.7	5.4	This study
K-STE1	-	Tooth bulk	<i>Steneosaurus</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.6	25.5	-3.4	6	This study
K-STE2	-	Tooth enamel	<i>Steneosaurus</i> sp.	Smallmouth Sands, England	Lower Kimmeridge Clay	Kimmeridgian	20.8	26.1	-6.6	5.5	This study
O-HYB1	GLAHM 132848	Tooth bulk	<i>Hybodus obtusus</i>	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.4	25.4	-4.1	5.9	This study
O-HYB2	GLAHM 132848	Tooth bulk	<i>Hybodus obtusus</i>	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	21.3	26.9	-4.0	4.1	This study
O-HYB3	GLAHM 132848	Tooth bulk	<i>Hybodus obtusus</i>	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.1	24.8	-5.2	3.5	This study
O-HYB4	GLAHM 132848	Tooth bulk	<i>Hybodus obtusus</i>	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	21.0	25.5	-3.8	6.5	This study
O-HYB5	GLAHM 132848	Tooth bulk	<i>Hybodus obtusus</i>	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	21.0	26.4	-4.9	4.8	This study
O-HYP1	GLAHM 132983	Tooth Enameloid	<i>Hypsocormus</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.3	-	-	-	This study
O-HYP2	GLAHM 132983	Tooth Enameloid	<i>Hypsocormus</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.7	24.9	-1.6	6.2	This study
O-HYP3	GLAHM 132983	Tooth Enameloid	<i>Hypsocormus</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.5	27.8	-4.4	5.4	This study
O-HYP4	GLAHM 132983	Tooth bulk	<i>Hypsocormus</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.2	26.0	-1.9	4.4	This study
O-HYP5	GLAHM 132983	Tooth Enameloid	<i>Hypsocormus</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.5	25.4	-2.4	5.1	This study
O-MET1	GLAHM V1582	Tooth enamel	<i>Metriorhynchus supercilius</i>	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	21.2	26.4	-7.7	5.2	This study

O-MET2	GLAHM V1582	Tooth enamel	<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.6	-	-	-	This study
O-MET3	GLAHM V1582	Tooth bulk	<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.9	26.4	-8.2	6	This study
O-MET4	GLAHM V1582	Tooth bulk	<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.7	26.1	-8.1	6.1	This study
O-MET5	GLAHM V1582	Tooth enamel	<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.0	25.3	-7.3	6.5	This study
O-OPH1	GLAHM V1002	Tooth enamel	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	18.7	25.1	-8.1	-	This study
O-OPH2	GLAHM V1002	Tooth enamel	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	18.9	25.3	-7.6	6.1	This study
O-OPH3	GLAHM V1002	Tooth bulk	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	18.6	25.6	-8.0	4	This study
O-OPH4	GLAHM V1002	Tooth enamel	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.0	25.4	-8.0	6.7	This study
O-PLE1	GLAHM V1434	Tooth enamel	Plesiosauria indet.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.7	25.7	-7.8	4.4	This study
O-PLE2	GLAHM V1434	Tooth enamel	Plesiosauria indet.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	18.3	-	-	-	This study
O-PLE3	GLAHM V1434	Tooth enamel	Plesiosauria indet.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.0	26.1	-8.2	4.8	This study
O-PLE4	GLAHM V1434	Tooth bulk	Plesiosauria indet.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.9	27.3	-7.6	3.9	This study
O-TYR1	GLAHM V1436	Tooth enamel	<i>Tyrannoneustes</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	21.1	25.9	-8.2	5.7	This study
O-TYR2	GLAHM V1436	Tooth enamel	<i>Tyrannoneustes</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.4	25.3	-8.0	5.5	This study
O-TYR3	GLAHM V1436	Tooth enamel	<i>Tyrannoneustes</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.8	25.6	-8.3	5.2	This study
O-TYR4	GLAHM V1436	Tooth enamel	<i>Tyrannoneustes</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.4	26.0	-8.4	7.6	This study
O-TYR5	GLAHM V1436	Tooth enamel	<i>Tyrannoneustes</i> sp.	Peterborough, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.2	25.5	-7.9	6.1	This study
C-ISC1	-	Tooth Enameloid	<i>Ischyodus</i> sp.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	20.5	24.8	-0.3	12.9	This study
C-ISC3	-	Tooth Enameloid	<i>Ischyodus</i> sp.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	20.9	26.4	-0.4	13.6	This study
C-PLA1	-	Tooth bulk	<i>Planohybodus</i> sp.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	21.1	26.9	-1.2	-	This study
C-PLA2	-	Tooth bulk	<i>Planohybodus</i> sp.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	21.2	26.5	-1.2	4.6	This study
C-PLA3	-	Tooth bulk	<i>Planohybodus</i> sp.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	20.4	26.6	-1.4	-	This study
C-MET1	-	Tooth enamel	<i>Metriorhynchus</i> sp.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	20.5	27.9	-7.7	4.7	This study

C-MET2	-	Tooth enamel	<i>Metriorhynchus</i> sp.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	21.3	27.6	-8.0	5.3	This study
C-MET3	-	Tooth enamel	<i>Metriorhynchus</i> sp.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	21.2	27.6	-7.5	5?	This study
C-MET4	-	Tooth enamel	<i>Metriorhynchus</i> sp.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	21.0	27.8	-5.8	5.7	This study
C-MET5	-	Tooth enamel	<i>Metriorhynchus</i> sp.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	21.3	27.0	-7.4	5.9	This study
C-LIO1	-	Tooth enamel	cf. <i>Liopleurodon</i> sp.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	20.6	28.7	-10.5	3.6	This study
C-LIO2	-	Tooth enamel	cf. <i>Liopleurodon</i> sp.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	20.3	28.3	-11.2	4.6	This study
C-TEL1	-	Tooth enamel	Teleosauridae indet.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	20.8	28.2	-7.2	4.3	This study
C-TEL2	-	Tooth enamel	Teleosauridae indet.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	20.3	27.9	-5.4	3.1	This study
C-TEL3	-	Tooth enamel	Teleosauridae indet.	“Les vaches noires” cliffs, France	Marnes de Dives	Callovian	21.1	28.6	-7.5	4.1	This study
P-AST	-	Tooth enamel	<i>Asteracanthus ornatissimus</i>	“Les Lourdines” excavation, France		Middle Callovian	19.0	-	-	-	This study
P-MET1	-	Tooth enamel	<i>Metriorhynchus</i> sp.	“Les Lourdines” excavation, France		Middle Callovian	19.3	26.4	-9.0	-	This study
P-MET2	-	Tooth enamel	<i>Metriorhynchus</i> sp.	“Les Lourdines” excavation, France		Middle Callovian	19.6	26.1	-7.8	5	This study
P-PLA1	-	Tooth bulk	<i>Planohyodus</i> sp.	“Les Lourdines” excavation, France		Middle Callovian	19.8	26.6	-0.4	2.5	This study
P-PLA2	-	Tooth bulk	<i>Planohyodus</i> sp.	“Les Lourdines” excavation, France		Middle Callovian	20.2	27.1	-0.7	2.5	This study
P-PLA3	-	Tooth bulk	<i>Planohyodus</i> sp.	“Les Lourdines” excavation, France		Middle Callovian	19.7	26.9	-1.0	3.5	This study
C-STE1	-	Tooth enamel	<i>Steneosaurus</i> sp.	“Les Lourdines” excavation, France		Middle Callovian	20.7	27.3	-6.2	4.6	This study
C-STE2	-	Tooth enamel	<i>Steneosaurus</i> sp.	“Les Lourdines” excavation, France		Middle Callovian	21.0	27.1	-6.3	4.8	This study
B-AST	-	Tooth enamel	<i>Asteracanthus</i> sp.	Cintheaux, France		Bathonian	20.0	-	-	-	This study
B-CRO	-	Tooth enamel	Teleosauridae indet.	Cintheaux, France		Bathonian	21.6	28.3	-7.9	5.3	This study
-	-	Tooth Enameloid	<i>Cretalamna</i> sp.	Morocco	Oulad Abdoun	Late Maastrichtian	21	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth Enameloid	<i>Cretalamna</i> sp.	Morocco	Oulad Abdoun	Late Maastrichtian	19.7	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth Enameloid	<i>Squalicorax</i> sp.	Morocco	Oulad Abdoun	Late Maastrichtian	19.5	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth Enameloid	Osteichthyes indet.	Morocco	Oulad Abdoun	Late Maastrichtian	21.5	-	-	-	Bernard et al. (2010)

-	-	Bone	Osteichthyes indet.	Morocco	Oulad Abdoun	Late Maastrichtian	19.7	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Elasmosauridae indet.	Morocco	Oulad Abdoun	Late Maastrichtian	20.5	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Elasmosauridae indet.	Morocco	Oulad Abdoun	Late Maastrichtian	19.6	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Elasmosauridae indet.	Morocco	Oulad Abdoun	Late Maastrichtian	19.4	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth Enameloid	<i>Squalicorax</i> sp.	Asen, Sweden		Early Campanian	21.5	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth Enameloid	<i>Squalicorax</i> sp.	Asen, Sweden		Early Campanian	20	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Osteichthyes indet.	Asen, Sweden		Early Campanian	22	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth Enameloid	<i>Carcharias</i> sp.	Asen, Sweden		Early Campanian	20.8	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Plesiosauria indet.	Asen, Sweden		Early Campanian	19.3	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Plesiosauria indet.	Asen, Sweden		Early Campanian	19.9	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth Enameloid	<i>Squalicorax</i> sp.	Ullstorp, Sweden		Early Campanian	20.8	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth Enameloid	<i>Squalicorax</i> sp.	Ullstorp, Sweden		Early Campanian	20.1	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Osteichthyes indet.	Ullstorp, Sweden		Early Campanian	21.2	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Osteichthyes indet.	Ullstorp, Sweden		Early Campanian	19.8	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Plesiosauria indet.	Ullstorp, Sweden		Early Campanian	20.1	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Plesiosauria indet.	Ullstorp, Sweden		Early Campanian	20.1	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Osteichthyes indet.	Dover station, Australia		Late Albian	19.7	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Elasmosauridae indet.	Dover station, Australia		Late Albian	18.1	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Elasmosauridae indet.	Dover station, Australia		Late Albian	18.3	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	<i>Saurocephalus</i> sp.	Cambridge, England		Late Albian	20.2	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	<i>Saurocephalus</i> sp.	Cambridge, England		Late Albian	20.3	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	<i>Platypterygius</i> sp.	Cambridge, England		Late Albian	18.5	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	<i>Platypterygius</i> sp.	Cambridge, England		Late Albian	18.7	-	-	-	Bernard et al. (2010)

-	-	Tooth enamel	<i>Platypterygius</i> sp.	Cambridge, England		Late Albian	19	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	<i>Polyptychodon</i> sp.	Cambridge, England		Late Albian	18.8	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth bulk	<i>Polyptychodon</i> sp.	Cambridge, England		Late Albian	19.6	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Scale ganoin	<i>Lepidotes</i> sp.	Westbury, England		Early Kimmeridgian	19.5	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Scale ganoin	<i>Lepidotes</i> sp.	Westbury, England		Early Kimmeridgian	19.6	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Scale ganoin	<i>Lepidotes</i> sp.	Westbury, England		Early Kimmeridgian	19.4	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Scale ganoin	<i>Lepidotes</i> sp.	Westbury, England		Early Kimmeridgian	19.6	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth bulk	cf. <i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Westbury, England		Early Kimmeridgian	20	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth bulk	cf. <i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Westbury, England		Early Kimmeridgian	19.2	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth bulk	<i>Sphenodus</i> sp.	Crussol, France		Middle Oxfordian	19.6	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth Enameloid	<i>Sphenodus</i> sp.	Crussol, France		Middle Oxfordian	21	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Plesiosauria indet.	Crussol, France		Middle Oxfordian	19.1	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth bulk	Osteichthyes indet.	Bourgogne, France		Early Oxfordian	21.1	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth bulk	Ichthyosauria indet.	Bourgogne, France		Early Oxfordian	18.8	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth bulk	Plesiosauria indet.	Bourgogne, France		Early Oxfordian	19.3	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Gill ray	<i>Leedsichtys</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.1	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Tooth	<i>Steneosaurus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.4	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Vertebra centrum	<i>Steneosaurus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.7	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Tooth	<i>Metriorhynchus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	18.6	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Cervical vertebra	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	18.2	-	-	-	Anderson et al. (1994)

-	-	Jaw bone	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	16.9	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Thoracic centrum	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.7	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Fore-paddle digit	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.7	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Tooth	<i>Cryptoclidus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.2	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Tooth root	<i>Liopleurodon</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.7	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Bone	<i>Lepidotes</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.9	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Scales	<i>Lepidotes</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.5	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Dental plate	<i>Pachymylus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.5	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Tooth	<i>Asteracanthus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	20.0	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Fine spine	<i>Hybodus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	19.2	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Cartilage	Hybodontidae indet.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, England	Oxford Clay	Late Callovian - Early Oxfordian	18.6	-	-	-	Anderson et al. (1994)
-	-	Tooth Enameloid	<i>Hybodus</i> sp.	Sorel, France		Early Sinemurian	19.7	-	-	-	Bernard et al. (2010)
-	-	Tooth enamel	Plesiosauria indet.	Sorel, France		Early Sinemurian	18.8	-	-	-	Bernard et al. (2010)
BG33*		Osteoderm	<i>Steneosaurus priscus</i>	Canjuers, France		Lower Tithonian	19.9				Billon-Bruyat et al. (2005)
BG50*		Tooth	<i>Steneosaurus priscus</i>	Canjuers, France		Lower Tithonian	20.3				Billon-Bruyat et al. (2005)
BG32		Tooth	<i>Proscinetes</i> sp.	Canjuers, France		Lower Tithonian	19.9				Billon-Bruyat et al. (2005)

BG38	Tooth	<i>Proscinetes</i> sp.	Canjuers, France	Lower Tithonian	19.8	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG36	Scales	<i>Lepidotes</i> sp.	Canjuers, France	Lower Tithonian	20.1	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG37	Scales	<i>Lepidotes</i> sp.	Canjuers, France	Lower Tithonian	20.4	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG39	Scales	<i>Lepidotes</i> sp.	Canjuers, France	Lower Tithonian	20.6	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG29	Tooth	<i>Steneosaurus</i> sp.	Chassiron, France	Lower Tithonian	21.1	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG12	Osteoderm	<i>Steneosaurus</i> sp.	Chassiron, France	Lower Tithonian	21.9	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG41	Tooth	<i>Lepidotes</i> sp.	Chassiron, France	Lower Tithonian	22.8	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG42	Scale	<i>Lepidotes</i> sp.	Chassiron, France	Lower Tithonian	21.7	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG43	Scale	<i>Lepidotes</i> sp.	Chassiron, France	Lower Tithonian	21.5	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG11	Scale	<i>Lepidotes</i> sp.	Chassiron, France	Lower Tithonian	22	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG14	Tooth	Semionotidae	Chassiron, France	Lower Tithonian	22.1	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG17	Tooth	Semionotidae	Chassiron, France	Lower Tithonian	21.3	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG21	Osteoderm	<i>Steneosaurus</i> sp.	Crayssac, France	Lower Tithonian	20.2	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG22	Tooth	<i>Steneosaurus</i> sp.	Crayssac, France	Lower Tithonian	21.7	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG31	Osteoderm	<i>Steneosaurus</i> sp.	Crayssac, France	Lower Tithonian	20.5	Billon-Bruyat et al. (2005)

BG25	Scale	<i>Lepidotes</i> sp.	Crayssac, France	Lower Tithonian	20.3	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG20	Scale	<i>Lepidotes</i> sp.	Crayssac, France	Lower Tithonian	20.7	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG28	Scale	<i>Lepidotes</i> sp.	Crayssac, France	Lower Tithonian	20.2	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG44	Scale	<i>Lepidotes</i> sp.	Crayssac, France	Lower Tithonian	22.8	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG05	Tooth	Semionotidae	Crayssac, France	Lower Tithonian	22.6	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG23	Tooth	Semionotidae	Crayssac, France	Lower Tithonian	20.3	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG24	Scale	Osteichthyes indet.	Crayssac, France	Lower Tithonian	19.7	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG62	Osteoderm	<i>Steneosaurus</i> sp.	Solnhofen, Germany	Lower Tithonian	21.3	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG63	Tooth	<i>Steneosaurus</i> sp.	Solnhofen, Germany	Lower Tithonian	21	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG67	Scale	<i>Gyrodus circularis</i>	Solnhofen, Germany	Lower Tithonian	19.9	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG72	Tooth	<i>Lepidotes maximus</i>	Solnhofen, Germany	Lower Tithonian	21	Billon-Bruyat et al. (2005)
BG68	Scale	<i>Lepidotes maximus</i>	Solnhofen, Germany	Lower Tithonian	20.8	Billon-Bruyat et al. (2005)

Supplementary Table 2: Calculation of seawater temperature and reptile body temperature using equation 1 (see text).

Locality	Stage	Palaeolatitude	$\delta^{18}\text{O}_{\text{fish}}$ (‰ V-SMOW)			$\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$ (‰ V-SMOW)	$T_{\text{seawater}}^{\circ\text{C}}$		$\delta^{18}\text{O}_{\text{Metriorhynchidae}}$ (‰ V-SMOW)			$T_{\text{body}}^{\circ\text{C}}$	
			N	Average	Stdev		Average	stdev	N	Average	Stdev	Average	stdev
Smallmouth Sands, England	Kimmeridgian	34°N (29/40)	21	20.3	0.8	-0.5	24	4	8	20.4	0.4	32	2
Peterborough	Late Callovian - Early Oxfordian	36°N (31/41)	10	20.5	0.5	-0.5	23	2	9	20.3	0.6	33	3
“Les vaches noires” cliffs, France	Callovian	32°N (27/37)	5	20.8	0.4	-0.5	22	2	5	21.1	0.3	29	1
“Les Lourdines” excavation, France	Middle Callovian	29°N (25/34)	4	19.7	0.5	-0.5	27	2	2	19.4	0.2	37	1
Cintheaux, France	Bathonian	31°N (27/36)	1	20.0	-	-0.5	25	-					
Canjuers	lower Tithonian	27°N (22/34)	5	20.2	0.3	-0.5	24	2					
Chassiron	lower Tithonian	29°N (23/36)	6	21.9	0.5	-0.5	17	2					
Crayssac	lower Tithonian	29°N (23/36)	7	20.9	1.2	-0.5	21	6					
Solnhofen	lower Tithonian	33°N (27/39)	3	20.6	0.6	-0.5	23	3					
Morocco	Maastrichtian	-	5	20.3	0.9	-0.5	24	4					
Cambridge, UK	Late Albian	-	2	20.2	0.1	-0.5	24	0					
Westbury, UK	Early Kimmeridgian	-	4	19.5	0.1	-0.5	27	0					
Sorel, France	Sinemurian	-	1	19.7	-	-0.5	27	-					
Crussol, France	Middle Oxfordian	-	2	20.3	1.0	-0.5	24	5					
Bourgogne, France	Early Oxfordian	-	1	21.2	-	-0.5	20	-					
Asen, Sweden	Early Campanian	-	4	21.1	0.9	-0.5	20	4					
Ullstorp, Sweden	Early Campanian	-	4	20.5	0.6	-0.5	23	3					
Dover station, Australia	Late Albian	-	1	19.7	-	-0.5	27	-					

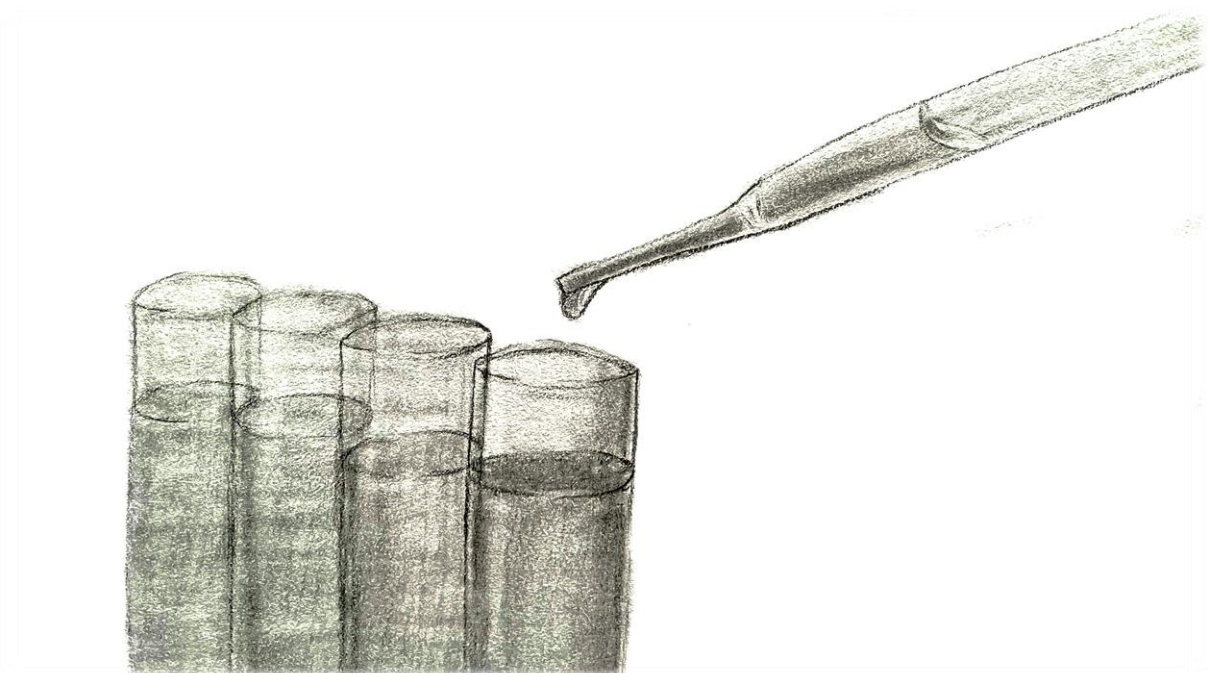
$\delta^{18}\text{O}_{\text{Teleosauridae}}$ (‰ V-SMOW)			$T_{\text{body}}^{\circ}\text{C}$		$\delta^{18}\text{O}_{\text{Plesiosauria}}$ (‰ V-SMOW)			$T_{\text{body}}^{\circ}\text{C}$		$\delta^{18}\text{O}_{\text{Ichthyosauria}}$ (‰ V-SMOW)			$T_{\text{body}}^{\circ}\text{C}$	
N	Average	Stdev	Average	stdev	N	Average	Stdev	Average	stdev	N	Average	Stdev	Average	stdev
2	20.7	0.1	31	0	1	20	-	34	-	3	19.5	0.1	36	0
					3	20.2	0.6	33	3	4	18.8	0.2	40	1
3	20.7	0.4	31	2	2	20.5	0.2	32	1					
2	20.8	0.3	30	1										
1	21.6	-	27	-										
2	20.1	0.3	34	1										
2	21.5	0.6	27	3										
3	20.8	0.8	31	4										
2	21.2	0.2	29	1										
					3	19.8	0.6	35	3					
					2	19.2	0.6	38	3	3	18.7	0.2	40	1
										2	19.6	0.6	36	3
					1	18.8	-	40	-					
					1	19.1	-	38	-					
					1	19.3	-	37	-	1	18.8	-	40	-
					2	19.6	0.4	36	2					
					2	20.1	0.5	34	2					
					2	18.2	0.1	42	0					

2.4 Conclusion et problématique scientifique

La caractérisation des stratégies thermorégulatrices adoptées par les reptiles marins du Mésozoïque, et en particulier des Ichthyosauria et des Plesiosauria, a fait l'objet d'un nombre important d'études. Toutes convergent vers l'hypothèse selon laquelle les Ichthyosauria et les Plesiosauria étaient très probablement des organismes endothermes (de Buffrénil *et al.*, 1990 ; Lindgren *et al.*, 2017 ; Zverkov *et al.*, 2021 ; Wiemann *et al.*, 2022). Ils auraient possiblement été homéothermes car leur température corporelle semble constante quelle que soit la température de leur environnement (Bernard *et al.*, 2010). Pour les Metriorhynchidae, il n'y a actuellement pas de consensus concernant leur stratégie thermorégulatrice. Les résultats issus de l'histologie osseuse conduisent à une stratégie thermorégulatrice de type ectotherme poïkilotherme à l'image des crocodiliens actuels (Hua et de Buffrénil, 1996 ; de Buffrénil *et al.*, 2021), tandis que les conclusions de l'approche isotopique supposent une stratégie thermorégulatrice endotherme poïkilotherme (Séon *et al.*, 2020).

Notons que les études ostéo-histologiques et géochimiques conduisant à ces conclusions, reposent exclusivement sur des restes isolés (os ou dents, de Buffrénil *et al.*, 1990 ; Fleischle *et al.*, 2018 ; Bernard *et al.*, 2010 ; Séon *et al.*, 2020) et ne fournissent qu'une information isolée sur la thermorégulation de ces animaux. Or, pour déterminer précisément la stratégie thermorégulatrice d'un organisme, il est nécessaire de savoir si sa température corporelle est supérieure ou proche de celle du milieu dans lequel il vit (endotherme *vs* ectotherme), s'il est capable de maintenir sa température corporelle constante ou non au niveau des organes vitaux (homéotherme *vs* poïkilotherme) et de connaître la distribution de la température corporelle au sein de son corps (hétérothermies régionales). La caractérisation des deux premiers critères (endotherme *vs* ectotherme et homéotherme *vs* poïkilotherme) est réalisable à partir d'éléments squelettiques isolés provenant de différents environnements. En revanche, il est impossible à partir de ce type d'échantillonnage de caractériser la présence ou non d'hétérothermies régionales. En effet, pour déceler la présence d'hétérothermies, il est indispensable d'estimer des températures corporelles à plusieurs endroits du corps ou, à minima, des écarts de température corporelle entre des régions du corps. De ce point de vue, et parmi les méthodes appliquées dans le registre fossile, l'ostéo-histologie, la paléobiogéographie et les autres méthodes présentées précédemment dans ce chapitre sont inappropriées. Seule la géochimie isotopique possède le potentiel nécessaire pour caractériser les hétérothermies régionales chez les vertébrés marins disparus.

Chapitre 3



© S.R

Chapitre III : Les isotopes de l'oxygène chez les vertébrés : proxys de la thermophysiologie des vertébrés marins actuels et fossiles

Certaines des méthodes détaillées dans le **Chapitre I** sont efficaces et très bien adaptées aux organismes actuels pour caractériser les hétérothermies régionales mais sont inapplicables aux organismes fossiles. L'un des objectifs de ce travail de thèse étant de caractériser les hétérothermies régionales chez les reptiles marins du Mésozoïque, il est nécessaire d'avoir des estimations de température ou des écarts de température corporelle entre les différentes régions du corps par l'intermédiaire d'une méthode applicable dans le registre fossile, c'est pourquoi l'approche isotopique a été privilégiée. La relation entre la température de minéralisation de la bioapatite et la composition isotopique de l'oxygène de son groupement phosphate (Lécuyer *et al.*, 2013) permet de calculer des écarts de température mais aussi d'estimer des températures corporelles lorsqu'il est possible de déterminer la composition isotopique de l'eau corporelle de l'animal. Ce **Chapitre III** présente l'approche isotopique employée dans le cadre de cette thèse pour aborder des problématiques rattachées au domaine de la thermophysiologie. Le matériel étudié durant ce travail, les techniques d'extraction, de préparation et d'analyses sont également présentées.

3.1 Les isotopes de l'oxygène

3.1.1 Définition

Il existe dans la nature 92 éléments chimiques possédant chacun un ensemble d'atomes qui ont le même nombre de protons dans leur noyau. L'atome peut être représenté comme un noyau chargé positivement composé de protons et de neutrons autour duquel gravite des électrons chargés négativement (**Tableau 1 ; Figure 38**). Compte tenu de la masse de chacune des particules, le noyau constitue la masse majoritaire de l'atome.

Tableau 1 : Masse et charge des particules élémentaires. **Abréviations** : C = Coulomb et kg = kilogramme.

Particule	Charge	Masse
Neutron	0	$1,67 \cdot 10^{-27}$ kg
Proton	$+ 1,6 \cdot 10^{-19}$ C	$1,67 \cdot 10^{-27}$ kg
Électron	$- 1,6 \cdot 10^{-19}$ C	$9,10 \cdot 10^{-31}$ kg

L'atome, ou le nucléide, noté ${}^A_Z X$ est caractérisé par :

- Son numéro atomique Z, qui correspond au nombre de protons.
- Son nombre de neutrons N.
- Son nombre de masse A, correspondant au nombre de nucléons : $A = Z + N$.

Deux isotopes d'un même élément chimique peuvent être définis comme deux nucléides possédant :

- un numéro atomique Z identique,
- un nombre de neutrons N différent, et donc de nombre de masse A différent,
- un nombre d'électrons identique, ce qui leur confère des propriétés chimiques très similaires.

L'oxygène possède 3 isotopes stables : l'oxygène 16 (${}^{16}\text{O}$ possédant 8 neutrons), l'oxygène 17 (${}^{17}\text{O}$ possédant 9 neutrons) et l'oxygène 18 (${}^{18}\text{O}$ possédant 10 neutrons) représentés de façon schématique en **Figure 38**. Ces isotopes stables de l'oxygène se retrouvent dans des proportions très différentes dans la nature, respectivement égales à 99,755 %, 0,039 % et 0,206 % (Schoeller, 1988 ; Rundel *et al.*, 2012). Ces proportions représentent la proportion molaire de chaque isotope au regard de la somme de tous les isotopes de ce même élément.

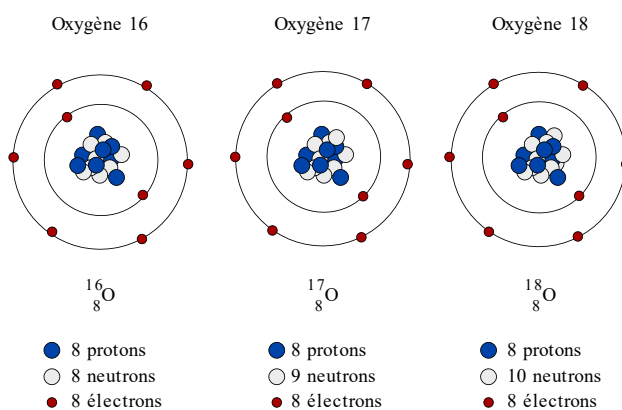


Figure 38 : Représentation schématique des trois isotopes stables de l'oxygène.

On définit la composition isotopique d'un élément comme l'abondance de deux isotopes. Celle-ci est exprimée sous la forme :

$$R = \frac{i_X}{j_X}$$

où $i > j$ (isotope « lourd » au numérateur et isotope « léger » au dénominateur). Les abondances respectives de chacun des isotopes stables vont être modifiées, selon les réservoirs, par un processus nommé fractionnement isotopique.

3.1.2 Les mécanismes de fractionnement isotopique

Les isotopes d'un élément chimique sont caractérisés par une différence de masse liée à la présence ou l'absence d'un ou plusieurs neutrons. La différence de masse causée par la présence ou l'absence d'un ou plusieurs neutrons implique une différence d'énergie contenue dans les molécules, puisque l'énergie vibrationnelle d'une molécule est inversement proportionnelle à sa masse. L'énergie vibrationnelle étant étroitement liée à la réactivité des molécules lors des processus biologiques, chimiques ou physiques, les isotopes n'auront donc pas la même réactivité lors de ces processus. Ainsi, les molécules possédant des isotopes « lourds » auront besoin de plus d'énergie pour former des liaisons chimiques et seront donc moins réactives que les molécules possédant des isotopes « légers ». La différence de réactivité des molécules en fonction de leur masse entraîne des différences de compositions isotopiques entre la molécule réactive et la molécule produite. Ce phénomène est appelé fractionnement isotopique. Il peut être défini comme une variation d'abondance isotopique provoquée par une réaction physique, chimique ou biologique (**Figure 39**).

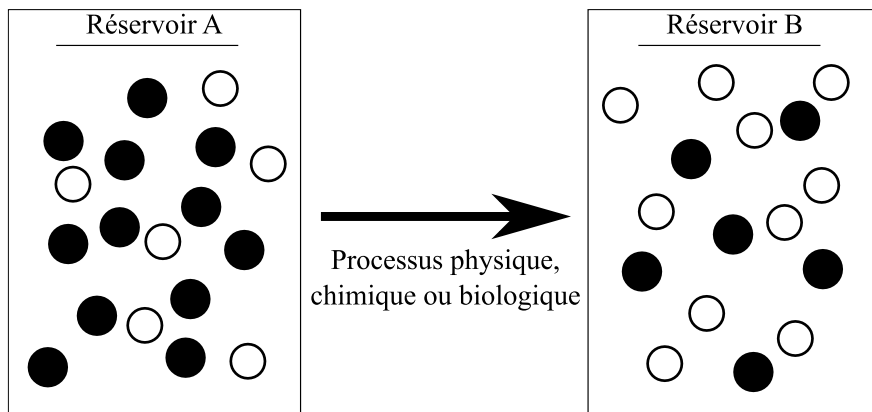


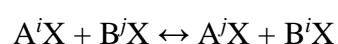
Figure 39 : Illustration du principe du fractionnement isotopique. Les cercles noirs et blancs représentent deux isotopes de l'élément chimique « rond ».

L'amplitude d'un fractionnement isotopique peut être définie par le facteur de fractionnement de la réaction, désigné par le symbole α . Le facteur de fractionnement α pour une réaction entre le réactif A et le produit B et pour des rapports de deux isotopes i et j d'un élément chimique X se définit par la relation suivante :

$$\alpha_{B-A} = \frac{R_B}{R_A} = \frac{\left(\frac{{}^iX}{{}^jX}\right)_B}{\left(\frac{{}^iX}{{}^jX}\right)_A}$$

Si $\alpha < 1$, on parle d'appauvrissement alors que si $\alpha > 1$, on parle d'enrichissement. Il est ainsi possible grâce à la valeur de α de savoir quel réservoir concentre les isotopes « lourds » et lequel concentre les isotopes « légers ».

On distingue généralement deux processus de fractionnement liés à la masse : les fractionnements isotopiques thermodynamiques et les fractionnements isotopiques cinétiques. Il existe aussi des processus de fractionnements isotopiques qui ne sont pas dépendants de la masse, mais ceux-ci ne seront pas abordés dans ce travail. Les fractionnements isotopiques thermodynamiques aussi appelés fractionnements isotopiques à l'équilibre correspondent à des réactions d'échanges isotopiques à l'équilibre thermodynamique et peuvent être décrits comme une réaction d'échange dans laquelle A, B et X sont des éléments chimiques et iX et jX sont deux isotopes de l'élément chimique X :



A l'équilibre, les isotopes lourds d'un élément sont concentrés dans les substances formant les liaisons les plus fortes. Ces liaisons fortes et courtes, se retrouvent dans des contextes chimiques, entre autres, où les éléments d'intérêt sont présents sous leur forme la plus oxydée, où les liaisons sont les plus covalentes et où ils présentent des nombres de coordination les plus faibles.

Le second type de fractionnement isotopique dépendant de la masse est associé aux fractionnements isotopiques cinétiques. Ces fractionnements isotopiques sont liés à des réactions chimiques ou biochimiques unidirectionnelles et irréversibles. Les effets isotopiques cinétiques sont généralement plus importants que les effets isotopiques d'équilibre. En général, les isotopes légers sont favorisés au cours d'une réaction dominée par des fractionnements cinétiques.

3.1.3 Mesure des compositions isotopiques, notation delta (δ) et calibration

La mesure précise des abondances des isotopes d'un élément est complexe et ces abondances ne sont pas aisées à manipuler d'un point de vue conceptuel et mathématique. Pour faciliter la manipulation des mesures d'abondances, le rapport d'abondance de deux isotopes d'un élément est utilisé. Ces rapports d'abondance sont mesurés par des spectromètres de masses dont le principe est le suivant (**Figure 40**) :

- L'échantillon est introduit sous forme solide, liquide ou gazeuse par l'intermédiaire d'un « passeur d'échantillons ».
- L'échantillon est ionisé au niveau de la source.
- Les ions produits sont accélérés par l'intermédiaire d'une différence de potentiel électrique, puis sont focalisés grâce à des lentilles électro-statiques.
- Les ions sont ensuite séparés en fonction de leur masse par un champ magnétique. La séparation se fait selon le rapport $\frac{\text{masse } (m)}{\text{charge } (z)}$. Ainsi, les ions les plus lourds correspondant aux molécules avec les isotopes lourds sont moins déviés que les ions légers.
- Les ions viennent heurter des détecteurs. L'intensité mesurée est convertie en un signal électrique, traité par un ordinateur.

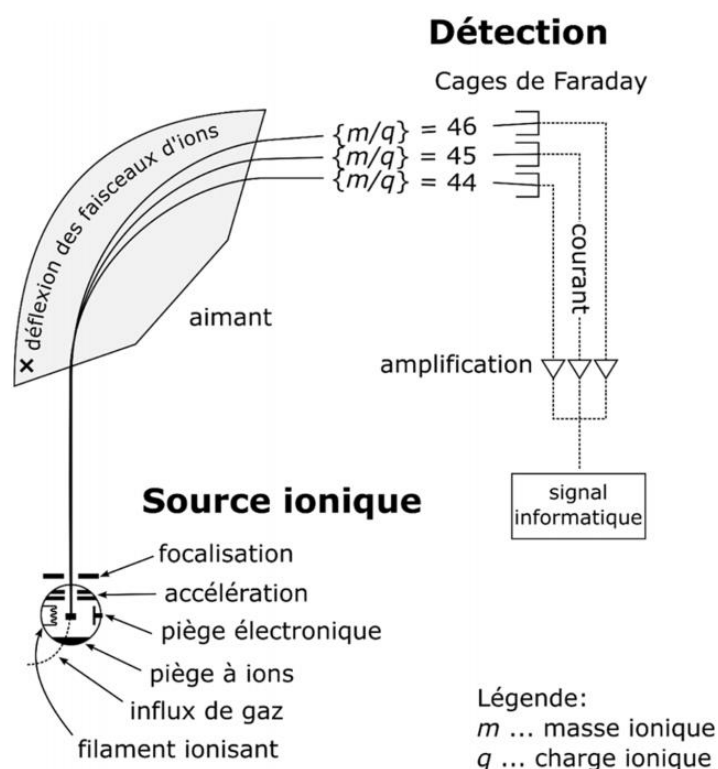


Figure 40 : Représentation schématique du fonctionnement d'un spectromètre de masse. Exemple de la mesure des rapports d'abondance pour une molécule de CO_2 .

Les mesures des variations d'abondance issues du spectromètre de masse sont très petites (de l'ordre de 10^{-3}) et donc assez difficiles à manipuler. Par convention et pour faciliter la manipulation de ces mesures, la notation delta (δ) est utilisée. La notation δ consiste à normaliser les mesures d'un échantillon au regard de standard internationaux afin d'éviter les biais analytiques (**Tableau 2**). La multiplication par 1×10^3 permet une manipulation de ces données plus aisée. La formule du δ est définie comme suit :

$$\delta^{i/j}X (\text{‰}) = \left(\frac{\left(\frac{iX}{jX} \right)_{\text{échantillon}} - \left(\frac{iX}{jX} \right)_{\text{standard}}}{\left(\frac{iX}{jX} \right)_{\text{standard}}} \right) \times 10^3$$

Au cours de ce travail, les compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone de la bioapatite de vertébrés marins actuels et fossiles ont été mesurées ainsi que la composition isotopique de l'oxygène des fluides corporels de vertébrés marins actuels. Les standards de référence internationaux utilisés sont détaillés dans le **Tableau 2**.

Tableau 2 : Nom et nature des standards de référence utilisés au cours de ce travail de thèse.

Élément chimique	Standard de référence	
	Nom	Nature
Oxygène (O)	Vienna Pee Dee Belemnite (V-PDB)	Calcite (CaCO ₃)
	Vienna Standard Mean Ocean Water (V-SMOW)	Eau (H ₂ O)

3.2 Le $\delta^{18}\text{O}$ des tissus biologiques des vertébrés marins : un proxy des paramètres océaniques

L'oxygène présent dans les tissus biologiques des vertébrés provient de leur environnement. L'oxygène est incorporé par l'organisme par la respiration, l'hydratation et l'alimentation tandis qu'il est évacué vers l'environnement par la respiration, l'évaporation cutanée, la transpiration et les déjections. Les proportions de chaque entrée et sortie sont variables et différentes selon la physiologie et l'écologie de l'organisme d'étude. Par conséquent, pour interpréter de façon correcte les valeurs mesurées de composition isotopique de l'oxygène des tissus biologiques animaux il est nécessaire de contraindre les sources, les flux et les coefficients de fractionnement isotopiques de l'oxygène présents lors des réactions physico-chimiques.

3.2.1 Le cycle de l'oxygène : de l'environnement aux tissus biologiques des vertébrés marins

L'oxygène est omniprésent dans les tissus biologiques des vertébrés. Il se retrouve dans les liquides corporels (sang, urine, lymphe), dans les tissus non-minéralisés (tissu épithélial, conjonctif, musculaire et nerveux) ainsi que dans les tissus minéralisés sous forme de bioapatite (dents, os et écailles des Chondrichthyes et Osteichthyes). La bioapatite précipitant en équilibre isotopique avec les fluides corporels de l'animal (Luz et Kolodny, 1985), ces derniers constituent le réservoir clé car ils font l'interface entre le milieu environnemental et la bioapatite préservée dans le registre fossile.

Chez les mammifères marins et les reptiles marins qui possèdent une respiration pulmonaire, l'oxygène intégré dans les fluides corporels provient du dioxygène atmosphérique, de l'eau de boisson, de l'eau libre disponible dans les aliments, de la matière sèche des aliments, et de la vapeur d'eau de l'atmosphère (Langlois *et al.*, 2003). Les pertes

d'oxygène sont principalement liées à l'évapotranspiration, aux liquides présents dans déjections ainsi qu'au CO₂ et à la vapeur d'eau exhalée (**Figure 41**). Les pertes liées à l'évapotranspiration sont négligeables chez les Cetacea et les Chelonioidea.

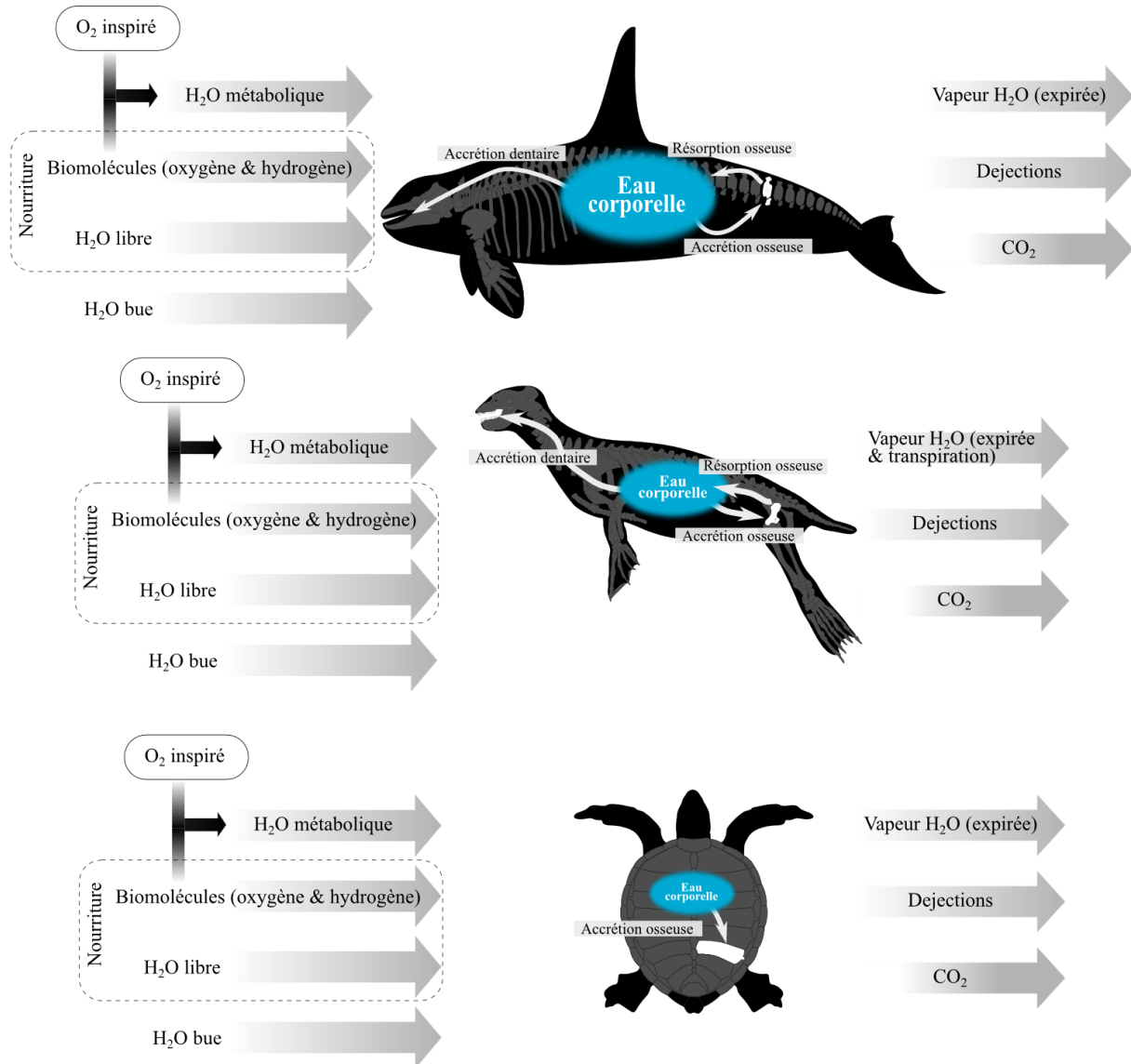


Figure 41 : Schémas illustrant les réservoirs et les flux d'oxygène chez les Cetacea (**en haut**), les Pinnipedia (**au milieu**) et les Chelonioidea (**en bas**).

3.2.2 L'oxygène de l'eau bue

Chez les vertébrés, l'eau obtenue par l'hydratation constitue généralement le flux majeur d'apport en oxygène (Bryant et Froelich, 1995 ; Kohn, 1996 ; Podlesak *et al.*, 2008). Chez les vertébrés terrestres, l'eau de boisson correspond aux eaux de surfaces disponibles (rivières, lacs, flaques) issues des précipitations. Les vertébrés marins n'ont quant à eux pas accès à ces eaux de surface, si ce n'est au niveau des environnements estuariens ou de quelques fines pellicules d'eau douce à la surface des océans parfois exploitées pour l'hydratation (Lillywhite, 1996 ; Lillywhite *et al.*, 2014, 2019). Par conséquent, les vertébrés marins disposent de différentes stratégies pour s'hydrater tout en maintenant leur équilibre osmotique (voir Rash et Lillywhite, 2019 pour une revue des connaissances à ce sujet).

Parmi les vertébrés marins, les Chelonioidea, les Chondrichthyes et les Osteichthyes boivent volontairement l'eau de mer (Bennett *et al.*, 1986 ; Reina *et al.*, 2002). L'excès de sels chez les Chelonioidea est éliminé par les glandes lacrymales (Holmes et McBean, 1964 ; Davenport, 2017) alors que chez les Chondrichthyes et les Osteichthyes, l'excès de sels est éliminé par excrétion rénale, rectale et branchiale (Smith, 1930 ; Evans et Claiborne, 2008). Les Pinnipedia et les Cetacea ne boivent pas d'eau de mer si ce n'est dans quelques rares situations telles que les périodes de jeûne (Hui, 1981 ; Ortiz, 2001 ; Rash et Lillywhite, 2019). Le maintien de l'équilibre hydrique de ces organismes repose essentiellement sur l'eau libre présente au sein de leurs proies (en g. poissons et céphalopodes), dont l'eau est issue de l'eau de mer, et de l'eau produite à partir du catabolisme (dégradation métabolique) des glucides, des protéines et des lipides (ex. : Rash et Lillywhite, 2019). L'eau de mer est donc l'eau « originelle » qui transite entre les organismes au gré de la chaîne alimentaire. Ce transfert d'eau se réalisant sans fractionnement isotopique, l'eau « bue » par les Pinnipedia et les Cetacea reflète la composition isotopique de l'eau de mer environnementale ($\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$).

Le $\delta^{18}\text{O}$ des eaux marines intermédiaires et profondes est relativement homogène et proche de la valeur du V-SMOW (Vienna Standard Mean Ocean Water, $\delta^{18}\text{O} = 0\text{‰}$) contrairement au $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des eaux de surface qui est beaucoup plus hétérogène et variable selon les océans (Figure 42 ; LeGrande et Schmidt, 2006). Cette hétérogénéité du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des eaux océaniques de surface est fonction de l'intensité des trois processus cités et développés ci-dessous :

- l'apport ou le stockage d'eau douce au niveau des calottes polaires et des glaciers,
- le bilan évaporation / pluie,
- l'apport d'eau douce par les grands fleuves des masses continentales adjacentes.

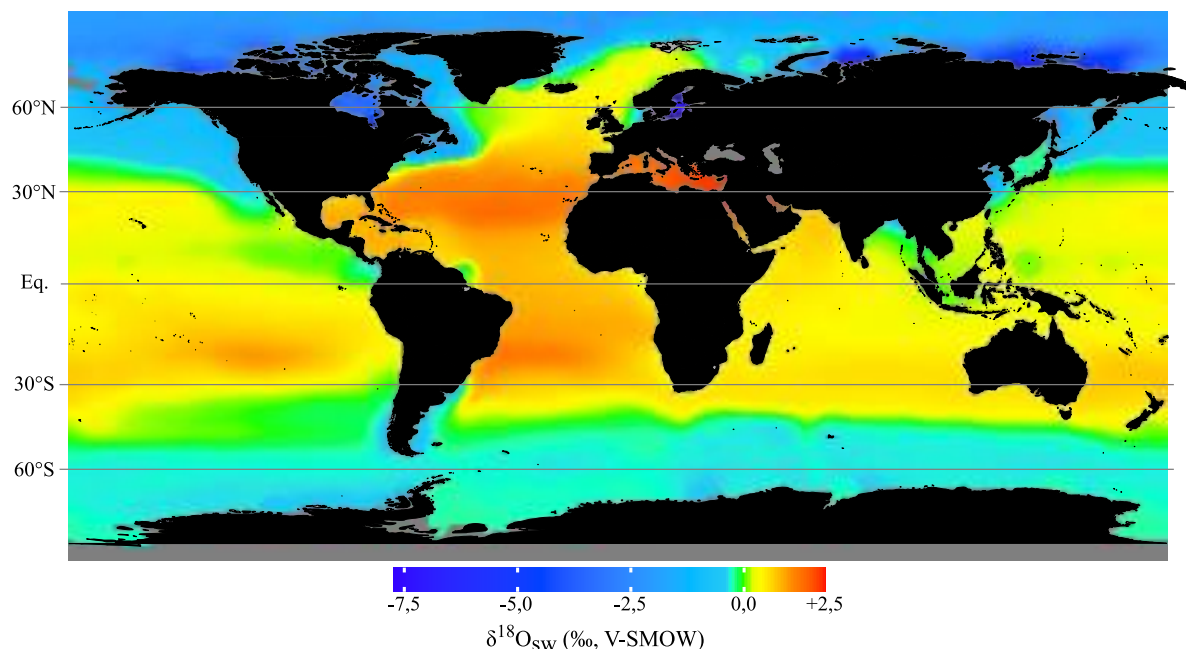
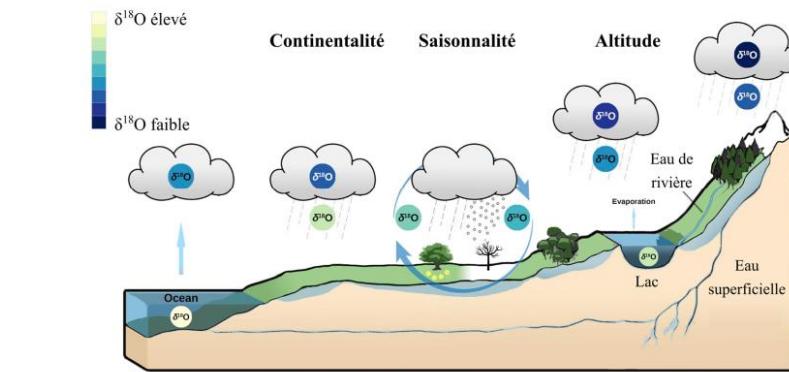


Figure 42 : Carte du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des eaux marines de surface. La composition isotopique est exprimée en pour mille (‰, V-SMOW). D'après LeGrande et Schmidt (2006).

L'étendue des calottes polaires et des glaciers exerce une influence considérable sur les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ de l'océan à l'échelle globale puisque ces masses d'eau solide stockent l'eau provenant des précipitations, très appauvrie en ^{18}O . L'eau des précipitations provient de l'évaporation des océans et des mers. Le changement de phase entre eau liquide à eau sous forme de vapeur à l'équateur se fait essentiellement hors équilibre, et de nombreux fractionnements, thermodynamiques et cinétiques interviennent (Lécuyer, 2013). Lors de ce processus d'évaporation, la phase vapeur va avoir tendance à s'enrichir en isotope léger (^{16}O) tandis que la phase liquide s'enrichit en isotope lourd (^{18}O ; **Figure 43**). Les masses d'eau vapeur, enrichies en ^{16}O , vont ensuite être déplacées par la circulation atmosphérique (Cellule de Hadley, cellule de Ferrel et cellule polaire). Au cours du déplacement des masses d'eau vapeur, celles-ci condensent. Il en résulte un appauvrissement progressif du système « eau vapeur » en ^{18}O au fur et à mesure des précipitations et donc du mouvement de la masse d'eau vapeur vers les hautes latitudes et les sommets. Ces processus de fractionnement conduisent à l'établissement de plusieurs gradients spatiaux et temporels du $\delta^{18}\text{O}$ des précipitations (**Figure 43** ; Rozanski et Gonfiantini, 1993) :

- Un gradient latitudinal : la formation de la masse d'eau vapeur se réalisant principalement au niveau de l'équateur, puis circulant vers les pôles grâce aux mouvements de masses d'air, on observe un appauvrissement progressif en ^{18}O des précipitations qui condensent en fonction de la latitude.
- Un gradient altitudinal : lorsqu'une masse d'air rencontre un relief *via* un courant ascendant, elle va suivre ce relief, s'élever, subir un refroidissement, ce qui augmente son humidité relative et favorise la condensation (effet de Foehn). Au fur et à mesure de l'ascension, la masse d'air condense, s'appauvrit en ^{18}O , et les précipitations en haut des reliefs ont des compositions isotopiques très négatives.
- Un gradient de continentalité : à l'échelle d'un continent, les masses d'air vont également s'appauvrir progressivement en ^{18}O par ce phénomène de condensation fractionnée. Il en résultera des précipitations plus enrichies sur les côtes que dans les terres.
- Un gradient de saisonnalité : une quantité de précipitations plus importante lors de la saison humide va conduire à un appauvrissement relatif des masses d'air en ^{18}O et donc, par conséquent, à des précipitations également appauvries par rapport aux saisons sèches.



$\delta^{18}\text{O}$ (‰, V-SMOW)

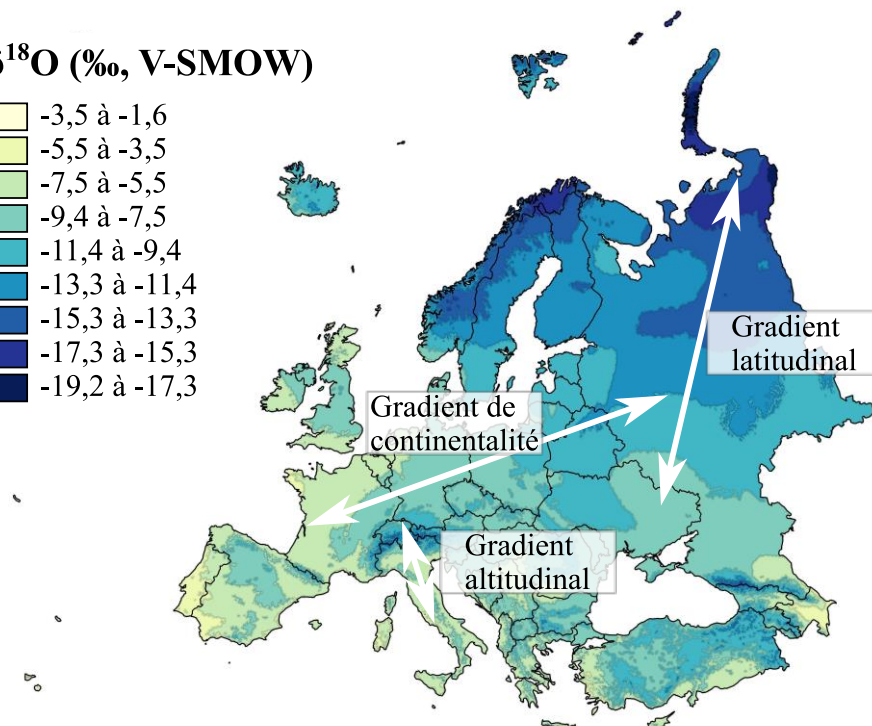
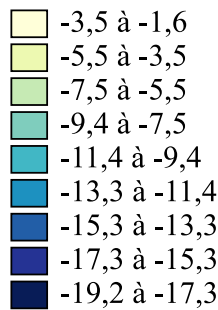


Figure 43 : En haut, illustration schématique des processus de fractionnement isotopique de l'oxygène lors de la circulation des masses d'eau vapeur. Figure extraite de Pederzani et Britton (2019). En bas, moyenne annuelle de la composition isotopique de l'oxygène des précipitations en Europe. Carte extraite du site https://wateriso.utah.edu/waterisotopes/media/IsoMaps/jpegs/o_Euro/Oma_Europe.jpg

Par conséquent, une augmentation du volume des glaces entraîne une augmentation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ global des océans, alors que la diminution du volume des glaces tend à diminuer le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des océans en libérant une quantité importante d'eau dont la composition isotopique est très négative.

L'équilibre entre l'évaporation et les précipitations affecte le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ à l'échelle régionale. Puisque l'évaporation conduit à un transfert préférentiel des isotopes légers de l'eau liquide vers

la vapeur d'eau, le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des eaux de surface de l'océan tend à augmenter ; à l'inverse, les régions soumises à de fortes précipitations appauvries en ^{18}O possèdent des valeurs plus faibles de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des eaux de surface. Ainsi, l'enrichissement isotopique en ^{18}O de l'eau de mer est généralement observé lorsque l'évaporation est supérieure aux précipitations et inversement. A titre d'exemple, le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ peut atteindre des valeurs élevées dans les mers ou les bassins fermés où l'évaporation est intense, comme en Méditerranée orientale (+3 ‰, V-SMOW ; [Pierre, 1999](#)).

Enfin, l'apport des cours d'eau et la proximité des masses continentales ont une influence non-négligeables sur le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des eaux de surface à l'échelle locale. En effet, les fleuves peuvent apporter de fortes quantités d'eau douce, appauvries en ^{18}O par rapport aux océans car issues des précipitations. La proximité à la côte est donc un paramètre important à prendre en compte puisque les eaux côtières ont généralement un $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ plus faible et plus variable que les eaux du large. Au niveau des pôles, la fonte des calottes polaires libère de l'eau très appauvrie en ^{18}O dans l'océan (cette glace se forme en fin de parcours des nuages à partir de neige dont le $\delta^{18}\text{O}$ est compris entre - 25 et - 50 ‰, V-SMOW ; [Mook et Rozanski, 2000](#)), et explique la présence de valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ si négatives au niveau de ces régions.

3.2.3 L'oxygène issu de la nourriture

Il existe trois sources d'oxygène dans l'alimentation : (1) l'oxygène présent dans l'eau dite « libre » de la nourriture, (2) l'oxygène de l'eau produite par des réactions de condensation qui utilisent l'hydrogène et l'oxygène présent dans les biomolécules de la nourriture ; et (3) l'oxygène de l'eau produite par le métabolisme au sein de laquelle le dioxygène atmosphérique inhalé est la source d'oxygène ([Whiteman et al., 2019](#)).

La première source d'oxygène est comme son nom l'indique l'eau libre, c'est-à-dire l'eau sous forme liquide, présente dans la nourriture. La quantité d'eau présente est variable selon le type de nourriture ([Kohn, 1996](#)).

L'eau produite par condensation, est formée lors du catabolisme des glucides, des lipides et des protéines de la matière sèche de la nourriture. Cette production d'eau a lieu lors de la glycolyse, de la β -oxydation, de la dégradation des acides aminés et la formation de l'isocitrate dans le cycle de Krebs. Lors de ces réactions, la source d'oxygène pour le CO_2 et l'eau formée provient des biomolécules métabolisées (c'est-à-dire de l'oxygène présent dans la matière sèche des aliments ; [Whiteman et al., 2019](#)). La quantité d'eau formée par l'intermédiaire de ce

processus peut être calculée à partir du type de substrat métabolisé. Ainsi, 1 g de glucide, 1 g de protéine et 1 g de lipide produisent respectivement 0,40, 0,70 g et 1,07 g d'eau (Brody et Lardy, 1946 ; Withers, 1992 ; McNab, 2002 ; Withers *et al.*, 2016). Une méthode menée par Chesson *et al.* (2011) a démontré que la valeur du $\delta^{18}\text{O}$ de l'oxygène de la matière « sèche » (biomolécules) provenant de plusieurs types de viandes (bœuf, poulet, porc, poissons d'eau douce et marins, bivalves et crustacés ; n = 433) était comprise entre +12,3 et +20,4 ‰, V-SMOW.

Enfin, la dernière voie de production d'eau métabolique a lieu lors des réactions chimiques qui ont lieu au sein de la chaîne respiratoire (= la chaîne de transport d'électrons réalisant l'oxydation des coenzymes réduites issues de la dégradation des composés organiques (Nicotinamide adénine dinucléotide réduit ; NADH) produits dans les mitochondries par le cycle de Krebs et par la β -oxydation des acides gras). L'oxygène de cette eau provient du dioxygène atmosphérique (O_2) dont le $\delta^{18}\text{O} = +23,5 \pm 0,3$ ‰ (Dole *et al.*, 1954 ; Kroopnick et Craig, 1972 ; Landais *et al.*, 2007). Cette valeur constante au travers du globe est le bilan respiration/photosynthèse de la biosphère (Lane et Dole, 1956 ; Guy *et al.*, 1989, 1993). Néanmoins, la valeur de $\delta^{18}\text{O}$ de l'oxygène de l'eau formée est inférieure à celle du dioxygène atmosphérique en raison de l'incorporation préférentiel des isotopes légers au cours de la réaction (Epstein et Zeiri, 1988). En raison de l'adaptation morphologique et physiologique à leur environnement, les mammifères marins (Pinnipedia et Cetacea) ont un taux d'incorporation de l'oxygène élevé ($X = 0,9$; Walker, 2007 ; Wartzok, 2009). Selon la relation entre le taux d'incorporation et la composition isotopique de l'oxygène du dioxygène atmosphérique d'Epstein et Zeiri (1988), la valeur du $\delta^{18}\text{O}$ de l'oxygène de l'eau métabolique est estimée à $22,8 \pm 0,1$ ‰, V-SMOW.

Dans la littérature, les deux mécanismes de production d'eau liés au métabolisme de l'organisme (eau issue de la condensation et celle issue de la chaîne respiratoire), sont généralement regroupés sous le terme général d'eau métabolique, bien que le processus de formation et l'origine de l'oxygène soient différents (Kohn, 1996 ; Whiteman *et al.*, 2019 ; Sabat *et al.*, 2021). Dans ce manuscrit, nous les séparerons et nous les appellerons respectivement : eau de condensation et eau métabolique. Plusieurs études ont par ailleurs démontré que la proportion d'eau, issue de ces deux mécanismes, pouvait représenter entre 7 et 56 % du réservoir d'eau corporelle chez différentes espèces de mammifères (Longinelli et Peretti, 1983 ; Luz et Kolodny, 1985, 1989 ; Luz *et al.*, 1990 ; Bryant et Froelich, 1995). Il est donc nécessaire de les considérer lorsque l'on s'intéresse à l'équilibre hydrique d'un organisme puisque ces deux composantes ont une influence prépondérante sur la composition isotopique

de l'oxygène de l'eau corporelle à partir de laquelle minéralise la bioapatite le minéral formant les os et les dents (Li *et al.*, 2016).

3.2.4 L'eau transcutanée et la vapeur d'eau inhalée

Il existe d'autres sources d'oxygène chez les vertébrés à respiration pulmonaire parmi lesquelles figurent l'eau transcutanée et la vapeur d'eau inhalée. Hui *et al.* (1981) estimaient que le flux d'eau entrant à travers la peau était le flux majeur d'apport d'eau chez le dauphin commun à bec court (*Delphinus delphis*) tandis que Andersen et Nielsen (1983) suggéraient que ce transfert d'eau transcutanée n'avait lieu que dans des environnements hypoosmotiques pour les Cetacea. La composition isotopique de l'oxygène de l'eau transcutanée est alors égale à la valeur du $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau environnante où vit l'animal. Cependant, il semblerait que l'apport d'oxygène par l'intermédiaire de cette source soit minime au regard du réservoir d'eau corporelle. En effet, plusieurs études ont démontré que le flux d'eau à travers la peau était très faible, si ce n'est inexistant, chez les Cetacea et les Chelonioida (Telfer *et al.*, 1970 ; Magee, 1995 ; Jones *et al.*, 2009 ; Feng *et al.*, 2022).

En ce qui concerne la vapeur d'eau inhalée, il y a également des interrogations quant à sa contribution au réservoir d'eau corporelle des vertébrés marins à respiration aérienne. Pour certains, ce flux est présent (Kohn, 1996 ; Langlois *et al.*, 2003 ; Green *et al.*, 2018 ; Feng *et al.*, 2022), alors que pour d'autres, il n'y a aucun transfert d'eau au niveau de la membrane pulmonaire (Simonnet, 1955). Uemura *et al.* (2010) ont publié des valeurs de compositions isotopiques de l'oxygène de la vapeur d'eau atmosphérique au niveau de l'eau de mer pour le sud de l'océan Indien et l'océan Austral. Ces valeurs sont comprises entre -24 et -12 ‰, V-SMOW.

3.2.5 L'oxygène perdu en direction de l'environnement

Les pertes d'oxygène des organismes marins se résument aux pertes liées aux déjections et aux gaz respiratoires expirés (CO_2 et H_2O). La perte d'oxygène par les fluides corporels contenus dans les déjections se réalise sans fractionnement isotopique (Schoeller *et al.*, 1986 ; Wong *et al.*, 1988 ; Bryant et Froelich, 1995 ; Langlois *et al.*, 2003). En revanche, les pertes d'oxygène associées au dioxyde de carbone et à la vapeur d'eau expirée sont accompagnées de fractionnements isotopiques dont les valeurs des coefficients sont dépendantes de la température. A titre d'exemple, ces coefficients sont respectivement égaux à α_{CO_2} -

eau corporelle = $1,0396 \pm 0,0001$ (Brenninkmeijer *et al.*, 1983) et $\alpha_{\text{vapeur-eau corporelle}} = 0,9916 \pm 0,002$ (Horita et Wesolowski, 1994 ; Pack *et al.*, 2013) à une température de 36 °C, correspondant à la température corporelle moyenne des Cetacea (Morrison, 1962 ; Hampton *et al.*, 1971 ; Yeates et Houser, 2008). En ce qui concerne les pertes liées à l'évapotranspiration, il apparaît tout à fait raisonnable de considérer que celles-ci soient minimales, si ce n'est inexistantes, pour les vertébrés marins, excepté pour les organismes semi-aquatiques tels que les Pinnipedia (Magee, 1995 ; Jones *et al.*, 2009).

La contribution relative de chacun de ces flux d'oxygène chez trois espèces de vertébrés marins (*Orcinus orca*, *Tursiops truncatus* et *Caretta caretta*) a été étudiée et est discutée en détail dans le **Chapitre V**.

3.3 Enregistrement du signal isotopique de l'oxygène dans les fluides corporels

L'eau représente entre 60 et 75 % de la masse totale d'un organisme bien que sa proportion puisse varier selon son âge et sa teneur en graisse (Dunson et Moll, 1980 ; Hui, 1981 ; Andersen et Nielsen, 1983 ; Stone *et al.*, 2010). L'eau se retrouve de façon hétérogène au sein des tissus. Par exemple, elle est très peu présente dans les tissus minéralisés et majoritaire au sein des fluides biologiques. Il existe 3 principaux types de fluides biologiques : les fluides biologiques intravasculaires correspondant principalement au sang, les fluides biologiques interstitiels et les fluides biologiques intracellulaires. L'eau corporelle comprend toute l'eau présente dans le corps, soit l'eau intravasculaire, l'eau intercellulaire, l'eau du plasma sanguin et de l'urine (Schoeller et Van Santen, 1982 ; Pivarnik *et al.*, 1984). L'eau corporelle d'un organisme n'est pas stockée de façon indéfinie au sein du corps et est continuellement renouvelée grâce aux apports et aux pertes d'eau. Le renouvellement de l'eau corporelle est plus ou moins rapide selon les espèces, leur activité métabolique et leur écologie (Ortiz *et al.*, 1978 ; Hui, 1981 ; Leiper *et al.*, 1996). Le temps de résidence des fluides corporels étant relativement court, de l'ordre de quelques jours, l'enregistrement isotopique reflètera un intervalle de temps correspondant à cette période (Tieszen *et al.*, 1983 ; Ogden *et al.*, 2004 ; Browning *et al.*, 2014 ; Teixeira *et al.*, 2022).

3.4 Enregistrement du signal isotopique de l'oxygène dans les tissus minéralisés

Les tissus minéralisés des vertébrés (os, dents) sont constitués d'une composante inorganique et d'une composante organique. La composante inorganique, aussi appelée composante minérale, constitue entre 45 et 96 % de la masse totale de l'élément considéré et varie fortement d'un tissu minéralisé à un autre (Rogers et Zioupos, 1999 ; Zioupos *et al.*, 2000 ; Pasteris *et al.*, 2008). Elle est composée d'hydroxyapatite, de formule chimique simplifiée $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$, caractérisée par une forte stabilité dans les conditions physiologiques (Lu et Leng, 2005). Des substitutions ioniques peuvent avoir lieu au sein de la maille cristalline. Les principales substitutions interviennent au niveau des ions calcium qui peuvent être remplacés par des ions sodium, magnésium ou encore strontium. Toutefois, la substitution la plus importante en termes de proportion est celle du groupement phosphate (PO_4^{3-}) par le groupement carbonate (CO_3^{2-}) (Landi *et al.*, 2003 ; Cacciotti, 2016). La composante organique est quant à elle un assemblage de collagène, de cellules et d'eau qui assure la biosynthèse et le remodelage de la composante minérale (Simkiss et Wilbur, 2012). Dans cette thèse, les tissus minéralisés constituent une part importante du matériel analysé. Pour cette raison, les mécanismes de formation et de croissance de ces tissus (dents et os) sont brièvement présentés dans la section ci-dessous.

3.4.1 L'os : formation, croissance et remodelage

L'os est organisé en plusieurs niveaux hiérarchiques (Weiner et Wagner, 1998 ; Glimcher, 2006 ; Reznikov *et al.*, 2014). L'organisation est variable selon l'élément squelettique considéré, ainsi nous prendrons comme exemple un os long pour illustrer les processus de formation, de croissance et de remodelage (Weiner et Wagner, 1998 ; Von Euw, 2014). A l'échelle du tissu osseux, deux grands types d'os se distinguent : l'os cortical et l'os spongieux aussi qualifié d'os trabéculaire (**Figure 44**). L'os cortical, aussi appelé os compact, est très dense et composé de fibres concentriques formant des ostéons, tandis que l'os trabéculaire, ou os spongieux, est peu dense et poreux.

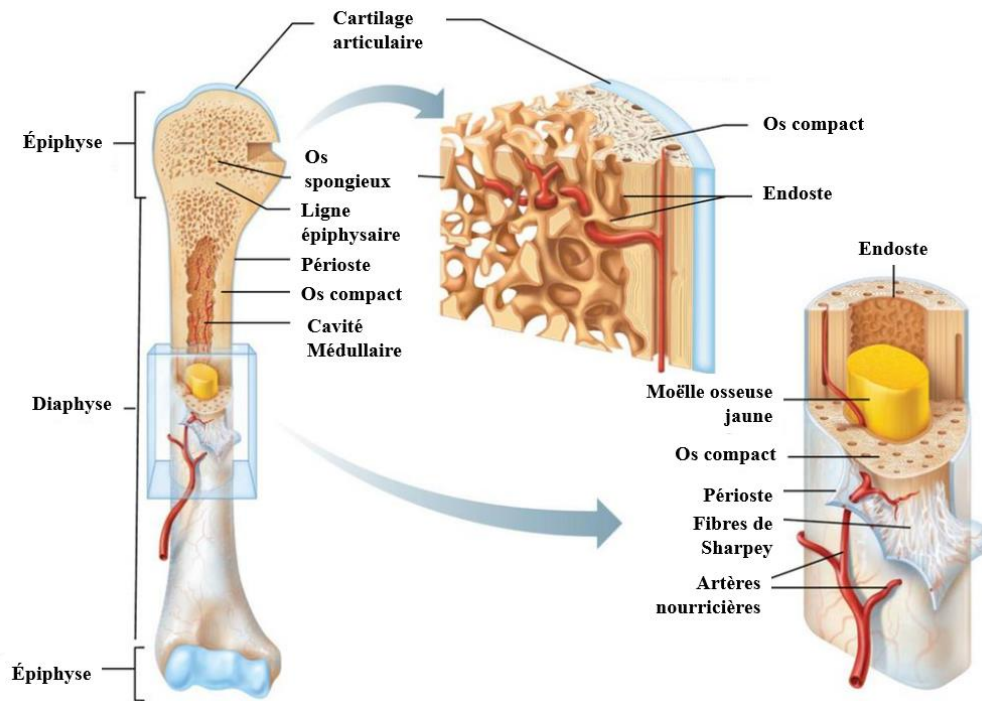


Figure 44 : Représentation schématique de la structure interne d'un os long.

L'ossification est un processus continu qui dure toute la vie de l'organisme et qui peut être décomposé en trois étapes : l'ossification primaire correspondant à la formation d'un nouveau tissu osseux qui a lieu lors du développement de l'embryon ; l'ossification secondaire qui consiste à la mise en place d'un tissu osseux mature à partir d'un tissu osseux primaire, et enfin l'ossification tertiaire correspondant au remodelage osseux.

3.4.1.1 La formation de l'os : l'ossification primaire

L'ossification primaire est divisée en deux grands processus : l'ossification membranaire qui concerne principalement les os du crâne, du sphénoïde ainsi que de la mandibule, et l'ossification endochondrale. L'ossification endochondrale correspond à la minéralisation de tissu osseux à partir de cartilage hyalin (**Figure 45** ; Long et Ornitz, 2013 ; Gasser et Kneissel, 2017 ; de Buffrénil et Quilhac, 2021). L'ossification débute au niveau de la diaphyse de l'os puis se propage ensuite vers les épiphyses. Lors de l'initiation de l'ossification, les cellules mésenchymateuses se regroupent et se différencient en chondrocytes, les cellules responsables de la formation du cartilage. Par la suite, les chondrocytes s'hypertrophient entraînant la formation d'une matrice calcifiée. Les vaisseaux sanguins pénètrent dans le cartilage, et initient la formation d'un centre d'ossification primaire, où des ostéoblastes, les

cellules spécialisées dans la synthèse d'os, minéralisent le tissu osseux qui remplace le cartilage diaphysaire. Le cartilage continue de croître aux extrémités de l'os en formation (futures épiphyses) par division des chondrocytes, ce qui augmente la taille de l'os. Les vaisseaux sanguins pénètrent les épiphyses et induisent la formation de centres d'ossification secondaires. Le mécanisme s'étend ensuite à l'ensemble de l'os.

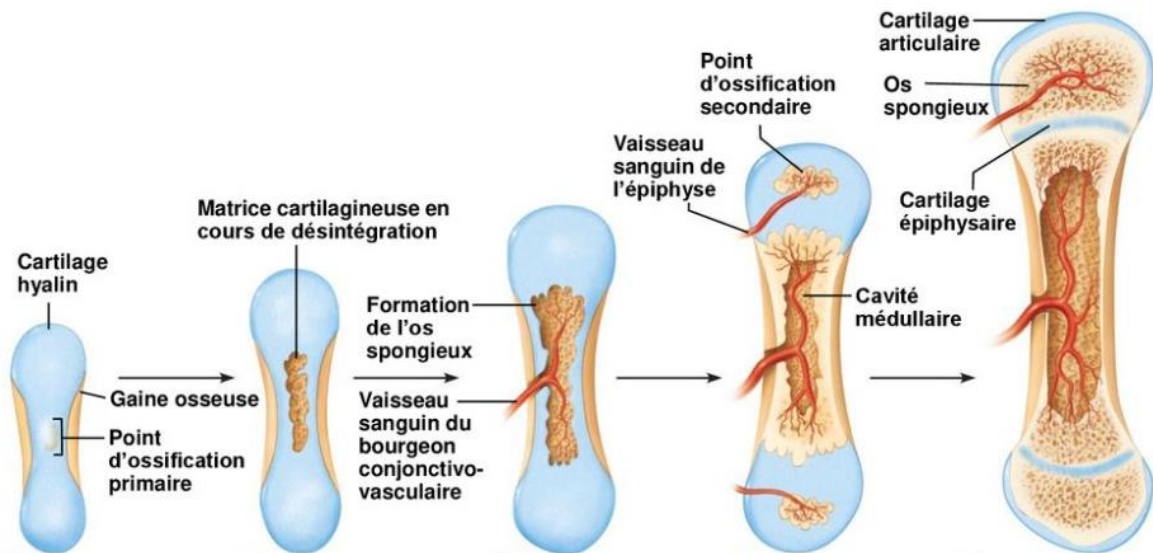


Figure 45 : Dynamique du processus d'ossification endochondrale. Figure modifiée d'après Gasser et Kneissel (2017).

3.4.1.2 La croissance de l'os : l'ossification secondaire

L'ossification secondaire correspond au remplacement de l'os fibro-lamellaire par de l'os lamellaire, compact et organisé permettant à l'os de répondre aux contraintes biomécaniques auxquelles il est soumis (Carter *et al.*, 1998). La destruction de la matrice osseuse primaire est effectuée par les ostéoclastes et conduit à la formation de lacunes qui vont héberger la minéralisation du nouveau tissu osseux formé par les ostéoblastes. Au niveau diaphysaire, la minéralisation se fait de façon concentrique, formant des ostéons ou systèmes de Havers (Tomes et de Morgan, 1853 ; Amprino, 1948). Répétée, elle conduit à la formation d'os cortical. À ce stade, l'os est considéré comme mature.

3.4.1.3 Le remodelage osseux : l'ossification tertiaire

L'ossification tertiaire est un phénomène complexe, qui comprend les mécanismes d'adaptation du squelette aux contraintes mécaniques auxquelles l'organisme fait face au cours de son existence. L'ossification tertiaire, aussi appelée remodelage osseux, peut être décomposée en 5 grandes étapes (**Figure 46** ; Vigier, 2008 ; Allen et Burr, 2014 ; de Buffrénil et Quilhac, 2021). Tout d'abord, le long des surfaces osseuses, les précurseurs des ostéoclastes se différencient en ostéoclastes. Durant cette phase d'activation (A), les cellules présentes à la surface de l'os se rétractent, laissant accessible la surface de l'os aux ostéoclastes qui se fixent sur la paroi de l'os. Une fois fixés, les ostéoclastes détruisent l'os pré-formé et forment des lacunes de Howship : il s'agit de la phase d'ostéorésorption (B). Les ostéoclastes meurent par apoptose et sont remplacés par des cellules mononucléées, notamment des macrophages, qui nettoient les débris restants : c'est la phase d'inversion (C). Ensuite, lors de la phase de reconstruction (D) les cellules pré-ostéoblastiques se différencient en ostéoblastes. Ces cellules forment le nouveau tissu osseux au niveau des lacunes. Certains ostéoblastes sont enfouis dans la matrice et se différencient en ostéocytes. Enfin, les cellules bordantes rentrent de nouveau en quiescence (E).

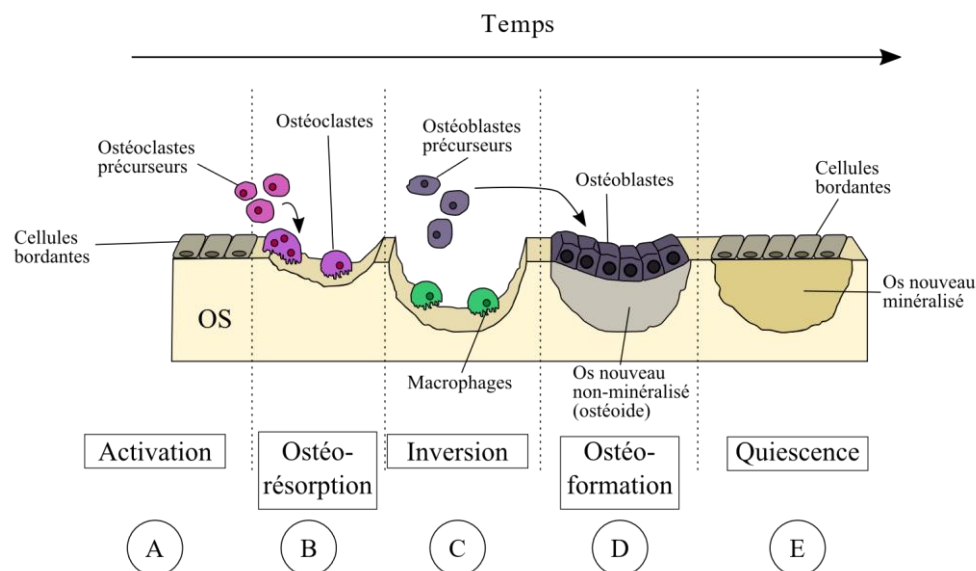


Figure 46 : Illustration schématique des différentes étapes du remodelage osseux. Figure modifiée d'après Vigier (2008).

3.4.2 Les dents

3.4.2.1 Composition, formation et croissance

D'un point de vue organisationnel, la dent consiste en un amas de dentine recouverte par l'émail au niveau de la couronne et du cément au niveau de la racine (**Figure 47**). Le tissu dentaire est considéré comme un tissu « hyper-minéralisé ». Il constitue de ce fait le matériel idéal pour les études en géochimie inorganique en paléontologie puisqu'il est très résistant aux processus diagénétiques et de dégradation (ex. : [Hollund et al., 2015](#)). D'un point de vue macroscopique, la dent est composée de deux parties, une première visible appelée couronne et une seconde, invisible, implantée dans les os de la mâchoire (os alvéolaire, [Saffar et al., 1997](#)) appelée racine (**Figure 47B**). Trois tissus de nature différente composent la dent :

- L'émail dentaire, composé à plus de 96 % en masse de bioapatite, moins de 1 % en masse de matrice organique, et environ 3 % en masse d'eau (**Figure 47A** ; [Pasteris et al., 2008](#)), qui peut également se retrouver sous forme adsorbée ou intégrée au sein de la matrice cristalline de la bioapatite ([Deakins et Volker, 1941](#) ; [Bartlett, 2013](#)).
- La dentine, composée de 70 % en masse de bioapatite, 20 % en masse de matériel organique (principalement du collagène) et 10 % en masse d'eau. Ce tissu est par conséquent moins minéralisé que l'émail dentaire ([Goldberg et al., 2011](#)).
- Le cément, composé à 45-50 % en masse de bioapatite et environ 50-55 % en masse de matrice organique (principalement du collagène) et d'eau ([Chen et Liu, 2014](#)).

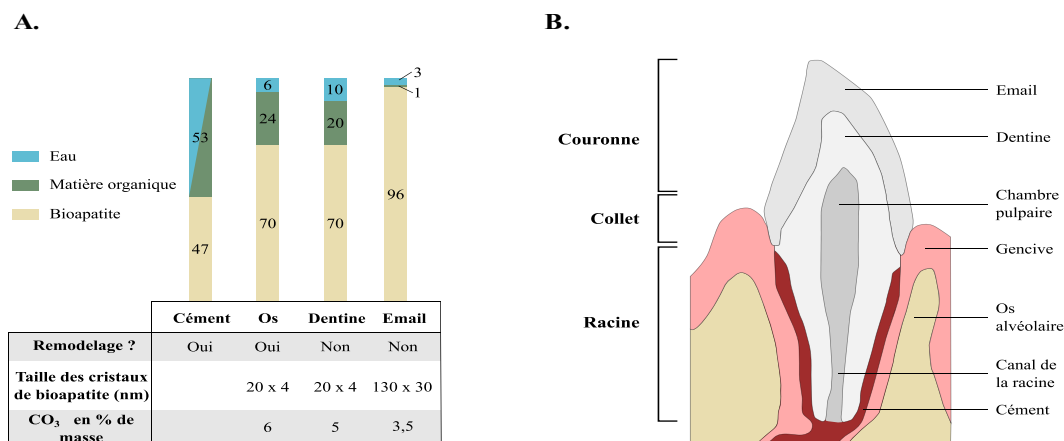


Figure 47 : **A.** Proportion des principaux composants de l'os, le cément, la dentine et l'émail. Figure modifiée d'après [Pasteris et al. \(2008\)](#). **B.** Schéma représentant l'organisation globale d'une dent thécodonte.

Le processus de développement de la dent est appelé odontogénèse. Ce processus continu, aboutissant à l'éruption de la dent dans la cavité buccale, est divisé en quatre étapes : l'initiation, le bourgeonnement, le couronnement et l'étape de la « cloche dentaire » (Giacaman *et al.*, 2016). Le développement de la dent se fait à partir de l'épithélium et de l'ectomésenchyme séparés par la lame basale. Ensuite, les cellules mésenchymateuses se différencient en odontoblastes alors que les cellules épithéliales se différencient en améloblastes et les cellules du follicule dentaire (tissu conjonctif entourant la dent) se différencient en cémentoblastes. L'émail est ensuite formé par les améloblastes, la dentine par les odontoblastes et le cément par les cémentoblastes (Goldberg *et al.*, 2011). Une fois minéralisés, la dentine et l'émail deviennent des tissus inertes non-remodelés (Tarasevich *et al.*, 2007).

3.4.2.2 Remplacement dentaire chez les vertébrés marins

Le renouvellement de la dentition chez les vertébrés marins est différent selon les taxons. Les Chondrichthyes, les Osteichthyes et les reptiles au sens large ont la capacité de renouveler leur dentition de multiples fois au cours de leur vie (Kaye, 1968 ; Reif, 1978 ; Fraser *et al.*, 2006, 2013). Ils sont qualifiés de polyphyodontes. Le renouvellement se fait plus ou moins rapidement selon l'espèce, l'âge et le régime alimentaire (Luer *et al.*, 1990). A titre d'exemple, le remplacement de la dent chez le Tilapia à cinq bandes (*Tilapia mariae* BOULENGER, 1899) se fait entre 30 et 100 jours (Tuisku et Hildebrand, 1994). Chez les reptiles, l'attention a principalement été portée sur les crocodylomorphes. Le comptage des lignes de croissance journalières de Von Ebner, situées dans la dentine, permet de faire une estimation du taux de renouvellement d'une dent qui demeure aux alentours de 111 jours chez *Caiman crocodilus* LINNÆUS, 1758 (Kaye, 1968) et entre 83 jours et 122 jours chez les juvéniles d'*Alligator mississippiensis* (Erickson, 1996). Les Pinnipedia et les Cetacea possèdent une capacité de renouvellement dentaire réduite par rapport aux exemples énoncés précédemment (Jernvall et Thesleff, 2012 ; Bertin *et al.*, 2018). Chez les Pinnipedia, il y a deux générations de dents, ils sont diphyodontes. La première génération de dents, les dents de lait, tombent au cours de la période *in utero* ou peu après la naissance. La dentition permanente est fonctionnelle à la fin de la courte période d'allaitement, lorsque les petits ont 4 à 6 semaines (Meyer et Matzke, 2004 ; Kahle *et al.*, 2018). Chez les Odontoceti, les Cetacea munis de dents, il n'y a pas de renouvellement dentaire (Hohn *et al.*, 1989 ; Hohn, 2009 ; Dellabianca *et al.*, 2011 ; Teixeira *et al.*, 2022). Ce sont des organismes monophyodontes. L'émail est principalement minéralisé lors

des phases *in utero* et juvéniles de l'animal puis la dentine, qui compose la majeure partie de la dent, est déposée au sein de la cavité pulpaire chaque année par l'accrétion de couches successives (quelques μm de dentine chaque année ; Perrin et Myrick, 1980 ; Hohn *et al.*, 1989 ; Hohn, 2009)

Les restes minéralisés de par leur composition et leur structure sont préservés au sein des gisements fossiles. Ils constituent un matériel de choix pour les paléontologues puisqu'au cours de leur minéralisation ils enregistrent la signature chimique de l'environnement dans lequel les organismes ont évolué mais également des indices concernant leur température corporelle. La minéralisation de la bioapatite osseuse et dentaire à partir de l'eau corporelle implique un fractionnement isotopique phosphate-eau dépendant de la température à laquelle la minéralisation de la bioapatite a lieu ce qui permet de faire des estimations de températures à partir de la composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate de la bioapatite (Longinelli et Nuti, 1973 ; Luz *et al.*, 1984 ; Kohn, 1996 ; Lécuyer *et al.*, 2013). Le coefficient de fractionnement isotopique de l'oxygène lors de la synthèse de l'os est d'après Lécuyer *et al.* (2013) égal à :

$$\alpha_{\text{phosphate-eau corporelle}} = 1 + \left(\frac{117,4 - T_{\text{corporelle}}}{4,5} \right) \times 10^{-3}$$

où $T_{\text{corporelle}}$ est la température corporelle en degré celsius ($^{\circ}\text{C}$).

En revanche, les processus de dégradation de l'os induits par le remodelage osseux ne produisent aucun fractionnement isotopique de l'oxygène car le tissu est dégradé de façon quantitative.

3.5 Le $\delta^{18}\text{O}$ de la bioapatite : un indicateur de la température corporelle des vertébrés

La composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate présent dans la bioapatite de l'émail dentaire et de l'os ($\delta^{18}\text{O}_p$) peut être utilisée pour étudier la thermophysologie des vertébrés. L'oxygène présent dans la maille cristalline de l'hydroxyapatite formant la composante minérale de l'os provient des fluides corporels dont la composition isotopique de l'oxygène est contrôlée par les flux d'oxygène entrants et sortants. La résultante de ces flux est affectée par des fractionnements isotopiques liés à l'écologie, la physiologie et la température corporelle de l'animal (Kohn, 1996 ; Langlois *et al.*, 2003). Ainsi, la valeur de $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite dépend donc de la composition isotopique de l'eau corporelle de l'animal ($\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$) et de la température de minéralisation des éléments squelettiques, soit, la température corporelle de l'animal (Longinelli et Nuti, 1973 ; Luz *et al.*, 1984 ; Kohn, 1996). Le fractionnement phosphate-eau dépendant de la température a été décrit par la relation établie par Longinelli et Nuti (1973), récemment mise à jour par Lécuyer *et al.* (2013) :

$$T(^{\circ}\text{C}) = 117,4 (\pm 9,5) - 4,50 (\pm 0,43) \times (\delta^{18}\text{O}_p - \delta^{18}\text{O}_w)$$

où $\delta^{18}\text{O}_w$ est la composition isotopique de l'eau à partir de laquelle le phosphate a précipité.

Cette relation est généralement utilisée pour reconstruire la température d'une masse d'eau à partir des coquilles d'invertébrés et des éléments squelettiques phosphatés d'organismes ectothermes poïkilothermes dont la composition isotopique de l'oxygène de leur eau corporelle ($\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$) est égale à celle des océans ($\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$) (Picard *et al.*, 1998 ; Pucéat *et al.*, 2003 ; Dera *et al.*, 2009). Cependant, chez certains organismes, la composition isotopique de l'oxygène de l'eau corporelle ($\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$) est enrichie par rapport à l'eau bue (Longinelli, 1984a ; Barrick *et al.*, 1999 ; Amiot *et al.*, 2007 ; Abeni *et al.*, 2015 ; Angst *et al.*, 2015 ; Lazzarini *et al.*, 2016). Ainsi, l'équation générique peut être adaptée et prend la forme suivante :

$$T(^{\circ}\text{C}) = 117,4 (\pm 9,5) - 4,50 (\pm 0,43) \times (\delta^{18}\text{O}_p - \delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}})$$

$$T(^{\circ}\text{C}) = 117,4 (\pm 9,5) - 4,50 (\pm 0,43) \times (\delta^{18}\text{O}_p - (\delta^{18}\text{O}_w + \varepsilon))$$

où $\delta^{18}\text{O}_p$ est la composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate de la bioapatite, $\delta^{18}\text{O}_w$ est la composition isotopique de l'oxygène de l'eau buée et ε l'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle par rapport à l'eau buée spécifique à l'organisme.

Cet enrichissement en isotopes lourds (^{18}O) de l'eau corporelle vis-à-vis de l'eau buée est dû à plusieurs paramètres. Une fois ingérée par l'animal, l'oxygène va subir un fractionnement lié au métabolisme de l'animal, principalement selon sa température corporelle et ses pertes en oxygène *via* l'évapotranspiration (Bryant et Froelich, 1995 ; Kohn 1996 ; Langlois *et al.*, 2003). Ce fractionnement, qui enrichit en isotopes lourds l'eau corporelle résiduelle, va donc être plus intense pour les espèces qui renouvellent peu leur eau corporelle en buvant (Cerling *et al.*, 2008) ainsi que pour les espèces pour lesquelles l'évapotranspiration est un flux important (Figure 48 ; Amiot *et al.*, 2010a).

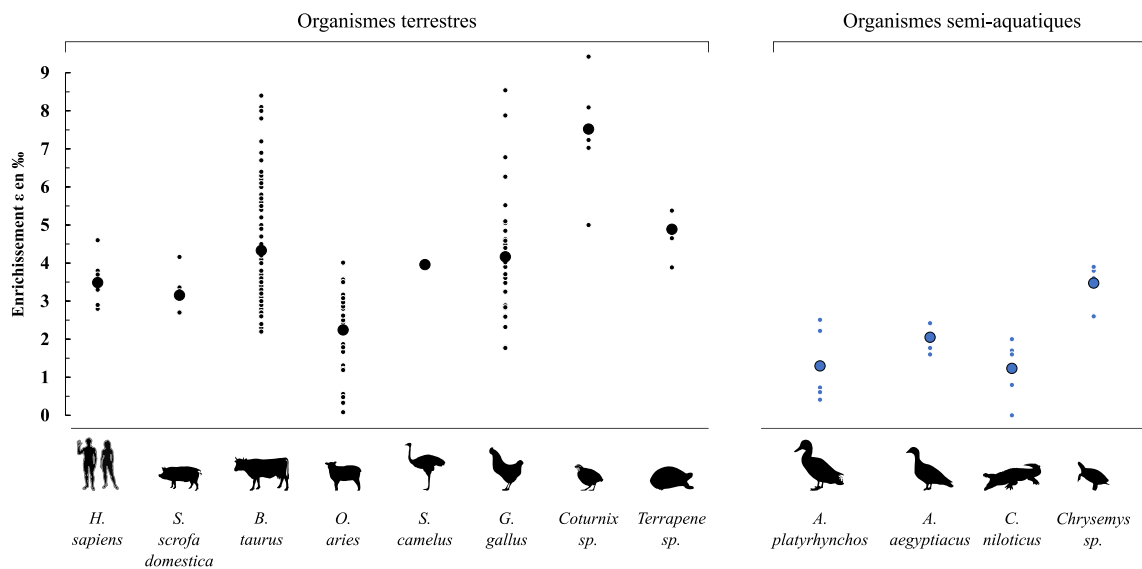


Figure 48 : Enrichissement en ^{18}O , exprimé en pour mille (‰), de l'eau corporelle de plusieurs espèces de vertébrés terrestres et semi-aquatiques par rapport à l'eau buée. Les données utilisées sont extraites des études de Longinelli (1984a), Barrick *et al.* (1999), Amiot *et al.* (2007), Wolf (2013), Abeni *et al.* (2015), Angst *et al.* (2015), Lazzarini *et al.* (2016) et Green *et al.* (2018). Chaque petit point correspond à une donnée alors que les points de grandes tailles représentent la moyenne.

Ainsi, il est observé qu'un organisme terrestre possède un enrichissement en ^{18}O de son eau corporelle supérieur à celui d'un organisme semi-aquatique (Figure 48), lui-même supérieur à celui d'un organisme entièrement aquatique. Ceci explique notamment pourquoi les

Chondrichthyes et les Osteichthyes, qui ont un renouvellement de leur eau corporelle important, ne présentent aucun enrichissement de leur eau corporelle (Picard *et al.*, 1998 ; Pucéat *et al.*, 2003 ; Dera *et al.*, 2009). De plus, la contribution plus ou moins importante d'eau métabolique est également responsable de cet enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle par rapport à l'eau bue (Whiteman *et al.*, 2019).

L'approche isotopique apparaît comme une méthode prometteuse pour déterminer les stratégies thermorégulatrices ainsi que pour caractériser les hétérothermies régionales chez les vertébrés disparus compte tenu du fractionnement phosphate – eau dépendant de la température. Néanmoins, une des limites concernant l'application de cette méthode est que pour effectuer des estimations de températures corporelles quantitatives et non relatives, il est nécessaire de connaître l'enrichissement de l'eau corporelle et donc d'avoir une bonne connaissance du cycle de l'oxygène chez l'organisme d'étude. La connaissance de ce paramètre nécessite donc de connaître à la fois la valeur de la composition isotopique de l'oxygène de l'eau corporelle et de l'eau bue par l'animal, qu'il est impossible à obtenir pour les organismes disparus.

3.6 Matériel échantillonné, préparation et analyses isotopiques

Dans le cadre de ce travail, plusieurs types d'échantillons ont été prélevés et analysés : des fluides corporels (plasma sanguin et urine), des tissus musculaires d'Osteichthyes et des os de vertébrés marins actuels et fossiles.

Les deux premiers corpus d'échantillons sont respectivement composés d'échantillons fluides (plasma sanguin et urine de vertébrés marins élevés en conditions contrôlées et d'eau de bassin) et de tissus mous d'Osteichthyes composant le régime alimentaire des vertébrés marins étudiés (*O. orca* et *T. truncatus*). Ce corpus d'échantillons a pour objectif de contraindre le cycle de l'oxygène chez les organismes marins et d'en savoir davantage sur l'enrichissement en ^{18}O de leur eau corporelle par rapport à l'eau dans laquelle ils vivent. Les reptiles marins du Mésozoïque étudiés (Ichthyosauria, Plesiosauria et Metriorhynchidae) n'ayant aucun représentant dans la nature actuelle, nous avons choisis d'utiliser des analogues écologiques (aquatiques à respiration pulmonaire) appartenant à deux groupes de vertébrés : les Cetacea et les Chelonioidea. Ces deux groupes de vertébrés marins ne sont pas des équivalents parfaits, mais ils permettent de part leur taux métabolique élevé pour les Cetacea, et leurs adaptations à la vie marine, glandes à sels chez les Chelonioidea, d'établir un cadre contraint dans lequel des

hypothèses pourront être émises pour les Ichthyosauria, les Plesiosauria et les Metriorhynchidae (voir la **section 5.2** pour plus de détails).

Le troisième set d'échantillons est composé d'éléments squelettiques de vertébrés marins actuels et fossiles. Ce set a servi de support pour caractériser les hétérothermies régionales chez les vertébrés marins actuels dans un premier temps afin de tester l'efficacité de la méthode, avant qu'elle ne soit appliquée aux spécimens fossiles. La composition isotopique de l'oxygène et du carbone du groupement carbonate de la bioapatite des reptiles marins fossiles (Ichthyosauria, Plesiosauria, Metriorhynchidae) a également été mesurée afin de caractériser la préservation du signal isotopique biologique. Compte tenu de la diversité des échantillons, différents protocoles de préparation ont été appliqués et plusieurs instruments de mesure utilisés.

3.6.1 Analyses isotopiques des eaux de bassins et des fluides corporels de vertébrés marins

3.6.1.1 Prélèvement, conditionnement et préparation des échantillons

Un ensemble de soixante-cinq échantillons composé de plasmas sanguins (n = 53) et d'urine (n = 12) provenant de trois espèces de vertébrés marins (orque *Orcinus orca* ; grand dauphin commun *Tursiops truncatus* ; tortue caouanne *Caretta caretta*) a été recueilli au cours de plusieurs campagnes de prélèvements entre le 18 novembre 2020 et le 1^{er} décembre 2021 sur des animaux entraînés et hébergés au zoo marin Marineland® d'Antibes en France. Associés à ces prélèvements de fluides corporels, plusieurs échantillons d'eau de bassin ont été prélevés (n = 23) au cours de la même période.

Les prélèvements sanguins ont été effectués par le Docteur Christopher Scala, vétérinaire du zoo marin Marineland®, après une nuit de jeûne, avec contention manuelle pour les tortues caouannes, ou avec comportement coopératif pour les orques et les grands dauphins communs. Pour les orques et les grands dauphins communs, le sang a été prélevé au niveau du réseau veineux péri-artériel ventral de la nageoire caudale (**Figure 49**), à l'aide d'un microperfuseur épicroânien à ailettes 20 G x 3/4" ou 21 G x 3/4" (Mirage PIC) montés sur une seringue de 20 mL (20 mL BD Luer-Lok, BD Plastipak™). Le sang a ensuite été transféré dans un tube à héparine de lithium de 9 mL (Vacuette®). Pour les tortues caouannes, le sang a été prélevé au sein de la veine cervicale dorsale médiane, à l'aide d'une aiguille 21 G x 3 1/8" (Sterican®, B. Braun) montée sur une seringue de 20 mL (20 mL BD Luer-Lok, BD Plastipak™). Après le prélèvement, le sang a été transféré dans un tube à héparine de lithium

de 9 mL (Vacuette®). Pour toutes les espèces, les prélèvements sanguins ont été réalisés en conditions aseptiques après désinfection cutanée à la povidone iodine (Vetedine® solution, Vetoquinol) et à l'alcool médical à 70°.



Figure 49 : Prise de sang au niveau du réseau veineux péri-artériel ventral de la nageoire caudale d'un grand dauphin commun, *Tursiops truncatus*. Photo prise par Romain Amiot au zoo marin Marineland ®

L'urine a été recueillie chez les orques et les grands dauphins communs, après une nuit de jeûne, et par comportement coopératif volontaire des animaux. La miction était spontanée chez les orques et l'urine était recueillie manuellement (**Figure 50**) dans un contenant droit de 150 mL avec bouchon (Gosselin® MC). Chez les grands dauphins communs, l'urine a été prélevée par cathétérisme urétral, à l'aide d'une sonde d'alimentation souple CH 4,5 (B. Braun®) montée sur une seringue de 10 mL (10 mL BD Luer-Lok, BD Plastipak™), après désinfection à la povidone iodée et une solution saline stérile (Chlorure de Sodium 0,9 %, Osalia) de la muqueuse vaginale. Une fois prélevés, les échantillons d'eaux et de fluides corporels ont été recouverts de parafilm puis placés dans un réfrigérateur à 4 °C afin de limiter les échanges isotopiques avec l'atmosphère.



Figure 50 : Prise d'urine chez une orque, *Orcinus orca*. Photo prise par Romain Amiot au zoo marin Marineland®

La composition isotopique de l'oxygène de l'eau corporelle des Osteichthyes (n = 15), de la gélatine de poisson (n = 1) et des glaçons (n = 7) constituant le régime alimentaire des orques et des grands dauphins communs a également été mesurée. Pour cela, un spécimen de chaque espèce de poisson a été prélevé aléatoirement au sein du stock de la chambre froide du zoo marin Marineland® où les poissons sont conservés entiers et congelés à -40°C . Le transport a été réalisé avec une glacière en veillant à ce que les poissons restent congelés.

3.6.1.2 Mesure

Afin de réaliser l'analyse isotopique de l'oxygène des eaux provenant des bassins et des fluides corporels, 200 μL d'eau de bassin et de fluides corporels ont été placés dans des vials en verre de 3,7 mL à fond rond bouchonnés à l'aide de bouchons hermétiques (LABCO UK Exetainer®). Compte tenu de la petite taille des poissons constituant le régime alimentaire des trois espèces de vertébrés marins étudiés, des morceaux de muscles d'environ 300 mg ont été découpés le long de la colonne vertébrale de chaque poisson puis placés dans des vials en verre de 3,7 mL avec quelques milligrammes d'azide de sodium afin d'éviter la fermentation (**Figure 51** ; [Daux et al., 2008](#) ; [Lazzerini et al., 2016](#)).



Figure 51 : Prélèvement d'un échantillon de muscle d'Osteichthyes, ici un rouget *Mullus barbatus* LINNÆUS, 1758. Photo prise par Romain Amiot au Laboratoire de Géologie de Lyon – Terre, Planètes, Environnement.

Les mesures ont été réalisées au sein de la Plateforme d'Ecologie Isotopique (LEHNA ; UMR CNRS 5023 Villeurbanne - France). La méthode est basée sur le système isoFLOWTM connecté en flux continu à un spectromètre de masse à ratio isotopique precisIONTM (**Figure 52** ; Elementar UKTM). Les valeurs isotopiques ont été acquises selon le protocole d'équilibration H₂O-CO₂ (Epstein *et al.*, 1953 ; O'Neil *et al.*, 1975) pour les fluides (eaux, plasmas sanguins, urines) ainsi que pour les tissus mous de poissons (Koehler *et al.*, 2000). Chacun des échantillons est mis à réagir avec du dioxyde de carbone (CO₂) à 40 °C (313 K) pendant au moins 5 h. Le dioxyde de carbone (CO₂) équilibré lors de la réaction est transféré au spectromètre de masse et analysé. Les mesures isotopiques de l'oxygène fournissent une déviation standard de 0,05 ‰. Des eaux de composition isotopique connue ont été utilisées pour calibrer les valeurs mesurées des échantillons selon l'échelle du V-SLAP / V-SMOW. Ces eaux sont EE1 ($\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} = +6,44 \text{ ‰}$), Apollo ($\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} = -10,05 \text{ ‰}$), LKD3 ($\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} = -20,95 \text{ ‰}$), and LKD2 ($\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} = -26,03 \text{ ‰}$). Elles ont été utilisées en tant que standard de travail suite au programme d'intercalibration de Wassenaar *et al.* (2018). Trois aliquots d'eau Apollo ont été placés au début et à la fin de chaque série d'analyse pour corriger l'éventuelle dérive instrumentale.

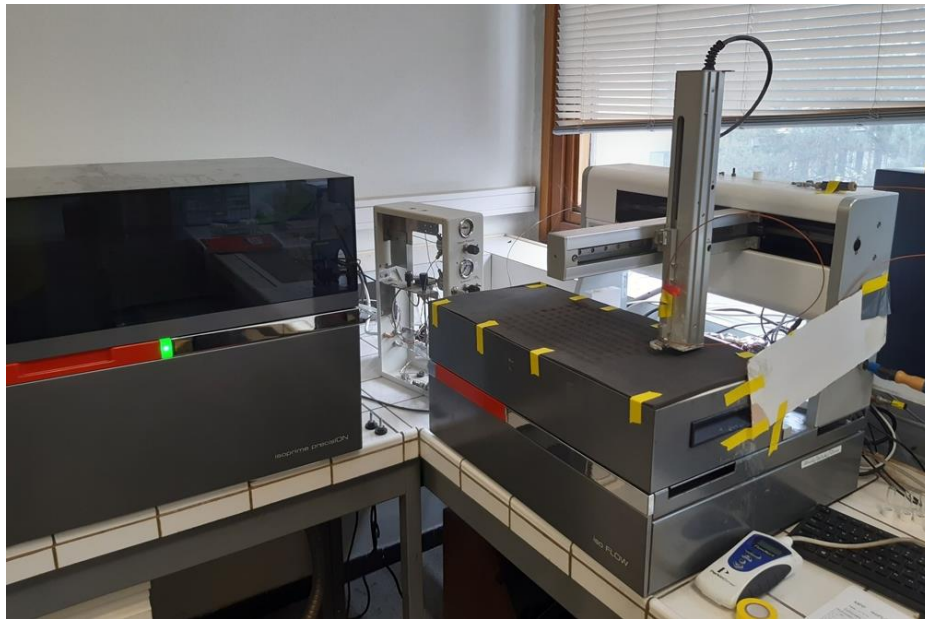


Figure 52 : Dispositif analytique pour la mesure du $\delta^{18}\text{O}$ des eaux de bassins et des fluides corporels de vertébrés marins avec, **à droite**, le système de préparation des échantillons isoFLOW™, et **à gauche**, le spectromètre de masse precisION™. © Nicolas Séon

3.6.2 Analyses isotopiques de la bioapatite des vertébrés marins actuels et fossiles

3.6.2.1 Échantillonnage

Cinq cent trente-cinq ($n = 535$) échantillons de bioapatite appartenant à des vertébrés marins actuels ($n = 231$) et fossiles ($n = 304$) ont été prélevés et analysés au cours de ce travail de thèse. Le matériel actuel a été prélevé au cours de plusieurs campagnes de prélèvement au sein des collections de l'Observatoire PELAGIS (La Rochelle, France) et des collections d'anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN, Paris, France). Le matériel échantillonné se répartit de la façon suivante :

- 79 échantillons appartenant à deux spécimens de dauphin commun à bec court *Delphinus delphis delphis* LINNÆUS, 1758.
- 29 échantillons provenant d'un spécimen de dauphin de Commerson, *Cephalorhynchus commersonii kerguelensis* LACEPEDE, 1804.
- 42 échantillons provenant d'un spécimen de phoque commun, *Phoca vitulina vitulina* LINNÆUS, 1758.
- 33 échantillons provenant d'un spécimen d'espadon, *Xiphias gladius*.
- 48 échantillons provenant d'un spécimen de thon rouge de l'Atlantique, *Thunnus thynnus*.

Concernant le matériel fossile, deux cent vingt-huit échantillons (n = 228) ont été prélevés sur huit spécimens de reptiles marins du Mésozoïque sub-complets (Ichthyosauria, Plesiosauria et Metriorhynchidae) lors de missions réalisées dans les collections de plusieurs institutions :

- 70 échantillons provenant de trois spécimens d'Ichthyosauria et 79 échantillons provenant de deux Plesiosauria des collections du Natural History Museum of Oslo (Oslo, Norvège).
- 37 échantillons d'un spécimen d'Ichthyosauria du Muséum d'Histoire naturelle d'Auxerre (Auxerre, France).
- 22 échantillons d'un spécimen Plesiosauria du Muséum d'Histoire naturelle du Mans (Le Mans, France).
- 20 échantillons d'un spécimen Metriorhynchidae du Paléospace (Villers-sur-Mer, France).

Soixante-seize échantillons (n = 76) supplémentaires provenant de restes isolés de reptiles marins du Mésozoïque (Ichthyosauria, Plesiosauria, Metriorhynchidae) ont également été prélevés dans les collections du Muséum d'Histoire naturelle d'Auxerre, du Muséum d'Histoire naturelle du Mans, du Muséum d'Histoire naturelle de Toulon, du Paléospace et de la Réserve naturellegéologique de Haute-Provence (**Tableau A11 des Annexes**).

La méthode de prélèvement est identique pour le matériel actuel et fossile. Il consiste à récupérer environ 50 mg de poudre d'os ou de dent à l'aide d'une micro-perceuse Dremel™ à tête diamantée (**Figure 53**).



Figure 53 : En haut, prélèvement de bioapatite sur un dauphin commun à bec court *D. delphis delphis* à l'Observatoire PELAGIS et en bas, sur un *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* BLAINVILLE, 1853, Metriorhynchidae inventorié dans les collections du Paléospace. © Peggy Vincent et © Jonas Le Mort

3.6.2.2 Chimie d'extraction et mesure de la composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate de la bioapatite ($\delta^{18}O_p$)

La mesure de la composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate de la bioapatite nécessite l'isolement du groupement PO_4^{3-} . Pour ce faire, les échantillons de poudre d'os et d'émail dentaire sont traités par une chimie d'extraction humide. Le protocole utilisé au cours de ce travail est celui de Crowson *et al.* (1991) modifié par Lécuyer *et al.* (1993), et consiste à extraire le groupement phosphate de la bioapatite et le faire précipiter sous la forme de phosphate d'argent (Ag_3PO_4). Pour cela, environ 30 mg de poudre d'os et d'émail dentaire sont placés dans 2 mL d'acide fluorhydrique HF à 2 M pendant 24 h. L'attaque acide libère les groupements phosphates en solution alors que les ions Ca^{2+} forment un précipité CaF_2 . Le précipité est ensuite éliminé par centrifugation et rinçage successifs à l'eau Ultrapure™. La solution au sein de laquelle les groupements phosphates sont présents est neutralisée avec l'ajout de 2,2 mL d'hydroxyde de potassium KOH à 2 M. Une résine échangeuse d'ions (Amberlite® IRN78) est ensuite ajoutée pour piéger les ions phosphates et ainsi éliminer le reste des composés présents en solution par l'intermédiaire de rinçage successifs à l'eau Ultrapure™. Les ions phosphates sont ensuite relargués en solution par une diminution de pH lors de l'ajout de 27,5 mL de nitrate d'ammonium NH_4NO_3 à 0,5 M. La résine est tamisée puis 15 mL de nitrate d'argent $AgNO_3$ sont ajoutés à la solution. La solution est ensuite placée dans un bain thermostaté à 70 °C pendant 7 h durant lesquelles les cristaux de phosphate d'argent Ag_3PO_4 se forment. Chaque solution est ensuite filtrée et les cristaux de phosphate d'argent Ag_3PO_4 sont séchés à l'étuve à 50 °C pendant quelques heures avant d'être récupérés délicatement puis pesés pour déterminer les rendements de chimie (masse d' Ag_3PO_4 obtenue / masse d' Ag_3PO_4 théorique). Les cristaux d' Ag_3PO_4 sont nettoyés à la loupe binoculaire pour retirer les éventuelles impuretés. Chaque série est composée de 8 échantillons et de deux standards internes de chimie de composition isotopique connue (NIST SRM 120c ou NBS 120c) pour vérifier qu'aucun fractionnement isotopique n'ait eu lieu lors de la chimie d'extraction.

Les valeurs de $\delta^{18}O$ du groupement phosphate de la bioapatite ($\delta^{18}O_p$) ont été obtenues selon la méthode de pyrolyse à haute température en flux continu développée par Lécuyer *et al.* (2007) et Fourel *et al.* (2011). Pour chaque échantillon, cinq aliquotes de $300 \pm 20 \mu g$ de Ag_3PO_4 sont mélangés avec $350 \pm 50 \mu g$ de poudre de noir de carbone (Elementar GmbH) dans des capsules en argent de 3,5 x 5 mm (Elemental Microanalysis Technology France). Les mesures ont été réalisées à l'aide d'un dispositif composé d'un analyseur élémentaire varioPYROcube™ (Elementar GmbH-Germany) connecté en flux continu avec un

spectromètre de masse à ratio isotopique (IRMS) IsoPrime™ (**Figure 54** ; Elementar UK Ltd UK,) hébergé par la Plateforme d'Ecologie Isotopique (LEHNA ; UMR CNRS 5023 Villeurbanne - France). Les capsules d'argent sont placées dans un carrousel et sont introduites une à une dans le dispositif analytique par un système automatisé. La capsule est ensuite pyrolysée, c'est-à-dire décomposée thermiquement en l'absence d'oxygène. Les atomes d'oxygène des phosphates d'argent se combinent avec le carbone du noir de carbone pour former du monoxyde de carbone (CO). Ce CO est entraîné par un flux d'hélium puis ionisé en CO^+ par la source du spectromètre de masse. Les ions CO^+ sont séparés en fonction de leur rapport $\frac{\text{masse (m)}}{\text{charge (z)}}$: les faisceaux ioniques correspondant aux masses 28 ($^{12}\text{C}^{16}\text{O}$) et 30 ($^{12}\text{C}^{18}\text{O}$) sont collectés grâce aux détecteurs, permettant de calculer les ratios d'abondances isotopiques $\frac{^{18}\text{O}}{^{16}\text{O}}$ et les $\delta^{18}\text{O}$ associés.

Les compositions isotopiques mesurées ont été corrigées de la dérive instrumentale et les blancs soustraits, les valeurs ont ensuite été calibrées par rapport à deux standards : NIST SRM 120c dont le $\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} = + 21,7 \text{ ‰}$, ([Lécuyer et al., 1993](#) ; [Chenery et al., 2010](#) ; [Halas et al., 2011](#)) et le NBS 127 dont le $\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} = + 9,3 \text{ ‰}$ ([Hut, 1987](#)).

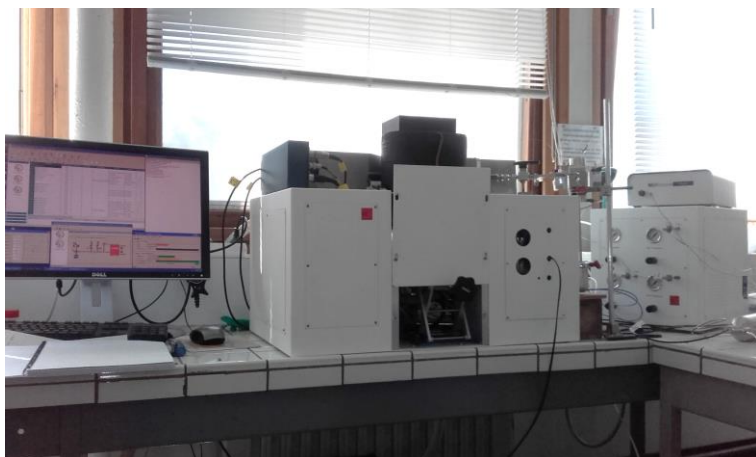


Figure 54 : Dispositif analytique pour la mesure du $\delta^{18}\text{O}$ de la bioaptite des vertébrés marins actuels et fossiles avec, **à droite**, l'analyseur élémentaire varioPYROcube™, et **à gauche**, le spectromètre de masse IsoPrime™. © Nicolas Séon

3.6.2.3 Prétraitement et mesure de la composition isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}O_c$) et du carbone ($\delta^{13}C_c$) du groupement carbonate de la bioapatite

Quatre-vingt quatorze ($n = 94$) échantillons ont été prétraités pour mesurer la composition isotopique de l'oxygène du groupement carbonate de la bioapatite. Le protocole de prétraitement utilisé est celui de Koch *et al.* (1997). Ce protocole consiste à éliminer la matière organique grâce à la réaction chimique se produisant entre la poudre de bioapatite brute et 0,4 mL d'hypochlorite de sodium (NaClO) à 3,5 % pendant 24 h (0,4 mL de NaClO pour 10 mg de poudre d'apatite). La solution est ensuite centrifugée et rincée à l'eau Ultrapure™ à trois reprises, puis une solution d'acide acétique (CH₃COOH) à 0,1 M est ajoutée pendant 24 h pour éliminer les carbonates secondaires qui auraient pu précipiter au cours de la réalisation du protocole. La solution est une nouvelle fois centrifugée et rincée trois fois. Une fois cette dernière étape réalisée, les poudres sont mises à l'étuve à 50 °C pendant 48 h avant d'être récupérées dans des piluliers.

Pour chaque échantillon, trois répliques de 2 mg environ ont été pesés dans des vials à fond rond en verre de 3,7 mL et sellés (LABCO UK Exetainer®). Les données de $\delta^{18}O_c$ et $\delta^{13}C_c$ du groupement carbonate de la bioapatite des restes osseux et dentaires ont été acquises à la Plateforme d'Ecologie Isotopique (LEHNA ; UMR CNRS 5023 Villeurbanne - France), grâce au dispositif analytique composé d'un système de préparation de type isoFLOW (Elementar GmbH-Germany) connecté en flux continu à un spectromètre de masse à ratio isotopique precisION (Elementar UK™). Chacun des échantillons prétraités est mis à réagir avec de l'acide phosphorique anhydre saturé (H₃PO₄) préparé selon le protocole de McCrea (1950) :



La réaction a lieu à 90 °C et à température constante. Le CO₂ généré lors de la digestion acide de l'échantillon de carbonate est ensuite transféré au spectromètre de masse. Les mesures sont corrigées de la dérive instrumentale et calibrées selon deux standards isotopiques de calcite : Marbre de Carrare (standard interne) dont les valeurs sont de $\delta^{18}O_{V-PDB} = -1,84 \text{ ‰}$ et $\delta^{13}C_{V-PDB} = +2,03 \text{ ‰}$ (Fourel *et al.*, 2015), et le NBS 18 (standard international) dont les valeurs sont de $\delta^{18}O_{V-PDB} = -23,2 \text{ ‰}$; $\delta^{13}C_{V-PDB} = -5,01 \text{ ‰}$ (Friedman *et al.*, 1982 ; Hut, 1987 ; Coplen *et al.*, 2006). La calibration est réalisée à partir du coefficient de fractionnement CO₂-CaCO₃ de la calcite. Ce même coefficient de fractionnement ($\alpha = 1,00773$) étant utilisé pour le carbonate d'apatite (Passey *et al.*, 2007).

Chapitre 4



© S.R

Chapitre IV : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez les vertébrés marins actuels

La régulation de la température corporelle chez les organismes entraîne des hétérogénéités régionales de température qui peuvent être mesurées chez les organismes actuels grâce à la thermométrie dite « classique » (Ponganis *et al.*, 2003) et l'imagerie thermique (Hampton *et al.*, 1971 ; Tattersall *et al.*, 2009 ; Erdsack *et al.*, 2018). Cependant, de telles méthodes possèdent plusieurs limites en termes d'utilisation et d'application. En effet, les relevés de température *in situ* nécessitent la manipulation de l'animal, entraînant une augmentation momentanée de la température corporelle à cause du stress et par la conductivité thermique de l'opérateur (Bouwknicht *et al.*, 2007), tandis que la thermographie infrarouge est inefficace sous l'eau. De plus, l'application de ces méthodes aux organismes de taille importante ainsi qu'aux organismes difficilement accessibles (organismes rares dans le milieu naturel ou vivant dans des environnements difficiles d'accès) est difficile. Ces techniques sont également inapplicables sur les organismes disparus. Il existe donc une véritable frontière en termes de technique entre les méthodes de caractérisation des stratégies thermorégulatrices des organismes actuels et fossiles. L'utilisation de l'approche isotopique pourrait être un excellent moyen d'estomper cette frontière. En effet, puisqu'il est possible d'appliquer cette approche sur le squelette, elle peut être à la fois être pratiquée sur les organismes actuels et fossiles présents dans les collections ostéologiques et muséales. De plus, la composition isotopique de l'oxygène du phosphate de la bioapatite du squelette ($\delta^{18}\text{O}_p$) permet d'obtenir des estimations de température corporelle ou, du moins, des écarts de température corporelle grâce à la relation établie par Lécuyer *et al.* (2013). L'obtention de ce type d'informations est particulièrement importante pour identifier le lien éventuel entre les variations intra-squelettiques du $\delta^{18}\text{O}_p$ et les stratégies thermorégulatrices et donc les hétérothermies régionales.

Plusieurs travaux portant la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez les vertébrés terrestres, semi-aquatiques et marins ont été réalisés (Barrick, 1998 ; Stoskopf *et al.*, 2001 ; Missell, 2004 ; Coulson *et al.*, 2008). Malheureusement, le nombre d'éléments squelettiques échantillonnés dans ces études ne permettait pas de tester si les différences observées de $\delta^{18}\text{O}_p$ des éléments squelettiques provenant de différentes régions squelettiques étaient significatives ou non. Cette méthode a également été utilisée pour définir la stratégie thermorégulatrice des dinosaures (Barrick et Showers, 1994, 1995 ; Barrick *et al.*, 1996 ; Missell, 2004), mais les résultats sont difficilement interprétables puisqu'à ce jour, aucune étude n'a démontré de façon

claire qu'il était possible de caractériser les hétérothermies régionales grâce aux isotopes de l'oxygène.

Afin de clarifier la relation entre la variabilité intra-squelettique des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ et les hétérothermies régionales, six cartographies isotopiques ont été réalisées sur cinq espèces de vertébrés marins actuels dont les stratégies thermorégulatrices sont très bien documentées dans la littérature. Le nombre conséquent de prélèvements effectué au sein des différentes régions squelettiques, lorsque cela était possible, a dans un second temps permis de tester statistiquement les différences de valeurs du $\delta^{18}\text{O}_p$ observées.

4.1 Etat de l'art de la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez les vertébrés

Plusieurs études disponibles dans la littérature ont réalisé des cartographies pour caractériser la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez les vertébrés actuels (Barrick, 1998 ; Stoskopf *et al.*, 2001 ; Missell, 2004 ; Coulson *et al.*, 2008). Celles-ci sont portées sur des organismes terrestres (*Homo sapiens sapiens* LINNÆUS, 1758, *Struthio camelus* LINNÆUS, 1758, *Loxodonta africana* BLUMENBACH, 1797, *Rangifer tarandus* LINNÆUS, 1758, Phasianidae HORSFIELD, 1821 ; **Figure 55**) et des organismes semi-aquatiques et aquatiques (*Alligator mississippiensis*, *Dermochelys coriacea*, *Caretta caretta*, *Chelonia mydas* ; **Figure 56**). Les éléments squelettiques échantillonnés sont variés et le nombre différent selon les études (**Tableau A1 des Annexes**).

Chez les organismes terrestres, la variabilité intra-squelettique des valeurs du $\delta^{18}\text{O}_p$ s'étend sur une gamme de 1,6 ‰ chez *Rangifer tarandus* (**Figure 55** ; Barrick, 1998) à plus de 3 ‰ chez *Homo sapiens sapiens* (**Figure 55** ; Clauzel, 2022). Il semblerait que les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ enregistrées dans les membres et la région caudale soient plus positives chez *Loxodonta africanus*, *Rangifer tarandus* et le spécimen de Phasianidae, ce qui pourrait indiquer la présence d'hétérothermies régionales (Barrick, 1998). Toutefois, le peu de mesure empêche de vérifier statistiquement cette observation. Cette tendance n'est en revanche pas observable chez *Homo sapiens sapiens* et *Struthio camelus*, puisque les éléments squelettiques de membres ne semblent pas avoir des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ supérieures à celles des éléments squelettiques du squelette axial et du crâne (**Figure 55**). En revanche, il semblerait que la compilation des données indique que les os du squelette axial proche de la masse viscérale possèdent une variabilité des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ plus faible que celle des os des membres et de la région caudale

où l'isolation thermique (tissu adipeux, poils, plumes) est moins importante (**Figure 55** ; *Struthio camelus*, *Rangifer tarandus*). Barrick (1998) explique ceci par la présence d'hétérothermies régionales, en considérant qu'au niveau de ces régions la température corporelle est constante et donc la variabilité intra-os de la région axiale représente exclusivement la variabilité intra-individuelle du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ étroitement liée aux variations saisonnières du $\delta^{18}\text{O}_w$ pour les animaux sauvages. Un des inconvénients concernant l'utilisation d'organismes sauvages pour établir le lien entre variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ et la température corporelle est la caractérisation de la source d'eau bue par l'animal. Dans la nature, les sources d'eau de boisson sont variées et possèdent des compositions isotopiques de l'oxygène très hétérogènes à cause des processus d'évaporation (eaux stagnantes, eaux de lac, eaux de rivières, etc.). La composition isotopique de l'oxygène de l'eau bue est donc très variable et pourrait influencer de façon non-négligeable la composition isotopique de l'eau corporelle et *in fine* celle de la bioapatite formant les os du squelette. Par conséquent, sans connaissance de l'amplitude des variations de la composition isotopique de l'eau bue par les organismes terrestres et d'un cadre environnemental bien contraint, il est difficile d'effectuer des interprétations à partir de la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ en termes d'hétérothermies régionales.

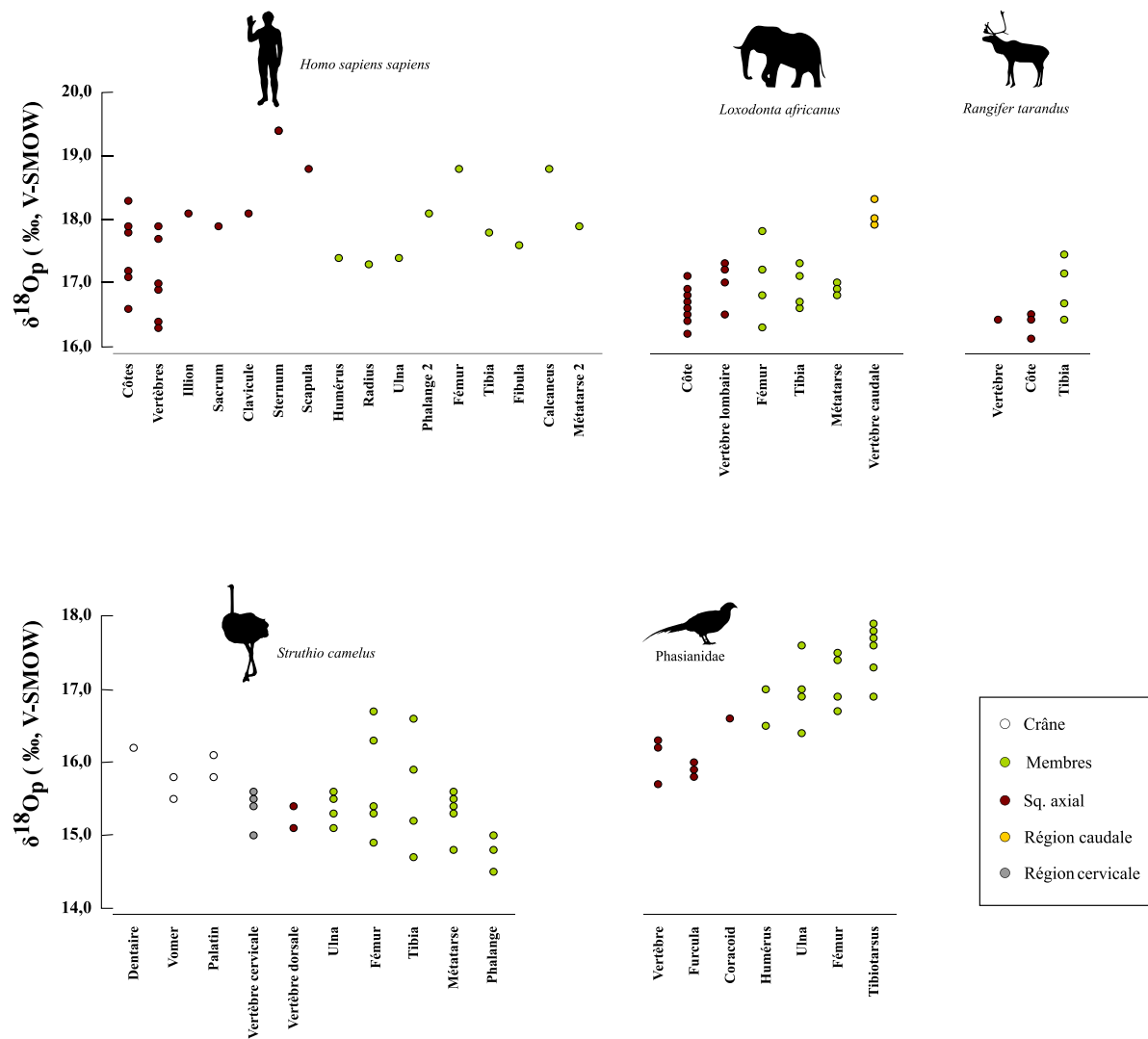


Figure 55 : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez un homme moderne (*Homo sapiens sapiens*), un éléphant d’Afrique (*Loxodonta africanus*), un renne (*Rangifer tarandus*), une autruche (*Struthio camelus*) et un Phasianidae. Les données sont extraites des études de Barrick (1998), Missel (2004) et Clauzel (2022).

A partir de ces considérations, il devrait être plus simple de déceler les hétérothermies régionales chez les vertébrés marins puisque la composition isotopique de l’eau bue, correspondant grossièrement à celle de l’eau marine, est nettement moins variable que celles des eaux terrestres de surface. Les précédentes études portant sur des organismes aquatiques et semi-aquatiques ne montrent aucune tendance que ce soit chez *Alligator mississippiensis* ou chez les Chelonioidea (**Figure 56**). Toutefois, le nombre d’éléments squelettiques échantillonnés étant relativement faible en particulier chez les Chelonioidea, ces conclusions sont à considérer avec précaution (Stoskopf *et al.*, 2001 ; Coulson *et al.*, 2008).

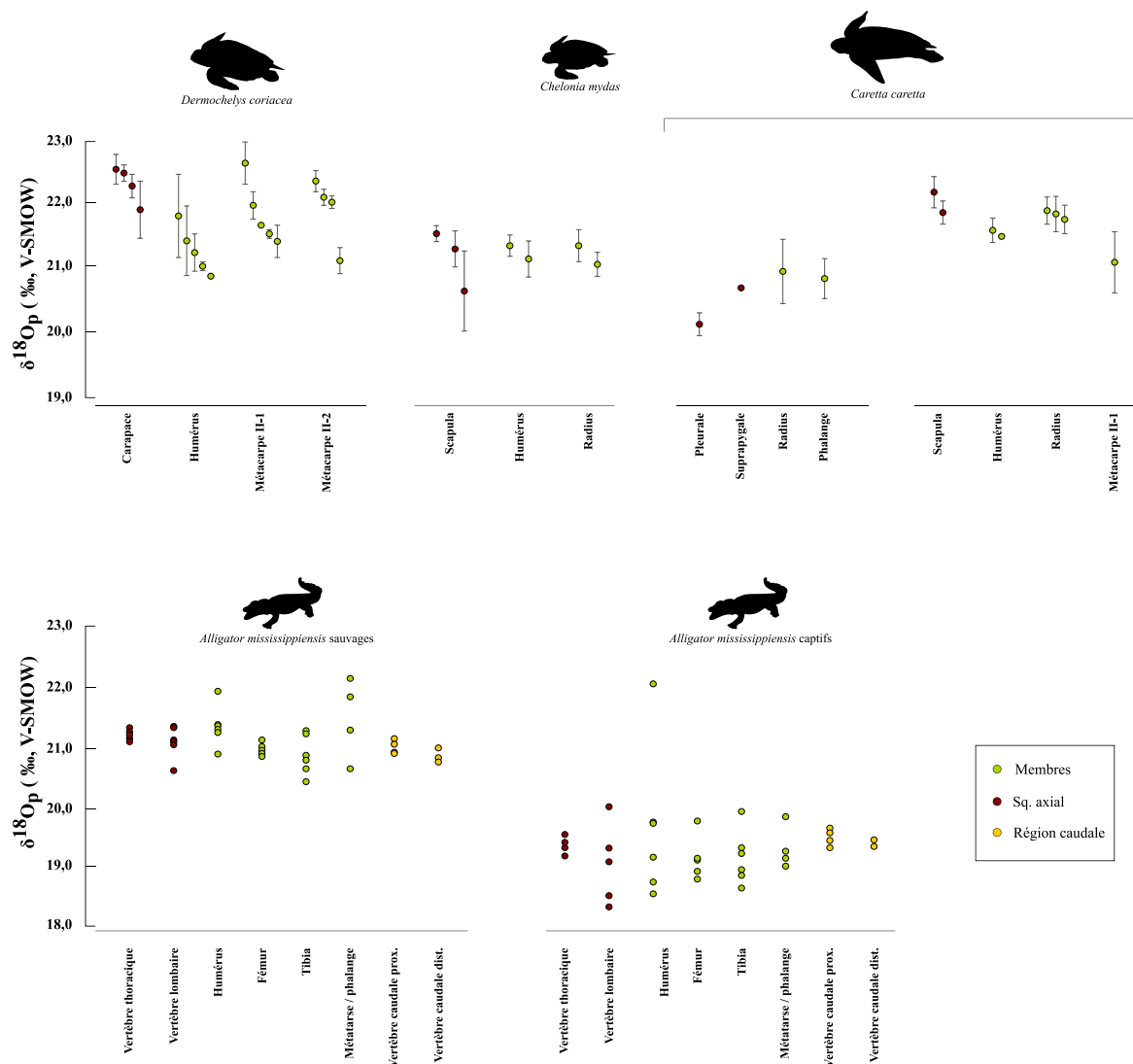


Figure 56 : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez un spécimen de tortue luth (*Dermochelys coriacea*), un spécimen de tortue verte (*Chelonia mydas*), deux spécimens de tortues caouannes (*Caretta caretta*) et deux spécimens d'alligators (*Alligator mississippiensis*). Les données sont extraites des études de Stopskof *et al.* (2001) et Coulson *et al.* (2008).

En ce qui concerne les organismes fossiles, les mesures des valeurs du $\delta^{18}\text{O}_p$ le long du squelette ont été majoritairement réalisées sur des spécimens de dinosaures non-aviens (Figure 57 ; Barrick et Showers, 1994, 1995 ; Barrick *et al.*, 1996 ; Missell, 2004). La variabilité entre les os du squelette axial, des membres et de la région caudale est moins importante que celle observée chez les organismes actuels hormis pour le spécimen de Varanidae pour lequel la gamme de valeurs du $\delta^{18}\text{O}_p$ s'étend sur plus de 4 ‰ (Figure 57). Néanmoins, sans cadre paléoclimatique contraint et sans évaluation de la préservation du signal isotopique originel (voir la section 6.3 pour plus de détails concernant l'influence de la diagenèse sur le signal isotopique de l'oxygène) les résultats sont difficilement interprétables en termes d'hétérothermies régionales.

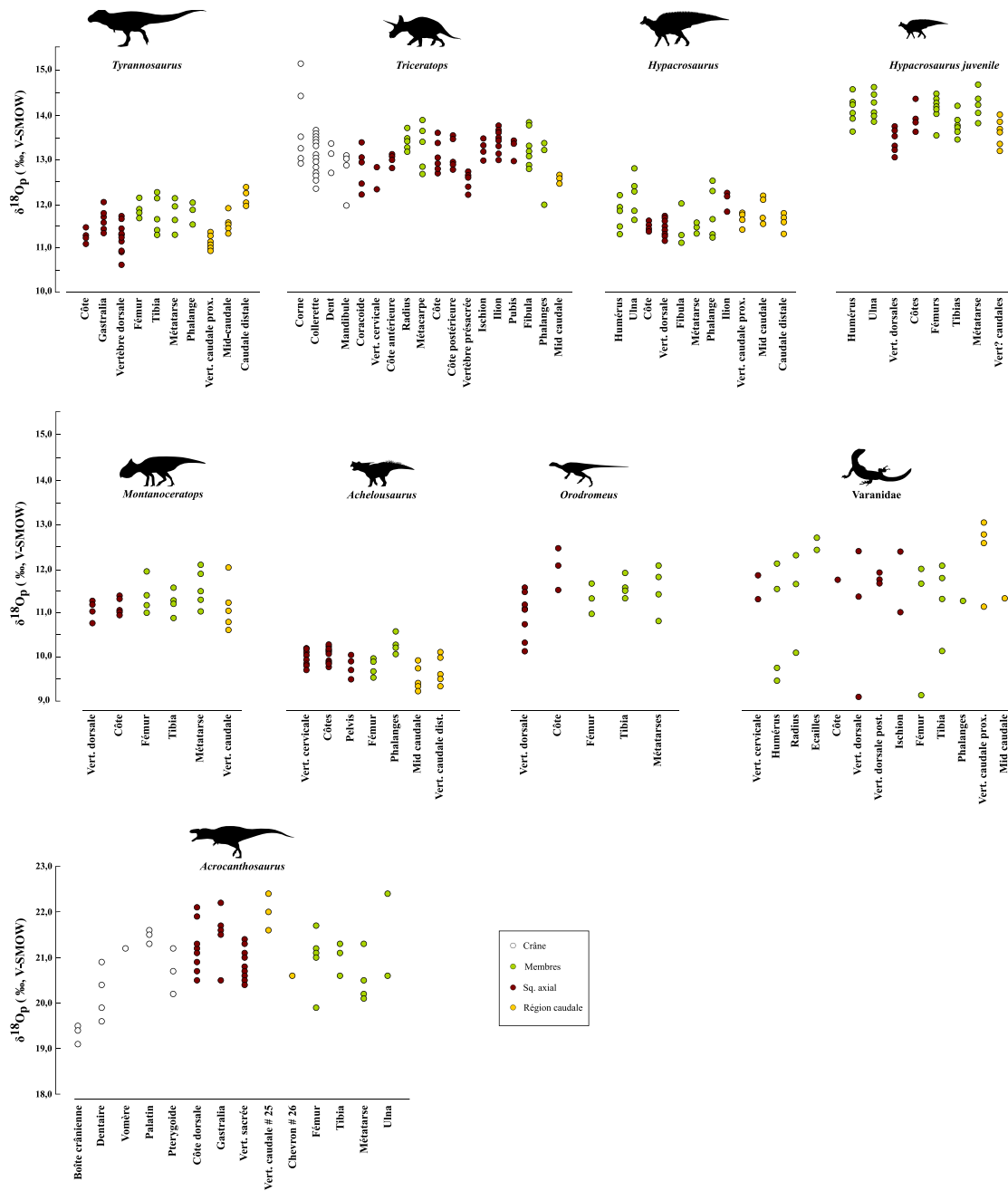


Figure 57 : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez un spécimen de *Tyrannosaurus* OSBORN, 1905, un spécimen de *Triceratops* MARSH, 1898, un spécimen d'*Hypacrosaurus*, un spécimen d'*Hypacrosaurus* juvénile, un spécimen de *Montanoceratops* STERNBERG, 1951, un spécimen d'*Achelousaurus* SAMPSON, 1995, un spécimen d'*Orodromeus* HORNER & WEISHAMPEL, 1988, un spécimen de *Varanidae* HARDWICKE & GRAY, 1828 et un spécimen d'*Acrocanthosaurus* STOVALL & LANGSTON, 1950. Les données sont extraites des études de Barrick et Showers (1994, 1995), Barrick *et al.* (1996) et Missell (2004).

4.2 Organismes étudiés et stratégie d'échantillonnage

4.2.1 Vertébrés marins étudiés

Six spécimens appartenant à cinq espèces différentes de vertébrés marins ont été étudiés au cours de ce travail de thèse :

- Trois spécimens de Delphinidae GRAY, 1821 :
 - Un premier spécimen de dauphin commun à bec court *Delphinus delphis delphis* (M.1162) stocké dans les collections de l'Observatoire PELAGIS. Ce spécimen est une femelle adulte de 2,08 m retrouvée échouée à Saint Denis d'Oléron (France), le 8 février 1980.
 - Un second spécimen de dauphin commun à bec court *Delphinus delphis delphis* (MNHN-ZM-AC-1876-275) stocké dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) de Paris. Ce spécimen non sexé a été retrouvé sur la plage de El Kalla (Algérie) en 1876 et mesurait environ 1,65 m.
 - Un spécimen adulte mâle de dauphin de Commerson *Cephalorhynchus commersonii kerguelensis* (MNHN-ZC-AC-1983-058) mesurant environ 1,64 m retrouvé échoué le 11 janvier 1983 sur une plage des Iles Kerguelen. Ce spécimen est aujourd'hui stocké dans les collections du MNHN de Paris.
- Deux spécimens d'Osteichthyes, un thon rouge de l'Atlantique *Thunnus thynnus* de 1,4 m et dont le poids était d'environ 26 kg ; et un espadon *Xiphias gladius* de 29,5 kg pour 1,6 m. Ces deux spécimens ont été pêchés en Mer Méditerranée occidentale en février 2021 par des pêcheurs professionnels.
- Un spécimen adulte mâle de phoque commun *Phoca vitulina vitulina* (MNHN-ZM-AC-1894-524) stocké dans les collections du MNHN de Paris provenant de la Baie de Somme (France).

Ces organismes ont été sélectionnés en raison de leurs stratégies thermorégulatrices bien documentées et de la présence d'hétérothermies régionales attestée par plusieurs études utilisant les méthodes traditionnelles de thermométrie (ex. : [Tomilin, 1950](#) ; [Carey et al., 1971](#) ; [Miller et Irving, 1975](#)).

Les Cetacea et les Pinnipedia possèdent une température corporelle élevée et constante. La production de chaleur métabolique se fait principalement par la thermogénèse non-frissonante et le métabolisme cellulaire, qui leur permet de maintenir une température corporelle de 36 ± 2 °C pour les Cetacea ([Morrison, 1962](#) ; [Hampton et al., 1971](#) ; [Yeates et](#)

Houser, 2008) et d'environ 37 ± 1 °C pour le phoque commun (Miller et Irving, 1975). Le maintien de la chaleur corporelle se fait principalement par l'intermédiaire du tissu adipeux (Miller et Irving, 1975 ; Lockyer, 1986 ; Hashimoto *et al.*, 2015) et des adaptations cardiovasculaires (Scholander et Schevill, 1955 ; Irving et Hart, 1957). Toutefois, des différences significatives de température corporelle de l'ordre de quelques degrés sont observées entre la région axiale et les extrémités des membres des Cetacea (Tomilin, 1950 ; Morrison, 1962) et des Pinnipedia (Figure 58 ; Miller et Irving, 1975 ; Andrews, 1999).

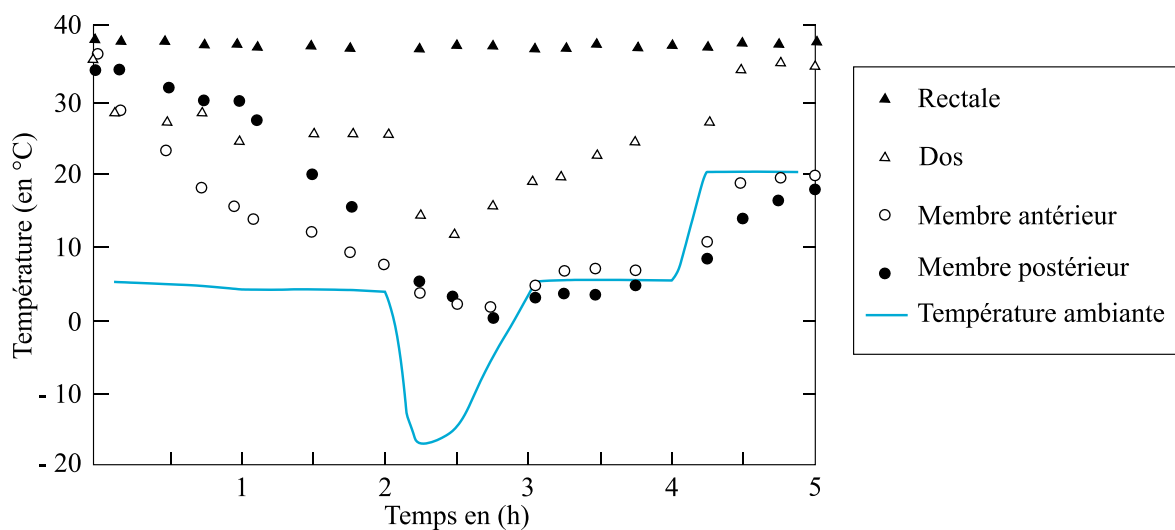


Figure 58 : Evolution de la température de différentes régions du corps d'un phoque commun (*Phoca vitulina*) juvénile en fonction de la température environnementale. Hormis la température rectale, les autres températures correspondent à des températures de peau mesurées par thermométrie classique. D'après Miller et Irving (1975).

La chaleur corporelle chez le thon rouge de l'Atlantique est générée au niveau de la masse viscérale (Carey *et al.*, 1984), des muscles locomoteurs rouges et des muscles extra-oculaires (Guppy *et al.*, 1979). La chaleur est conservée par des échangeurs de chaleur à contre-courant (Block et Finnerty, 1994b ; Graham et Dickson, 2001 ; Dickson et Graham, 2004) et l'internalisation des muscles rouges (Graham et Dickson, 2004).

L'espadon dispose d'une température corporelle au niveau du crâne nettement plus élevée que celle du reste de son corps, qui elle est égale à celle du milieu environnant. L'écart de température peut aller jusqu'à plus de 20 °C (Carey, 1982, 1990 ; Schwab, 2002 ; Stoehr *et al.*, 2018). La chaleur métabolique est produite au sein des muscles extra-oculaires (Carey, 1982 ; Block, 1987), et est conservée au niveau du crâne grâce un système d'échangeurs de chaleur à contre-courant enfoui dans un amas de tissu adipeux (Block, 1986, 1991).

4.2.2 Choix des éléments squelettiques et définition des régions squelettiques

Pour chacun des spécimens étudiés, entre 24 et 44 éléments squelettiques ont été échantillonnés et préparés selon les procédures détaillées dans la **section 3.6.2 (Figure 59)**. Les éléments squelettiques ont été arbitrairement classés en 4 ensembles distincts afin de pouvoir traiter statistiquement les données isotopiques, grâce au test non-paramétrique de Mann-Whitney-Wilcoxon :

- les dents,
- les éléments squelettiques du crâne,
- le squelette axial correspondant aux vertèbres, côtes et éléments squelettiques appartenant aux ceintures pectorales et pelviennes pour les Cetacea et le Pinnipedia. Pour le thon rouge de l'Atlantique, le squelette axial antérieur a été séparé du squelette axial postérieur à la transition entre les vertèbres précaudales et caudales.
- le squelette appendiculaire correspondant à tous les éléments squelettiques des membres à partir de l'articulation entre les ceintures et le stylopoде pour les Cetacea et le phoque commun. La distinction entre les membres droits et gauches n'a pas été faite. Pour le phoque commun, les membres antérieurs et postérieurs ont été séparés ainsi que les os de l'autopode séparés du reste des éléments osseux du membre. Pour le thon rouge de l'Atlantique et l'espadon, les rayons et les épines des nageoires ont été classés dans la catégorie « squelette appendiculaire ».

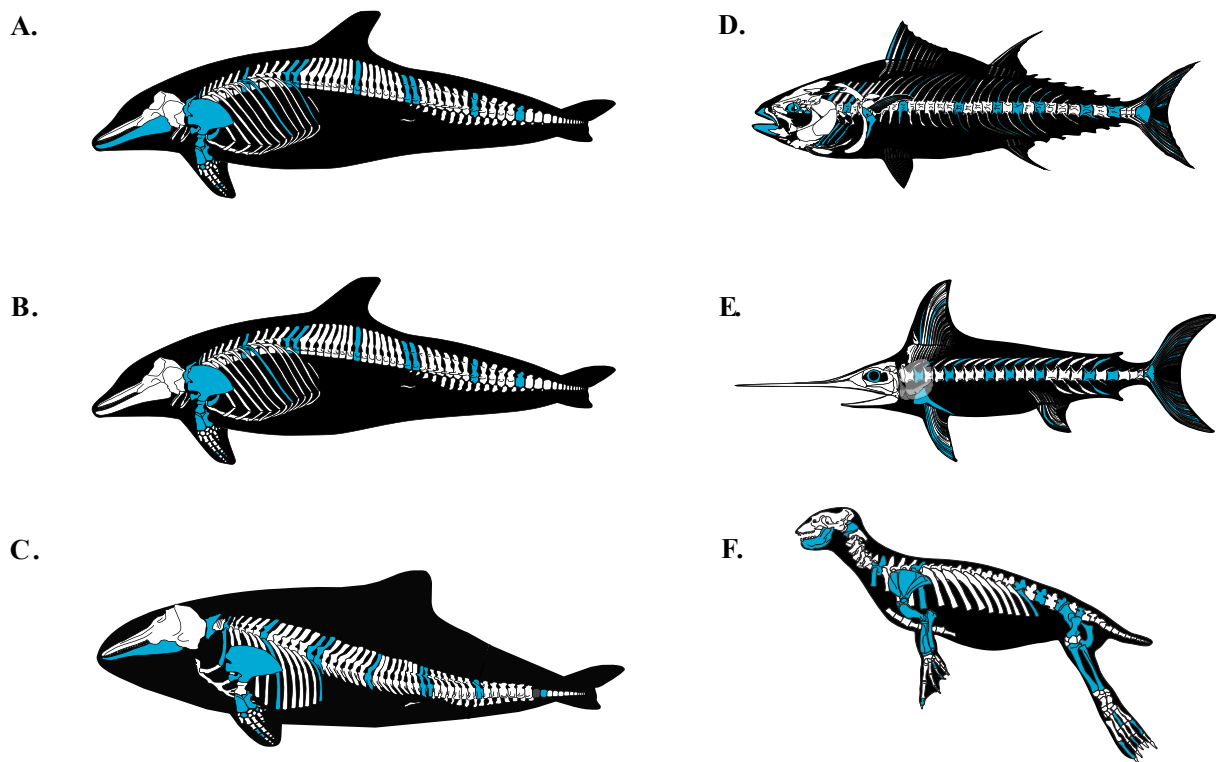


Figure 59 : Vertébrés marins échantillonnés lors de l'étude de la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$. **A.** *Delphinus delphis delphis*, M.1162 des collections de l'Observatoire PELAGIS ; **B.** *Delphinus delphis delphis*, MNHN-ZM-AC-1876-275 ; **C.** *Cephalorhynchus commersonii kerguelensis*, MNHN-ZM-AC-1983-058 ; **D.** *Thunnus thynnus* ; **E.** *Xiphias gladius* et **F.** *Phoca vitulina vitulina*, MNHN-ZM-AC-1894-524. Les éléments squelettiques figurés en bleu correspondent aux éléments squelettiques analysés. Les organismes ne sont pas représentés à l'échelle. © Nicolas Séon

4.3 Résultats et interprétation des variations spatiales intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$

Les données de $\delta^{18}\text{O}_p$ révèlent des variations le long du squelette pour chacun des individus étudiés. Le $\delta^{18}\text{O}_p$ moyen du squelette appendiculaire des Delphinidae est significativement enrichi en ^{18}O par rapport au $\delta^{18}\text{O}_p$ moyen du squelette axial. Les extrémités des membres du phoque commun disposent de valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ supérieures à celles du squelette axial et du crâne. L'espadon a les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ les plus basses au niveau du crâne tandis que celles du thon rouge de l'Atlantique se situent au niveau du crâne et des éléments squelettiques positionnés près de la masse viscérale. Ces patterns de variations sont en adéquation avec les patterns d'hétérogénéités de température corporelle mesurés grâce aux méthodes traditionnelles de thermométrie. Les résultats de ce travail pour les Cetacea et les Osteichthyes ont été publiés dans la revue *Biogeosciences* dont la version acceptée de l'article

est présentée ci-dessous. Les résultats concernant le phoque commun ne sont pas encore publiés et sont présentés dans ce manuscrit à la suite de l'article.

4.3.1 Article scientifique publié : Intra-skeletal variability in phosphate oxygen isotope composition reveals regional heterothermies in marine vertebrates

Cet article a été publié le 30 mai 2022 dans la revue *Biogeosciences*.

Intra-skeletal variability in phosphate oxygen isotope composition reveals regional heterothermies in marine vertebrates

Nicolas Séon¹, Romain Amiot², Guillaume Suan², Christophe Lécuyer^{2,a}, François Fourel³, Fabien Demaret⁴, Arnauld Vinçon-Laugier², Sylvain Charbonnier¹ & Peggy Vincent¹

¹ Centre de Recherche en Paléontologie - Paris (CR2P), CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Université, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05

² Univ Lyon, UCBL, ENSL, UJM, CNRS, LGL-TPE, F-69622, Villeurbanne, France.

³ Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, CNRS UMR 5023, Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France

⁴ Observatoire PELAGIS, UMS 3462 CNRS/Université de La Rochelle, Pôle Analytique, 5 allée de l'Océan, 17000 La Rochelle, France

^a Also at Institut Universitaire de France

Correspondence to: Nicolas Séon (nicolas.seon@edu.mnhn.fr)

Abstract. Strategies used by marine vertebrates to regulate their body temperature can result in local variations, and the knowledge of these regional heterothermies is crucial for better understanding the thermophysiology of extant and extinct organisms. In order to investigate regional heterothermies in vertebrates, we analysed the oxygen isotope composition of phosphatic skeletal elements ($\delta^{18}\text{O}_p$) of two endothermic fishes (*T. thynnus* and *X. gladius*) and three dolphins (two *D. delphis delphis* and one *C. commersonii kerguelensis*). We observed a consistent link between $\delta^{18}\text{O}_p$ variations and temperature heterogeneities recorded by classical methods. Our $\delta^{18}\text{O}_p$ data indicate that: (i) bone hydroxylapatite of the axial skeleton of dolphins mineralize at a warmer temperature than that of the appendicular one, (ii) the skull is the warmest body region in *X. gladius*, and (iii) *T. thynnus* possesses high body temperature in the skull and visceral mass region. These results demonstrate the possibility of tracking regional heterothermies in extant marine vertebrates using the $\delta^{18}\text{O}_p$, paving the way to direct assessment of thermophysiological specificities of both living and extinct vertebrates. From a paleoenvironmental perspective, the significant observed $\delta^{18}\text{O}_p$ variability questions the use of some taxa or random skeletal elements for the reconstruction of paleoceanographic parameters such as seawater temperature and $\delta^{18}\text{O}$.

Keywords: marine vertebrates, oxygen isotopes, regional heterothermies, thermophysiology, hydroxylapatite.

1. Introduction

Within vertebrates, ectotherms (*e.g.* crocodylomorphs, snakes, lizards, turtles, lissamphibians, chondrichthyans and osteichthyans) rely on environmental heat sources to reach their optimal functional body temperature and use behavioural adaptations to maintain it (Carey et al., 1990; McMaster and Downs, 2013). Contrarily, endotherms (birds and mammals) produce their body heat physiologically through metabolic processes (*e.g.* Cannon and Nedergaard, 2004; Legendre and Davesne, 2020). Maintain a high and constant temperature throughout the body at ambient temperatures below the thermal-neutral zone can be extremely energy-consuming for endothermic homeotherms which maintain their body temperature within ± 2 °C (Bligh and Johnson, 1973). Consequently, many of them let the temperature of some areas of the body drop to reduce their energy need and limit heat losses (Irving and Hart, 1957; Rommel et al., 1992; Eichhorn et al., 2011). On the other hand, some ectotherms are able to produce heat locally (Carey, 1982; Block, 1986; Dickson and Graham, 2004) to improve visual acuity in cold environment (Block, 1987; Fritsches et al., 2005), swim faster or migrate over longer distances (Bernal et al., 2001; Blank et al., 2007; Watanabe et al., 2015). These two strategies lead to temperature heterogeneities called regional heterothermies which can be measured on extant organisms thanks to thermometry (Ponganis et al., 2003) and thermal imagery (Hampton et al., 1971; Tattersall et al., 2009). However, such methods suffer from several types of limitation. Indeed, *in situ* temperature measurements require the handling of the animal, leading to stress-induced and thus punctual rises in body temperature (Bouwknicht et al., 2007), whereas the infrared thermography is inefficient underwater. It is also difficult to apply them to large and rare living organisms, and in any case impossible to apply on extinct ones.

A possible way to track intra-individual temperature heterogeneities and thus regional heterothermies of both extant and extinct marine vertebrates could be the use of the oxygen isotope composition of phosphate ($\delta^{18}\text{O}_p$) from bioapatite (the mineral forming the bones, teeth and scales of vertebrates). Indeed, vertebrate $\delta^{18}\text{O}_p$ values reflect both the oxygen isotope composition of their body water ($\delta^{18}\text{O}_{bw}$), originating from ingested water, food and inhaled dioxygen (Telfer et al., 1970; Hui, 1981; Ortiz, 2001; Rosen and Worthy, 2018), and their body temperature due to the thermo-dependent oxygen isotope fractionation between phosphatic tissues and body fluids ($\delta^{18}\text{O}_{bw}$) from which they mineralize in isotope equilibrium (Longinelli and Nuti, 1973; Kolodny et al., 1983; Longinelli, 1984; Luz et al., 1984; Lécuyer et al., 2013). Based on these considerations, it is expected that intra-skeletal $\delta^{18}\text{O}_p$ variability would highlights regional heterothermies in heterotherms. A few studies have investigated the intra-skeletal $\delta^{18}\text{O}_p$ variability in some terrestrial and semi-aquatic extant vertebrates but the relatively reduced number of samples ($n < 10$ per individual) of these datasets considerably limits the significance of the $\delta^{18}\text{O}_p$ variability (Barrick, 1998; Stoskopf et al., 2001; Vennemann et al., 2001; Missell, 2004; Coulson et al., 2008; Clauzel et al., 2020). Some paleontological studies were focused on the search of regional heterothermies in dinosaurs (Barrick and Showers, 1994, 1995; Barrick et al., 1996, 1998) but the observed variability in $\delta^{18}\text{O}_p$ through the skeleton was difficult to interpret without any present-day isotopic framework and concrete evidence that the isotopic method works for extant animals possessing regional heterothermies (Tomilin, 1950; Carey and Lawson, 1973; Carey, 1982).

In this study, we present new $\delta^{18}\text{O}_p$ data obtained from cephalic, axial and appendicular skeletal elements to document the $\delta^{18}\text{O}_p$ variability in selected marine vertebrates with well-documented regional heterothermies and contrasted thermoregulatory strategies. We compare the obtained $\delta^{18}\text{O}_p$ variations with available body temperature measurements obtained from classical methods and, finally, we discuss the possibility of using this proxy as a tool to identify

thermoregulatory strategies and regional heterothermies of both extant and extinct marine vertebrates.

2. Materials and methods

2.1. Sampled specimens

Five wild specimens belonging to four extant fully marine species were studied. They consist of five regional heterotherms, three dolphins (two specimens of *Delphinus delphis delphis* Linnaeus, 1758 (M.1162 and MNHN-ZM-AC-1876-275) and one specimen of *Cephalorhynchus commersonii kerguelensis* Robineau et al., 2007 (MNHN-ZM-AC-1983-058)) and two endothermic fishes (one specimen of *Thunnus thynnus* Linnaeus, 1758; one specimen of *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758). All three dolphin specimens sampled in our study are adult. Dolphins specimens were found stranded on the coasts of western France, Kerguelen archipelago and Algeria (Supplementary material, Table S1 and S5), and are curated at the Observatoire des mammifères et oiseaux marins (PELAGIS, France) and at the Museum national d'Histoire naturelle (MNHN, Paris, France), while the swordfish (*X. gladius*) and Atlantic bluefin tuna (*T. thynnus*) specimens were fished in the western Mediterranean Sea (See supplementary information 1 and Table S5). Between 24 and 44 skeletal elements per specimen covering all body regions were analysed for their $\delta^{18}\text{O}_p$ values (Fig. 1A, 2A and 2B). About 50 mg of each skeletal element were ground into a fine powder using either a Dremel™ diamond-head drill or a mortar and pestle. The cortical part of the bone and areas with minimal physical degradation were selected during the sampling process.

2.2. Oxygen isotope analysis of biogenic apatite phosphate

To measure oxygen isotope ratios of biogenic apatite phosphate by gas mass spectrometry techniques, samples were treated according to the wet chemistry protocol described by Crowson et al. (1991) and slightly modified by Lécuyer et al. (2013). The protocol consists of the isolation of phosphate ions (PO_4^{3-}) from apatite as silver phosphate crystals (Ag_3PO_4). The Ag_3PO_4 crystals were filtered, dried and cleaned. For each sample, five aliquots of $300 \pm 20 \mu\text{g}$ of Ag_3PO_4 were mixed with $400 \pm 50 \mu\text{g}$ of graphite in silver foil capsules. Oxygen isotope compositions were measured using a high temperature vario PYRO cubeTM elemental analyser (EA) equipped with the “purge and trap” technology (Fourel et al., 2011) and interfaced in continuous flow mode to an IsoPrimeTM isotopic ratio mass spectrometer (Elementar UK Ltd Cheadle, UK) at the Plateforme d’Ecologie Isotopique du Laboratoire d’Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés (LEHNA, UMR5023, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, France). Pyrolysis of Ag_3PO_4 was performed at $1450 \text{ }^\circ\text{C}$. The measurements were calibrated against two standards: a silver phosphate precipitated from the international standards NIST SRM 120c (natural Miocene phosphorite from Florida), and from the NBS 127 (barium sulfate precipitated using seawater from Monterey Bay, California, USA). The NIST SRM 120c $\delta^{18}\text{O}_p$ value was fixed at $21.7 \text{ }^\circ\text{‰}$ V-SMOW (Vienna Standard Mean Ocean Water) according to Lécuyer et al. (1993), Chenery et al. (2010) and Halas et al. (2011), and that of NBS 127 set at the certified value of $9.3 \text{ }^\circ\text{‰}$ V-SMOW (see Hut, 1987; Halas and Szaran, 2001) for correction of instrumental mass fractionation during CO isotopic analysis. Silver phosphate precipitated from standard NIST SRM 120c were repeatedly analysed ($\delta^{18}\text{O}_p = 21.7 \pm 0.3 \text{ }^\circ\text{‰}$, $n = 46$) along with the silver phosphate samples derived from bioapatite to ensure that no isotopic fractionation occurred during the wet chemistry. A global analytical error of $\pm 0.3 \text{ }^\circ\text{‰}$ is considered for the whole dataset because the analytical error of the samples $\delta^{18}\text{O}_p$ values is smaller or equal to that of NIST SRM 120c. Data are reported as $\delta^{18}\text{O}_p$ values normalized to V-SMOW (in $\text{ }^\circ\text{‰}$ δ units).

2.3. Statistical analyses

To increase sample size and statistical power for testing the intra-skeletal variability of $\delta^{18}\text{O}_p$ values, skeletal elements were grouped into several sets corresponding to different parts of the skeleton. The limit between the axial and appendicular skeleton is set at the articulation between the pectoral girdle and the stylopod for dolphins. For Atlantic bluefin tuna and swordfish, the fin rays and fin spines belonging to the fins were considered as appendicular skeleton. For the Atlantic bluefin tuna, we have distinguished anterior and posterior part of the axial skeleton at the limit between precaudal and caudal vertebrae. Since normality and homoscedasticity of the $\delta^{18}\text{O}_p$ values were not validated, we used the non-parametric Mann-Whitney-Wilcoxon to compare median values between two observational series. Statistical tests were performed using R software (R Core Team, 2017) and the level of significance was set at p-value < 0.05. All the p-values resulting from the statistical tests are reported in supplementary material, Table S4.

3. Results

The $\delta^{18}\text{O}_p$ values of *D. delphis delphis*, *C. commersonii kerguelensis*, *T. thynnus* and *X. gladius* are reported in supplementary materials, Tables S2 and S3. A synthesis is provided in Table 1. Intra-skeletal $\delta^{18}\text{O}_p$ variability is represented in Fig. 1A for the North Atlantic *D. delphis delphis* and in Fig. 2A and 2B for osteichthyans. The $\delta^{18}\text{O}_p$ values range from 17.4 ‰ to 19.2 ‰ for the North Atlantic *D. delphis delphis*, from 20.0 ‰ to 22.5 ‰ for *T. thynnus* and from 20.0 ‰ to 22.8 ‰ for *X. gladius*. The results of the two other Delphinidae studied are available in Table 1 and supplementary materials Fig. S1. Intra-bone variability was measured by paired samples on vertebrae in dolphins and osteichthyans and on fin rays in osteichthyans and is systematically lower than inter-bone variability (Table 1). In dolphins, the maximum intra-bone $\delta^{18}\text{O}_p$ variability (0.5 ‰) is three times smaller than the inter-bone $\delta^{18}\text{O}_p$ variability (1.5 ‰; Table 1). In osteichthyans, the intra-bone $\delta^{18}\text{O}_p$ variability can reach 1.1 ‰ in *T. thynnus* and 0.4 ‰ in *X. gladius* but still remains lower to the inter-bone variability (2.5 ‰ for *T. thynnus* and 2.8 ‰

for *X. gladius*). As expected, the intra-bone and the inter-bone $\delta^{18}\text{O}_p$ variability is higher in endothermic fishes than dolphins (Table 1). For dolphins, $\delta^{18}\text{O}_p$ values from the axial skeleton are significantly lower than those of the appendicular ones (p-values < 0.05; Fig. 1B and supplementary material, Fig. S2). Teeth $\delta^{18}\text{O}_p$ values of dolphins are higher than those from axial skeletal (Table 1). Nonetheless, the significance of these differences cannot be tested due to the small number of teeth and skull samples (n = 1 to 3). In *T. thynnus*, the highest mean value of 21.6 ± 0.2 ‰ (1SD, n = 6) is recorded in the posterior part of the axial skeleton, whereas the lowest values (Table 1) are recorded in the skull (20.6 ± 0.5 ‰, 1SD, n = 5) and teeth (20.1 ‰, n = 1). The skull $\delta^{18}\text{O}_p$ values are significantly lower than those of all the other body parts except from those of the anterior part of the axial skeleton (p-value > 0.05; Fig. 2C). The $\delta^{18}\text{O}_p$ values of the skeletal elements belonging to the anterior part of the axial skeleton are significantly lower than those belonging to the posterior part of the axial skeleton (p-value < 0.05; Fig. 2C). The mean $\delta^{18}\text{O}_p$ value of *X. gladius* whole skeleton is 22.0 ± 0.5 ‰ (1SD, n = 33), with the highest mean $\delta^{18}\text{O}_p$ value corresponding to the rostrum (22.3 ± 0.3 ‰, 1SD, n = 5) and the minimum mean value in the skull (20.7 ± 0.6 ‰, n = 3; Table 1). No significant differences in $\delta^{18}\text{O}_p$ values are observed between either axial skeleton and fins or axial skeleton and rostrum, but the $\delta^{18}\text{O}_p$ values are significantly different between fins and rostrum (p-value < 0.05; Fig. 2C). Despite the small number of samples from the skull (n = 3), the $\delta^{18}\text{O}_p$ values from this body region are lower than all the other ones.

To sum up, phosphate oxygen isotope compositions reveal variations for all studied specimens: the appendicular skeleton in dolphins is significantly ^{18}O -enriched compared to the axial skeleton. Swordfish has the lowest $\delta^{18}\text{O}_p$ values in the skull and Atlantic bluefin tuna has the lowest $\delta^{18}\text{O}_p$ values in the skull and skeletal elements positioned near the visceral mass.

Table 1. Summary of the mean oxygen isotopic composition (‰, V-SMOW) of dolphins and osteichthyans.

Species Inventory number	<i>D. delphis delphis</i> M.1162		<i>D. delphis delphis</i> MNHN-ZC-AC-1876-275		<i>C. commersonii kerguelensis</i> MNHN-ZC-AC-1983-058		<i>T. thynnus</i> -		<i>X. gladius</i> -	
	n	Mean ± SD	n	Mean ± SD	n	Mean ± SD	n	Mean ± SD	n	Mean ± SD
All skeletal remains	46	18.3 ± 0.4	33	18.9 ± 0.4	29	18.1 ± 0.4	48	21.3 ± 0.6	33	22.0 ± 0.7
Rostrum									5	22.3 ± 0.3
Teeth	3	18.7 ± 0.2	1	19.0	1	18.6	1	20.1		
Skull	1	18.0			1	18.0	5	20.6 ± 0.5	3	20.6 ± 0.6
Branchial arches							6	21.4 ± 0.8		
Axial skeleton	35	18.1 ± 0.3	25	18.8 ± 0.3	19	18.0 ± 0.4			9	22.2 ± 0.3
- Anterior part							12	21.0 ± 0.5		
- Posterior part							6	21.6 ± 0.2		
Appendicular skeleton	7	18.7 ± 0.4	7	19.3 ± 0.4	8	18.3 ± 0.3				
Fins							18	21.5 ± 0.4	16	22.2 ± 0.3
$\delta^{18}\text{O}_p$ intra-bone variability	16	0.3 ± 0.2	7	0.5 ± 0.2	3	0.1 ± 0.1	2	1.1 ± 0.7	4	0.4 ± 0.3
Max. $\delta^{18}\text{O}_p$ *		19.2*		19.8*		19.0*		22.5		22.8
Min. $\delta^{18}\text{O}_p$ *		17.4*		18.3*		17.5*		20.0		20.0
Mid-range		18.3*		19.0*		18.2*		21.2		21.4
$\Delta\delta^{18}\text{O}_p$ *		1.8*		1.5*		1.5*		2.5		2.8

* Teeth are not taken into account in this calculation

4. Discussion

4.1. Sources of intra-skeletal $\delta^{18}\text{O}_p$ variability

The measured intra-skeletal $\delta^{18}\text{O}_p$ variability may result from two main factors identified as the difference in temperature of bone mineralization across the skeleton as well as changing isotopic compositions of animal body water. We found significant $\delta^{18}\text{O}_p$ differences ($\sim 0.5\%$) between axial and appendicular bones in dolphins that possess the same mineralization process, strongly suggesting a dominant temperature control (Fig. 1B). By contrast, the differences in $\delta^{18}\text{O}_p$ recorded between bones and teeth of dolphins (Table 1; Fig. 1B and supplementary materials, Fig. S2) also previously observed by Barrick et al., (1992) and Amiot et al. (2008), cannot be exclusively attributed to variable body temperature because these elements mineralize at distinct times during ontogeny and possess different rates of remodelling (Myrick, 1991; Ungar, 2010). Indeed, young dolphins breast-feed during the first 12 to 18 months of their life and ingest mother milk that is ^{18}O -enriched compared to environmental water (Wright and Schwarcz, 1998). Furthermore, odontocetes possess only one generation of teeth that grow at very slow rate each year until they reach their adult size. It is thus expected that the oxygen isotope composition of teeth is influenced by the ^{18}O -enriched mother milk unlike bones, which are continuously remodelled, thus erasing the isotopic signal of the early animal's development. Due to the small size of the available teeth, we have sampled and analysed the whole teeth; the $\delta^{18}\text{O}_p$ values therefore integrate the early stages of the animal's development during which it was breast-feed. For osteichthyans such as tunas and billfishes, mineralization timing should affect $\delta^{18}\text{O}_p$ minimally because all skeletal elements are remodelled (Rosenthal, 1963; Meunier and Huysseune, 1992; Atkins et al., 2014) and teeth are continuously renewed in fishes (Witten and Huysseune, 2009; Tucker and Fraser, 2014). The differences in $\delta^{18}\text{O}_p$ values between skeletal elements with comparable timing of mineralization and remodelling rates can therefore be confidently attributed to differences in body temperature (Fig. 2C). Besides, all studied vertebrates are nektonic predators that feed on fishes and invertebrates (Young and Cockcroft,

1994; Kastelein et al., 2000), which in turn possess $\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}$ values similar to that of their surrounding water (Picard et al., 1998; Pucéat et al., 2003) but vary depending on the geographical area where they live. The food being the main source of water in dolphins (Telfer et al., 1970; Hui, 1981; Ortiz, 2001; Rosen and Worthy, 2018), the consumption of prey coming from different water masses should cause variations in their $\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}$. Nevertheless, the seasonal changes in $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ of the water masses in which the sampled marine vertebrates fed are relatively small (± 0.4 ‰; supplementary material, table S5) and cannot fully explain the inter-bone $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ variability reported herein in dolphins and osteichthyans (respectively 1.5 ‰ and 2.5 ‰).

Therefore, the link between $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ values and the intra-individual body temperature differences previously documented among the studied vertebrates strongly suggest that the recorded isotopic variability is mainly due to differences in mineralization temperature rather than different timing of mineralization.

4.2. $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ variations linked to regional heterothermies

4.2.1. Marine mammals

Intra-skeletal $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ variability of dolphins (mapped in Fig. 1A, and supplementary material, Fig. S1) shows an isotopic enrichment in the appendicular skeleton relative to the axial one. This indicates a lower mineralization temperature in the appendicular skeleton. This observation is consistent with the thermoregulatory strategies used by cetaceans having a trunk at a nearly constant temperature of 36 ± 2 °C (Morrison, 1962; Hampton et al., 1971; Yeates and Houser, 2008), in agreement with their high metabolic activity (Williams et al., 2001), a thick layer of blubber (Lockyer, 1986; Hashimoto et al., 2015) and counter-current heat exchangers which limit heat losses at the extremities (Scholander and Schevill, 1955). Counter-current heat exchangers, defined by a particular spatial arrangement of the cardiovascular system, causes cooling of the blood from the arteries in contact with the veins and results in

body temperature proximodistal gradient (Irving and Hart, 1957). The little information available for dolphins mentioned body temperature variation of 9 °C in the limbs whereas trunk body temperature remains constant (Tomilin, 1950).

The temperature differences between limb and trunk in the sampled dolphins can be calculated using differences in their $\delta^{18}\text{O}_p$ values and the phosphate-water temperature scale published by Lécuyer et al. (2013):

$$T^{\circ}\text{C} = 117.4 - 4.5 (\delta^{18}\text{O}_p - \delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}) \quad (\text{Eq.1})$$

Assuming only slight seasonal changes in marine mammal $\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}$ we calculated differences in mineralization temperature between limbs and trunk of 2 ± 0.5 °C for *D. delphis delphis*, and 1 ± 0.5 °C for *C. commersonii kerguelensis*. In other words, our data show that the mineralization temperature of the bone is about 2°C lower in the limbs than in the rest of the skeleton in *D. delphis delphis* and 1 °C in *C. commersonii kerguelensis*. The estimated temperature differences are lower than those recorded by classical methods (respectively 1 °C and 9 °C; Tomilin, 1950). This difference could be explained by the time average recorded in the bones. The time record being long, in the order of several years (Rosenthal, 1963; Riccialdelli et al., 2010; Browning et al., 2014), the estimates inferred from bone $\delta^{18}\text{O}_p$ represent a long-term average value than precise temperature at a specific time and probably mitigate these temperature differences.

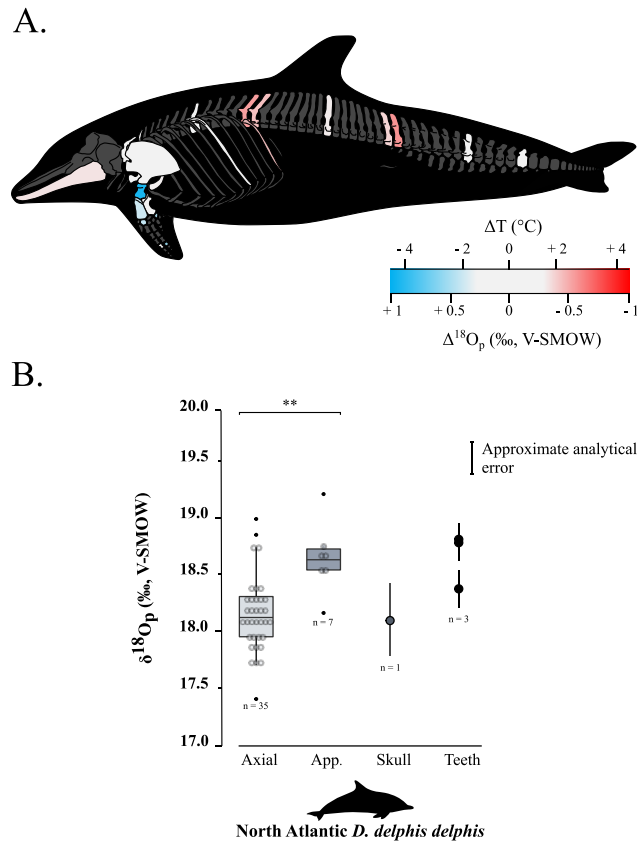


Figure 1. A. Oxygen isotope variability within the skeleton of a North Atlantic *D. delphis delphis* (M.1162). Bone $\Delta^{18}\text{O}_p$ correspond to the difference between bone $\delta^{18}\text{O}_p$ value and an average value of the skeleton expressed as its mid-range value $((\delta^{18}\text{O}_{\text{max}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{min}})/2)$. For paired skeletal elements as well as vertebrae centra and neural spines, the mean value is used. **B.** Boxplots showing the $\delta^{18}\text{O}_p$ values of skeletal regions for a North Atlantic *D. delphis delphis*. Asterisks indicate the significance of the observed differences between pairs of groups: ** for $p < 0.01$. Outliers are plotted as small black circles. Abbreviation = App.: appendicular skeleton.

4.2.2. Endothermic fishes

Locally high body temperatures have been recorded in several species of tunas (Carey and Lawson, 1973; Graham and Dickson, 2001) and billfishes (Carey, 1982) using classical methods. Heat in tunas is generated in visceras (Carey et al., 1984), red swimming and extraocular muscles (Guppy et al., 1979); this heat is then retained by counter-current heat

exchangers (Block and Finnerty, 1994; Dickson and Graham, 2004). Unlike most teleosts, tunas have red muscles positioned close to the spine, limiting heat transfer from the body to the surrounding aquatic medium (Graham and Dickson, 2004). Our $\delta^{18}\text{O}_p$ values and their variations across the body are in agreement with the temperature heterogeneities previously measured by other techniques (*e.g.* Carey and Teal, 1966; Carey et al., 1971, 1984; Graham and Dickson, 2001), with in particular the lowest $\delta^{18}\text{O}_p$ values measured in the skull and vertebrae near the visceral mass (Table 1 and Fig. 2C). Estimated temperature heterogeneities of tuna assuming slight seasonal changes in $\delta^{18}\text{O}_{bw}$ are of 2 ± 0.5 °C between fins and the visceral mass region and 4 ± 0.5 °C between fins and skull (Fig. 3A). These results are consistent with *in situ* body temperature measurements which indicate a strong thermal gradient ranging from 4 to 20 °C but most of the time between 5 and 10 °C between core temperature and environmental water depending on both the red muscle activity of the tuna and the temperature of the surrounding water (Carey and Teal, 1966; Carey et al., 1971; Carey and Lawson, 1973; Carey et al., 1984). The $\delta^{18}\text{O}_p$ values of the teeth indicate that they mineralized at a significantly higher temperature than the fins and the posterior part of the axial skeleton. This is the result of the high efficiency of the *rete mirabile* present near the gills which limits the heat losses associated with ram ventilation (Graham and Dickson, 2001). However, the absolute temperature differences inferred from the two methods are difficult to compare as for dolphins. The high $\delta^{18}\text{O}_p$ variability observed in branchial arches can be explained by variable thermal exchanges between hot blood and cold environmental water.

Swordfish have warm brain and eyes through a unique heater organ associated with the rectus eye muscle (Carey, 1982; Block, 1987) linked to a system of counter-current exchangers and buried in a thick adipose mass that stores the heat produced (Block, 1986, 1991). This mechanism allows the swordfish brain temperature to be 5 °C to 30 °C warmer than the surrounding water while the rest of its body remains close to water temperature (Carey, 1982, 1990; Schwab, 2002; Stoehr et al., 2018). Our $\delta^{18}\text{O}_p$ values and the use of the Eq.(1) (Fig. 3A)

indicate that the skull temperature is approximately 7 ± 0.5 °C warmer than the rest of the body which is consistent with the *in situ* temperature measurements (Carey, 1982, 1990; Fritsches et al., 2005).

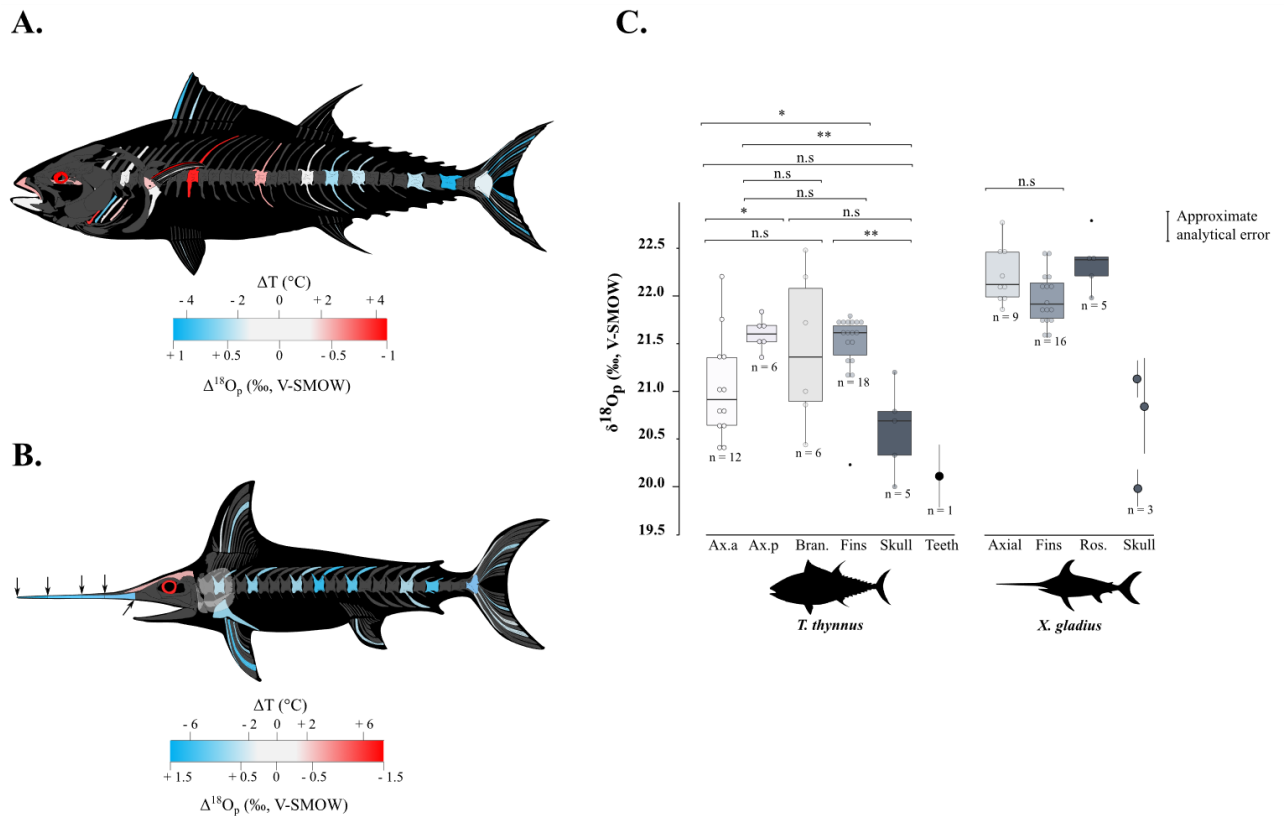


Figure 2. Oxygen isotope variability within the skeleton of *T. thynnus* (A) and *X. gladius* (B). For each specimen, bone $\Delta^{18}O_p$ correspond to the difference between bone $\delta^{18}O_p$ value and an average value of the skeleton expressed as its mid-range value ($(\delta^{18}O_{max} - \delta^{18}O_{min})/2$). For paired skeletal elements as well as vertebrae centra and neural spines and fin spines and rays, the mean value is used. The arrows represented on the swordfish's skull represents the precise location of the sampling. C. Boxplots showing the $\delta^{18}O_p$ values of skeletal regions for *T. thynnus* and *X. gladius*. Asterisks indicate the significance of the observed differences between pairs of groups: ns (not significant) for $p > 0.05$, * for $p < 0.05$, ** for $p < 0.01$ (highly significant difference). Outliers are plotted as small black circles. Abbreviations = Ax.a: axial anterior, Ax.p: axial posterior, Bran.: branchial arches and Ros.: rostrum.

4.3. Implications for extant and extinct marine vertebrates

The proposed oxygen isotope thermometry complements conventional approaches and thermal imaging methods. The use of oxygen isotopes represents a valuable alternative method to access temperature heterogeneities over the body in marine vertebrates for which loggers are difficult to install and operate. Unlike techniques involving surgical implants (Carey and Teal, 1966; Ponganis et al., 2008), isotopic method does not require the handling of living animals, that can punctually increase their body temperature due to stress (Bouwknicht et al., 2007). Despite the need of already dead specimens from collections or museums, these results open up new perspectives for thermophysiological studies both on extant organisms that are difficult to monitor (*e.g.* whales) or which are rare (abyssal organisms), but also on extinct marine vertebrates for which only the skeleton is available (*e.g.* Steller's sea cow, extinct cetaceans and marine reptiles such as ichthyosaurs, plesiosaurs...). Beyond these (paleo-)biological implications, our results also highlight a major issue concerning the use of random skeletal elements of marine vertebrates (*e.g.* chondrichthyans and osteichthyans or cetacean bones and teeth) for the reconstruction of paleoceanographic parameters based on the oxygen isotope composition of bioapatite (*e.g.* seawater temperatures and $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ values). Intra-skeletal variability resulting from regional heterothermies can lead to overestimate seawater temperature or underestimate $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ values when applying existing fractionation equations that have been established assuming an isotopic homogeneity of the skeleton, to isolated skeletal elements (Fig. 3A, B). For example, the maximum $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ difference of 2.8 ‰ measured between two bones of the swordfish can result in an overestimation of 10 °C of seawater temperature when applying the phosphate-water temperature scale of Lécuyer et al. (2013) (Fig. 3A). Along the same lines, the maximum $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ difference of 1.8 ‰ measured between two bones of the North Atlantic short-beaked common dolphin can result in an $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ underestimation of 1.7 ‰ when applying the fractionation equation published by Ciner et al. (2016): $\delta^{18}\text{O}_{\text{w}} = 0.95317 (\pm 0.03293) \delta^{18}\text{O}_{\text{p}} - 17.971 (\pm 0.605)$, $r = 0.97253$ (Fig. 3B). It is noteworthy

that existing fractionation equations available for chondrichthyans and osteichthyans or cetaceans were established mixing various skeletal elements including axial or appendicular bones and teeth (Longinelli and Nuti, 1973; Kolodny et al., 1983; Yoshida and Miyazaki, 1991; Lécuyer et al., 2013; Ciner et al., 2016). In order to perform accurate paleoceanographic reconstructions, existing fractionation equations will therefore need to be updated to take into account regional heterothermies.

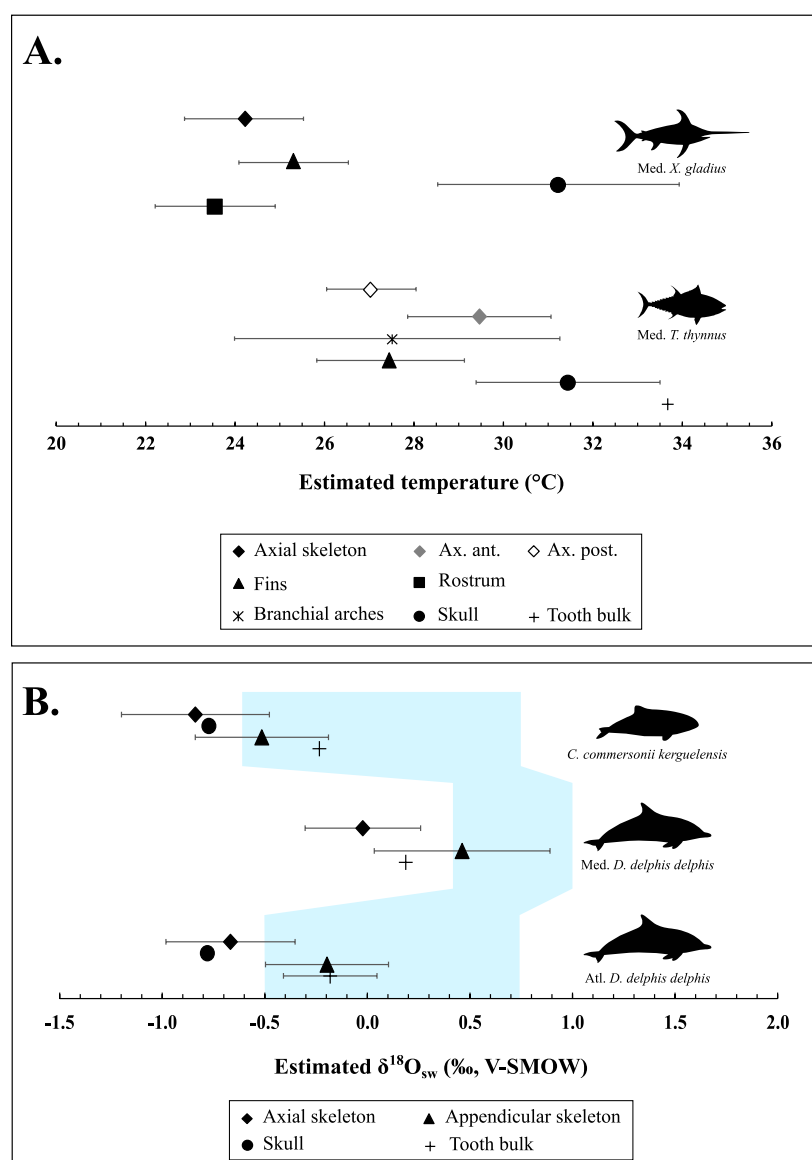


Figure 3. A. Mean estimated hydroxylapatite mineralization temperature from the phosphate-water oxygen fractionation equation published by Lécuyer et al. (2013), where body water

oxygen isotope composition ($\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}$) for osteichthyans is assumed to be equal to the $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ value. Temperature estimates were done with the mean annual oxygen isotope composition of the Mediterranean Sea ($\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}} = 1.5 \pm 0.4 \text{ ‰}$; electronic supplementary material, table S5). Error bars correspond to 1SD. **B.** Mean estimated $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ from the phosphate-water oxygen fractionation equation for cetaceans published by Ciner et al. (2016). Error bars correspond to 1SD and the shaded blue form corresponds to the real measured $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ values ((LeGrande and Schmidt, 2006). Abbreviations = Med.: Mediterranean Sea, Atl.: Atlantic Ocean.

5. Conclusion

Detailed intra-skeletal $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ mapping allows regional heterothermies in marine vertebrates to be documented. Calculated $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ -derived temperatures are consistent with temperature heterogeneities recorded by classical methods (Tomilin, 1950; Carey, 1982; Graham and Dickson, 2001). This opens up new perspectives on the determination of the thermoregulatory strategies of present-day marine vertebrates for which conventional methods of body temperature measurements are difficult to apply. This also allows the investigation of the thermophysiology of extinct vertebrates because the oxygen isotope composition of hydroxylapatite phosphate can be preserved in the fossil record. However, these results highlight the need to update the existing fractionation equations established for chondrichthyans and osteichthyans or cetaceans as they do not consider the significant intra-skeletal $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ variability caused by regional heterothermies.

Data accessibility.

Stable oxygen isotope compositions are provided in Excel tables as electronic supplementary materials. Information about Atlantic bluefin tuna are also mentioned in supplementary materials.

Funding.

This work was supported by the ANR-18-CE31-0020 “Oxymore” program (N.S., R.A., G.S., C.L., S.C., P.V.).

Author contribution.

P. Vincent, G. Suan, R. Amiot and N. Séon conceived and designed the study. Material preparation and data collection were performed by N. Séon, R. Amiot, F. Demaret, A. Vinçon-Laugier, S. Charbonnier and P. Vincent. Material analysis were performed by N. Séon, R. Amiot, F. Fourel and C. Lécuyer. The first draft of the manuscript was written by N. Séon, R. Amiot and P. Vincent, and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Competing interests.

The authors declare that they have no conflict of interest.

Acknowledgments.

The authors thank C. Lefèvre (MNHN) and W. Dabin (PELAGIS) for providing materials. Finally, we thank editor S. Bouillon and the two anonymous referees for helpful comments and suggestions.

References

- Amiot, R., Göhlich, U. B., Lécuyer, C., De Muizon, C., Cappetta, H., Fourel, F., Héran, M.-A., and Martineau, F.:** Oxygen isotope compositions of phosphate from Middle Miocene–Early Pliocene marine vertebrates of Peru, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **264**, 85–92, **2008**.
- Atkins, A., Dean, M. N., Habegger, M.-L., Motta, P. J., Ofer, L., Repp, F., Shipov, A., Weiner, S., Currey, J. D., and Shahar, R.:** Remodeling in bone without osteocytes: billfish challenge bone structure–function paradigms, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **111**, 16047–16052, **2014**.
- Barrick, R. E.:** Isotope paleobiology of the vertebrates: ecology, physiology, and diagenesis, *Paleontol. Soc. Pap.*, **4**, 101–137, **1998**.
- Barrick, R. E. and Showers, W. J.:** Thermophysiology of *Tyrannosaurus rex*: evidence from oxygen isotopes, *Science*, **265**, 222–224, **1994**.
- Barrick, R. E. and Showers, W. J.:** Oxygen isotope variability in juvenile dinosaurs (*Hypacrosaurus*): evidence for thermoregulation, *Paleobiology*, **21**, 552–560, **1995**.
- Barrick, R. E., Fischer, A. G., Kolodny, Y., Luz, B., and Bohaska, D.:** Cetacean bone oxygen isotopes as proxies for Miocene ocean composition and glaciation, *Palaios*, **7**, 521–531, **1992**.
- Barrick, R. E., Showers, W. J., and Fischer, A. G.:** Comparison of thermoregulation of four ornithischian dinosaurs and a varanid lizard from the Cretaceous Two Medicine Formation: evidence from oxygen isotopes, *Palaios*, 295–305, **1996**.
- Barrick, R. E., Stoskopf, M. K., Marcot, J. D., Russell, D. A., and Showers, W. J.:** The thermoregulatory functions of the *Triceratops* frill and horns: heat flow measured with oxygen isotopes, *J. Vertebr. Paleontol.*, **18**, 746–750, **1998**.
- Bernal, D., Dickson, K. A., Shadwick, R. E., and Graham, J. B.:** Analysis of the evolutionary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas, *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.*, **129**, 695–726, **2001**.
- Blank, J. M., Morrissette, J. M., Farwell, C. J., Price, M., Schallert, R. J., and Block, B. A.:** Temperature effects on metabolic rate of juvenile Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis*, *J. Exp. Biol.*, **210**, 4254–4261, **2007**.
- Bligh, J. and Johnson, K. G.:** Glossary of terms for thermal physiology., *J. Appl. Physiol.*, **35**, 941–961, **1973**.
- Block, B. A.:** Structure of the brain and eye heater tissue in marlins, sailfish, and spearfishes, *J. Morphol.*, **190**, 169–189, **1986**.

- Block, B. A.:** Billfish brain and eye heater: a new look at nonshivering heat production, *Physiology*, **2**, 208–213, **1987**.
- Block, B. A.:** Evolutionary novelties: how fish have built a heater out of muscle, *Am. Zool.*, **31**, 726–742, **1991**.
- Block, B. A. and Finnerty, J. R.:** Endothermy in fishes: a phylogenetic analysis of constraints, predispositions, and selection pressures, *Environ. Biol. Fishes*, **40**, 283–302, **1994**.
- Bouwknicht, J. A., Olivier, B., and Paylor, R. E.:** The stress-induced hyperthermia paradigm as a physiological animal model for anxiety: a review of pharmacological and genetic studies in the mouse, *Neurosci. Biobehav. Rev.*, **31**, 41–59, **2007**.
- Browning, N. E., Dold, C., I-Fan, J., and Worthy, G. A.:** Isotope turnover rates and diet–tissue discrimination in skin of *ex situ* bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*), *J. Exp. Biol.*, **217**, 214–221, **2014**.
- Cannon, B. and Nedergaard, J. A. N.:** Brown adipose tissue: function and physiological significance, *Physiol. Rev.*, **84**, 277–359, **2004**.
- Carey, F. G.:** A brain heater in the swordfish, *Science*, **216**, 1327–1329, **1982**.
- Carey, F. G.:** Further observations on the biology of the swordfish, *Plan. Future Billfishes Natl. Coalit. Mar. Conserv. Inc Savannah Ga.*, 102–122, **1990**.
- Carey, F. G. and Lawson, K. D.:** Temperature regulation in free-swimming bluefin tuna, *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.*, **44**, 375–392, **1973**.
- Carey, F. G. and Teal, J. M.:** Heat conservation in tuna fish muscle, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **56**, 1464, **1966**.
- Carey, F. G., Teal, J. M., Kanwisher, J. W., Lawson, K. D., and Beckett, J. S.:** Warm-bodied fish, *Am. Zool.*, **11**, 137–143, **1971**.
- Carey, F. G., Kanwisher, J. W., and Stevens, E. D.:** Bluefin tuna warm their viscera during digestion, *J. Exp. Biol.*, **109**, 1–20, **1984**.
- Carey, F. G., Scharold, J. V., and Kalmijn, A. J.:** Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course, *Mar. Biol.*, **106**, 329–342, **1990**.
- Chenery, C., Müldner, G., Evans, J., Eckardt, H., and Lewis, M.:** Strontium and stable isotope evidence for diet and mobility in Roman Gloucester, UK, *J. Archaeol. Sci.*, **37**, 150–163, **2010**.
- Ciner, B., Wang, Y., and Parker, W.:** Oxygen isotopic variations in modern cetacean teeth and bones: implications for ecological, paleoecological, and paleoclimatic studies, *Sci. Bull.*, **61**, 92–104, **2016**.
- Clauzel, T., Richardin, P., Ricard, J., Le Béchenec, Y., Amiot, R., Fourel, F., Phouybanhdyt, B., Vinçon-Laugier, A., Flandrois, J.-P., and Lécuyer, C.:** The

- Gauls experienced the Roman Warm Period: Oxygen isotope study of the Gallic site of Thézy-Glimont, Picardie, France, *J. Archaeol. Sci. Rep.*, **34**, 102595, **2020**.
- Coulson, A. B., Kohn, M. J., Shirley, M., Joyce, W. G., and Barrick, R. E.:** Phosphate–oxygen isotopes from marine turtle bones: Ecologic and paleoclimatic applications, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **264**, 78–84, **2008**.
- Crowson, R. A., Showers, W. J., Wright, E. K., and Hoering, T. C.:** Preparation of phosphate samples for oxygen isotope analysis, *Anal. Chem.*, **63**, 2397–2400, **1991**.
- Dickson, K. A. and Graham, J. B.:** Evolution and consequences of endothermy in fishes, *Physiol. Biochem. Zool.*, **77**, 998–1018, **2004**.
- Eichhorn, G., Groscolas, R., Le Glaunec, G., Parisel, C., Arnold, L., Medina, P., and Handrich, Y.:** Heterothermy in growing king penguins, *Nat. Commun.*, **2**, 1–7, **2011**.
- Fourel, F., Martineau, F., Lécuyer, C., Kupka, H.-J., Lange, L., Ojeimi, C., and Seed, M.:** $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratio measurements of inorganic and organic materials by elemental analysis–pyrolysis–isotope ratio mass spectrometry continuous-flow techniques, *Rapid Commun. Mass Spectrom.*, **25**, 2691–2696, **2011**.
- Fritsches, K. A., Brill, R. W., and Warrant, E. J.:** Warm eyes provide superior vision in swordfishes, *Curr. Biol.*, **15**, 55–58, **2005**.
- Graham, J. B. and Dickson, K. A.:** Anatomical and physiological specializations for endothermy, *Fish Physiol.*, **19**, 121–165, **2001**.
- Graham, J. B. and Dickson, K. A.:** Tuna comparative physiology, *J. Exp. Biol.*, **207**, 4015–4024, **2004**.
- Guppy, M., Hulbert, W. C., and Hochachka, P. W.:** Metabolic sources of heat and power in tuna muscles: II. Enzyme and metabolite profiles, *J. Exp. Biol.*, **82**, 303–320, **1979**.
- Halas, S. and Szaran, J.:** Improved thermal decomposition of sulfates to SO_2 and mass spectrometric determination of $\delta^{34}\text{S}$ of IAEA SO-5, IAEA SO-6 and NBS-127 sulfate standards, *Rapid Commun. Mass Spectrom.*, **15**, 1618–1620, **2001**.
- Halas, S., Skrzypek, G., Meier-Augenstein, W., Pelc, A., and Kemp, H. F.:** Inter-laboratory calibration of new silver orthophosphate comparison materials for the stable oxygen isotope analysis of phosphates, *Rapid Commun. Mass Spectrom.*, **25**, 579–584, **2011**.
- Hampton, I. F. G., Whittow, G. C., Szekerczes, J., and Rutherford, S.:** Heat transfer and body temperature in the Atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, *Int. J. Biometeorol.*, **15**, 247–253, **1971**.
- Hashimoto, O., Ohtsuki, H., Kakizaki, T., Amou, K., Sato, R., Doi, S., Kobayashi, S., Matsuda, A., Sugiyama, M., and Funaba, M.:** Brown adipose tissue in cetacean blubber, *PLoS One*, **10**, **2015**.

- Hui, C. A.:** Seawater consumption and water flux in the common dolphin *Delphinus delphis*, *Physiol. Zool.*, **54**, 430–440, **1981**.
- Hut, G.:** Consultants' Group Meeting on Stable Isotope Reference Samples for Geochemical and Hydrological Investigations, IAEA Vienna 16–18 Sept. 1985 Rep. Dir. Gen. Int. At. Energy Agency Int. At. Energy Agency Vienna, **42**, **1987**.
- Irving, L. and Hart, J. S.:** The metabolism and insulation of seals as bare-skinned mammals in cold water, *Can. J. Zool.*, **35**, 497–511, **1957**.
- Irving, L. and Krog, J.:** Temperature of skin in the Arctic as a regulator of heat, *J. Appl. Physiol.*, **7**, 355–364, **1955**.
- Kastelein, R. A., Macdonald, G. J., and Wiepkema, P. R.:** A note on food consumption and growth of common dolphins (*Delphinus delphis*), *J. Cetacean Res. Manag.*, **2**, 69–74, **2000**.
- Kolodny, Y., Luz, B., and Navon, O.:** Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites, I. Fish bone apatite—rechecking the rules of the game, *Earth Planet. Sci. Lett.*, **64**, 398–404, **1983**.
- Lécuyer, C., Grandjean, P., O'Neil, J. R., Cappetta, H., and Martineau, F.:** Thermal excursions in the ocean at the Cretaceous—Tertiary boundary (northern Morocco): $\delta^{18}\text{O}$ record of phosphatic fish debris, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **105**, 235–243, **1993**.
- Lécuyer, C., Amiot, R., Touzeau, A., and Trotter, J.:** Calibration of the phosphate $\delta^{18}\text{O}$ thermometer with carbonate–water oxygen isotope fractionation equations, *Chem. Geol.*, **347**, 217–226, **2013**.
- Legendre, L. J. and Davesne, D.:** The evolution of mechanisms involved in vertebrate endothermy, *Philos. Trans. R. Soc. B*, **375**, 20190136, **2020**.
- LeGrande, A. N. and Schmidt, G. A.:** Global gridded data set of the oxygen isotopic composition in seawater, *Geophys. Res. Lett.*, **33**, **2006**.
- Linnæus, C.:** Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis., Tomus Ed. Decima Reformata 1–41–824 HolmiæSalvius, **1758**.
- Lockyer, C.:** Body fat condition in Northeast Atlantic fin whales, *Balaenoptera physalus*, and its relationship with reproduction and food resource, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 142–147, **1986**.
- Longinelli, A.:** Oxygen isotopes in mammal bone phosphate: a new tool for paleohydrological and paleoclimatological research?, *Geochim. Cosmochim. Acta*, **48**, 385–390, **1984**.

- Longinelli, A. and Nuti, S.:** Revised phosphate-water isotopic temperature scale, *Earth Planet. Sci. Lett.*, **19**, 373–376, **1973**.
- Luz, B., Kolodny, Y., and Horowitz, M.:** Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water, *Geochim. Cosmochim. Acta*, **48**, 1689–1693, **1984**.
- McMaster, M. K. and Downs, C. T.:** Thermal variability in body temperature in an ectotherm: Are cloacal temperatures good indicators of tortoise body temperature?, *J. Therm. Biol.*, **38**, 163–168, **2013**.
- Meunier, F. J. and Huysseune, A.:** The concept of bone tissue in Osteichthyes, *Neth. J. Zool.*, **1992**.
- Missell, C. A.:** Thermoregulatory adaptations of *Acrocanthosaurus atokensis* - evidence from oxygen isotopes, **2004**.
- Morrison, P.:** Body temperatures in some Australian mammals. III. Cetacea (Megaptera), *Biol. Bull.*, **123**, 154–169, **1962**.
- Myrick, A. C.:** Some new and potential uses of dental layers in studying delphinid populations, Pages 251-279 K Pryor KS Norris Eds Dolphin Soc. *Discov. Puzzles Univ Calif. Press* Be, **1991**.
- Ortiz, R. M.:** Osmoregulation in marine mammals, *J. Exp. Biol.*, **204**, 1831–1844, **2001**.
- Picard, S., Garcia, J.-P., Lécuyer, C., Sheppard, S. M., Cappetta, H., and Emig, C. C.:** $\delta^{18}\text{O}$ values of coexisting brachiopods and fish: Temperature differences and estimates of paleo–water depths, *Geology*, **26**, 975–978, **1998**.
- Ponganis, P. J., Van Dam, R. P., Levenson, D. H., Knower, T., Ponganis, K. V., and Marshall, G.:** Regional heterothermy and conservation of core temperature in emperor penguins diving under sea ice, *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.*, **135**, 477–487, **2003**.
- Ponganis, P. J., Kreutzer, U., Stockard, T. K., Lin, P.-C., Sailasuta, N., Tran, T.-K., Hurd, R., and Jue, T.:** Blood flow and metabolic regulation in seal muscle during apnea, *J. Exp. Biol.*, **211**, 3323–3332, **2008**.
- Pucéat, E., Lécuyer, C., Sheppard, S. M., Dromart, G., Reboulet, S., and Grandjean, P.:** Thermal evolution of Cretaceous Tethyan marine waters inferred from oxygen isotope composition of fish tooth enamels, *Paleoceanography*, **18**, 1–12, **2003**.
- R Core Team:** R: A language and environment for statistical computing, Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing., **2017**.

- Riccialdelli, L., Newsome, S. D., Fogel, M. L., and Goodall, R. N. P.:** Isotopic assessment of prey and habitat preferences of a cetacean community in the southwestern South Atlantic Ocean, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **418**, 235–248, **2010**.
- Robineau, D., Goodall, R. N. P., Pichler, F., and Baker, C. S.:** Description of a new subspecies of Commerson's dolphin, *Cephalorhynchus commersonii* (Lacépède, 1804), inhabiting the coastal waters of the Kerguelen Islands, **2007**.
- Rommel, S. A., Pabst, D. A., McLellan, W. A., Mead, J. G., and Potter, C. W.:** Anatomical evidence for a countercurrent heat exchanger associated with dolphin testes, *Anat. Rec.*, **232**, 150–156, **1992**.
- Rosen, D. A. and Worthy, G. A.:** Nutrition and energetics, in: CRC handbook of marine mammal medicine, *CRC Press*, 695–738, **2018**.
- Rosenthal, H. L.:** Uptake, turnover and transport of bone seeking elements in fishes, *Ann. N. Y. Acad. Sci. US*, **109**, **1963**.
- Rummel, A. D., Swartz, S. M., and Marsh, R. L.:** Warm bodies, cool wings: regional heterothermy in flying bats, *Biol. Lett.*, **15**, 20190530, **2019**.
- Scholander, P. F. and Schevill, W. E.:** Counter-current vascular heat exchange in the fins of whales, *J. Appl. Physiol.*, **8**, 279–282, **1955**.
- Schwab, I. R.:** These eyes are hot..., *Br. J. Ophthalmol.*, **86**, 266–266, **2002**.
- Stoehr, A., St. Martin, J., Aalbers, S., Sepulveda, C., and Bernal, D.:** Free-swimming swordfish, *Xiphias gladius*, alter the rate of whole body heat transfer: morphological and physiological specializations for thermoregulation, *ICES J. Mar. Sci.*, **75**, 858–870, **2018**.
- Stoskopf, M. K., Barrick, R. E., and Showers, W. J.:** Oxygen isotope variability in bones of wild caught and constant temperature reared sub-adult American alligators, *J. Therm. Biol.*, **26**, 183–191, **2001**.
- Tattersall, G. J., Andrade, D. V., and Abe, A. S.:** Heat exchange from the toucan bill reveals a controllable vascular thermal radiator, *Science*, **325**, 468–470, **2009**.
- Telfer, N., Cornell, L. H., and Prescott, J. H.:** Do dolphins drink water?, *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, **157**, 555–558, **1970**.
- Tomilin, A. G.:** Notes on Siberian white-sided dolphin, *Rybn. Khozaistvo*, **26**, 50–53, **1950**.
- Tucker, A. S. and Fraser, G. J.:** Evolution and developmental diversity of tooth regeneration, in: *Seminars in cell & developmental biology*, 71–80, **2014**.
- Ungar, P. S.:** Mammal teeth: origin, evolution, and diversity, John Hopkins University Press, **2010**.

- Vennemann, T. W., Hegner, E., Cliff, G., and Benz, G. W.:** Isotopic composition of recent shark teeth as a proxy for environmental conditions, *Geochim. Cosmochim. Acta*, **65**, 1583–1599, **2001**.
- Watanabe, Y. Y., Goldman, K. J., Caselle, J. E., Chapman, D. D., and Papastamatiou, Y. P.:** Comparative analyses of animal-tracking data reveal ecological significance of endothermy in fishes, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **112**, 6104–6109, **2015**.
- Williams, T. M., Haun, J., Davis, R. W., Fuiman, L. A., and Kohin, S.:** A killer appetite: metabolic consequences of carnivory in marine mammals, *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.*, **129**, 785–796, **2001**.
- Witten, P. E. and Huysseune, A.:** A comparative view on mechanisms and functions of skeletal remodelling in teleost fish, with special emphasis on osteoclasts and their function, *Biol. Rev.*, **84**, 315–346, **2009**.
- Wright, L. E. and Schwarcz, H. P.:** Stable carbon and oxygen isotopes in human tooth enamel: identifying breastfeeding and weaning in prehistory, *Am. J. Phys. Anthropol. Off. Publ. Am. Assoc. Phys. Anthropol.*, **106**, 1–18, **1998**.
- Yeates, L. C. and Houser, D. S.:** Thermal tolerance in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*), *J. Exp. Biol.*, **211**, 3249–3257, **2008**.
- Yoshida, N. and Miyazaki, N.:** Oxygen isotope correlation of cetacean bone phosphate with environmental water, *J. Geophys. Res. Oceans*, **96**, 815–820, **1991**.
- Young, D. D. and Cockcroft, V. G.:** Diet of common dolphins (*Delphinus delphis*) off the south-east coast of southern Africa: opportunism or specialization?, *J. Zool.*, **234**, 41–53, **1994**.

Supplementary materials

Supplementary materials

To

Intra-skeletal variability in phosphate oxygen isotope composition reveals regional heterothermies in marine vertebrates.

Nicolas Séon¹, Romain Amiot², Guillaume Suan², Christophe Lécuyer^{2,a}, François Fourel³, Fabien Demaret⁴, Arnaud Vinçon-Laugier², Sylvain Charbonnier¹ & Peggy Vincent¹

¹ Centre de Recherche en Paléontologie - Paris (CR2P), CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, UPMC, Sorbonne Université, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05

² Univ Lyon, UCBL, ENSL, UJM, CNRS, LGL-TPE, F-69622, Villeurbanne, France.

³ Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, CNRS UMR 5023, Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France

⁴ Observatoire PELAGIS, UMS 3462 CNRS/Université de La Rochelle, Pôle Analytique, 5 allée de l'Océan, 17000 La Rochelle, France

^a Also at Institut Universitaire de France

Corresponding author: Nicolas Séon, nicolas.seon@edu.mnhn.fr

Supplementary information: 1

Supplementary figures: 2

Supplementary tables: 5 (cf. supplementary excel file)

Supplementary information 1:

Information concerning the studied Mediterranean *Thunnus thynnus*.

The Atlantic bluefin tuna was purchased from the ITM Intermarché fish shop located in Chatillon sur Chalaronne (01400, France). The specimen was fished on 02/18/2020 in the western Mediterranean Sea off the Spanish coast. The number assigned by the Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentacion of the Spanish government is: ESP 0209208.

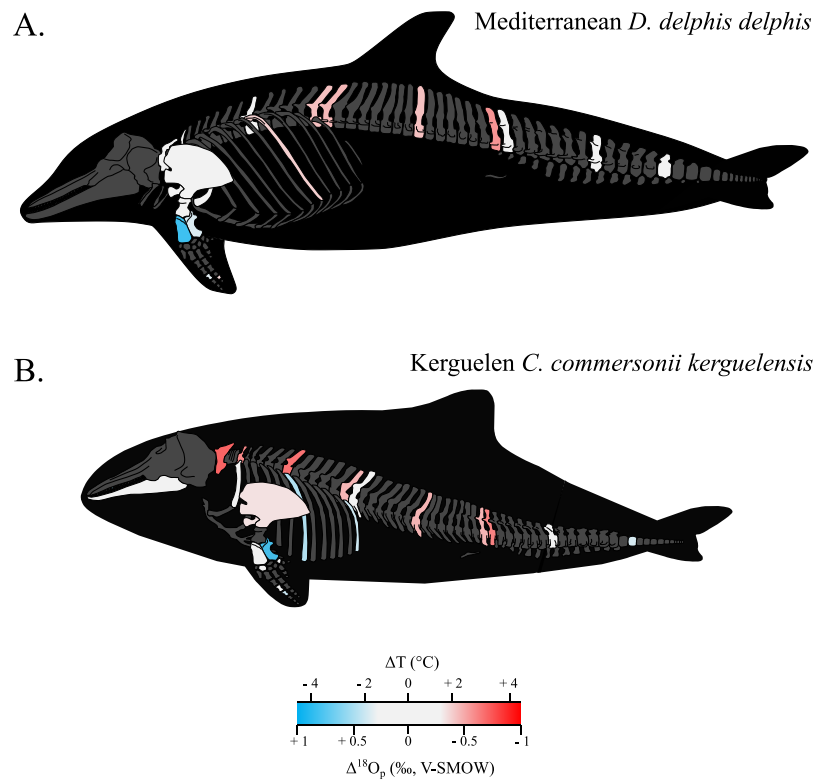


Fig. S1. Oxygen isotope variability within the skeleton of **A)** the Mediterranean *D. delphis delphis* (MNHN-ZC-AC-1876-275) and **B)** the *C. commersonii kerguelensis* from Kerguelen Islands (MNHN-ZC-AC-1983-058). Bone $\Delta^{18}O_p$ correspond to the difference between bone $\delta^{18}O_p$ value and an average value of the skeleton expressed as its mid-range value $((\delta^{18}O_{max} - \delta^{18}O_{min})/2)$. For paired skeletal elements as well as vertebrae centra and neural spines, the mean value is used.

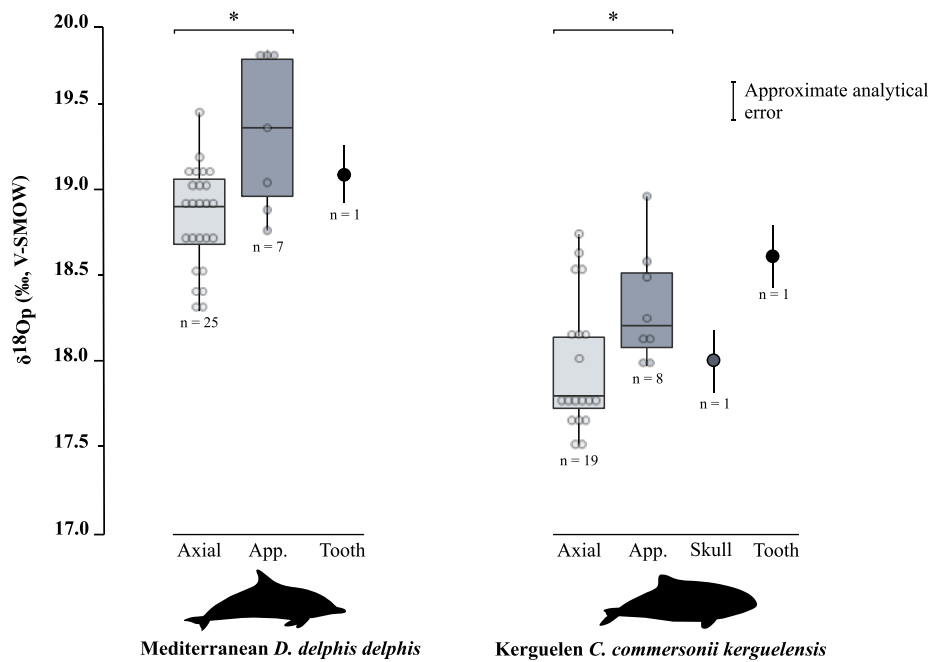


Fig. S2. Boxplots showing the $\delta^{18}O_p$ values of skeletal regions for Mediterranean *D. delphis* (MNHN-ZC-AC-1876-275) and Kerguelen *C. commersonii kerguelensis* (MNHN-ZC-AC-1983-058). Asterisks indicate the significance of the observed differences between pairs of groups: * for $p < 0.05$. Outliers are plotted as small black circles. **Abbreviation= App.:** appendicular skeleton.

Table S1. Information about studied specimens.

Collection number	Taxon	Thermoregulatory strategy	Distribution area	Sex	Size (m)	Weight (kg)	Death date	Death location
M.1162	<i>Delphinus delphis delphis</i> Linnaeus, 1758	Whole-body endothermy	North Atlantic	F	2.08	-	02/08/1980	Saint Denis d'Oléron, France
MNHN-ZC-AC-1876-275	<i>Delphinus delphis delphis</i> Linnaeus, 1758	Whole-body endothermy	Western Mediterranean Sea	-	~ 1.65	-	1876	El Kalla, Algeria
MNHN-ZC-AC-1983-058	<i>Cephalorhynchus commersonii kerguelensis</i> Robineau, Goodall, Pichler & Baker, 2007	Whole-body endothermy	South of the Indian Ocean	M	~ 1.64	70	01/11/1983	Kerguelen Islands
-	<i>Thunnus thynnus</i> Linnaeus, 1758	Cranial and red-muscle endothermy	Western Mediterranean Sea	-	1.4	26	02/18/2020	Off the Spanish coasts
-	<i>Xiphias gladius</i> Linnaeus, 1758	Cranial endothermy	Western Mediterranean Sea	-	1.6	29.5	02/19/2020	Off the French coasts

Table S2. Oxygen isotope compositions of dolphins phosphate are reported along with their corresponding sample location.

Collection Number	Taxon	#Sample	Skeletal element	Sample location	Body region	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)		
						Mean	SD	N
MNHN-ZM-AC-1876-275	<i>Delphinus delphis delphis</i>	MDD1	Epistropheus	centrum, cranial face	Axial	19.0	0.2	5
		MDD2	Epistropheus	neural spine	Axial	19.2	0.2	5
				Δ centrum - neural spine		-0.2		
		MDD3	1st thoracic vertebra	centrum, caudal face	Axial	18.7	0.1	5
		MDD4	1st thoracic vertebra	neural spine, left side	Axial	19.4	0.1	5
				Δ centrum - neural spine		0.7		
		MDD5	7th thoracic vertebra	centrum, caudal face	Axial	18.5	0.1	5
		MDD6	7th thoracic vertebra	neural spine, left side	Axial	19.1	0.1	5
				Δ centrum - neural spine		0.6		
		MDD7	14th thoracic vertebra	centrum, caudal face	Axial	18.4	0.2	5
		MDD8	14th thoracic vertebra	neural spine, left side	Axial	18.9	0.2	5
				Δ centrum - neural spine		0.5		
		MDD9	1st lumbar vertebra	centrum, cranial face	Axial	18.5	0.2	5
		MDD10	1st lumbar vertebra	neural spine, left side	Axial	18.7	0.1	4
				Δ centrum - neural spine		0.2		
		MDD11	11th lumbar vertebra	centrum, caudal face	Axial	18.3	0.1	5
		MDD12	11th lumbar vertebra	neural spine, left side	Axial	19.1	0.2	5
				Δ centrum - neural spine		0.8		
MDD13	20th lumbar vertebra	centrum, cranial face	Axial	18.4	0.1	5		
MDD14	20th lumbar vertebra	neural spine, left side	Axial	18.7	0.2	4		
		Δ centrum - neural spine		0.3				
MDD15	1st caudal vertebra	neural spine	Axial	19.1	0.2	5		
MDD16	8th caudal vertebra	neural spine	Axial	18.9	0.2	5		
MDD17	14th caudal vertebra	centrum and neural spine	Axial	19.0	0.1	5		
MDD18	1st left rib	caudal face, distal	Axial	19.1	0.1	5		

MDD19	1st right rib	caudal face, distal	Axial	18.7	0.1	5
MDD20	7th left rib	proximal	Axial	18.7	0.2	5
MDD21	7th right rib	proximal	Axial	18.3	0.2	5
MDD22	7th left rib	distal	Axial	18.9	0.2	5
MDD23	7th right rib	distal	Axial	18.9	0.2	4
MDD26	Left scapula	anterior side	Axial	19.1	0.1	5
MDD27	Right scapula	anterior side	Axial	19.0	0.2	5
MDD28	Left humerus	Posterior part	Appendicular skeleton	18.9	0.1	4
MDD30	Left radius	Anterior part	Appendicular skeleton	19.8	0.1	5
MDD31	Right radius	Anterior part	Appendicular skeleton	19.8	0.1	5
MDD32	Left ulna	posterior part	Appendicular skeleton	19.8	0.1	5
MDD33	Right ulna	posterior part	Appendicular skeleton	19.0	0.1	5
MDD34	Phalanx	medial face	Appendicular skeleton	19.4	0.2	4
MDD35	Phalanx	medial face	Appendicular skeleton	18.8	0.1	5
MDD36	Tooth	Left maxillar	Tooth	19.0	0.1	5
				<hr/>		
				Min. $\delta^{18}\text{O}_p$	18.3	
				Max. $\delta^{18}\text{O}_p$	19.8	
				Mean $\delta^{18}\text{O}_p$	18.9	SD 0.4
				$\Delta\delta^{18}\text{O}_p$	1.5	
				Mid-range	19.0	

M.1162	<i>Delphinus delphis delphis</i>	DD1	Epistropheus	centrum, caudal face	Axial	18.1	0.3	3
		DD2	Epistropheus	neural spine	Axial	18.2	0.5	4
						Δ centrum - neural spine	0.1	
		DD3	1st thoracic vertebra	centrum, caudal face	Axial	18.1	0.1	4
		DD4	1st thoracic vertebra	neural spine, left side	Axial	18.3	0.1	4

		Δ centrum - neural spine			0.2		
DD5	7th thoracic vertebra	centrum, caudal face	Axial		18.3	0.5	4
DD6	7th thoracic vertebra	neural spine, left side	Axial		18.7	0.5	4
		Δ centrum - neural spine			0.4		
DD7	14th thoracic vertebra	centrum, caudal face	Axial		18.2	0.2	4
DD8	14th thoracic vertebra	neural spine, left side	Axial		17.4	0.3	5
		Δ centrum - neural spine			0.8		
DD9	1st lumbar vertebra	centrum, caudal face	Axial		17.7	0.1	4
DD10	1st lumbar vertebra	neural spine, left side	Axial		18.1	0.2	5
		Δ centrum - neural spine			0.4		
DD11	11th lumbar vertebra	centrum, caudal face	Axial		18.1	0.2	4
DD12	11th lumbar vertebra	neural spine, left side	Axial		17.9	0.2	4
		Δ centrum - neural spine			0.2		
DD13	21st lumbar vertebra	centrum, caudal face	Axial		18.0	0.1	5
DD14	21st lumbar vertebra	neural spine, left side	Axial		18.0	0.1	5
		Δ centrum - neural spine			0.0		
DD15	1st caudal vertebra	centrum, cranial face	Axial		17.7	0.1	5
DD16	1st caudal vertebra	neural spine, left side	Axial		17.8	0.1	5
		Δ centrum - neural spine			0.1		
DD17	8th caudal vertebra	centrum, caudal face	Axial		18.2	0.1	5
DD18	8th caudal vertebra	neural spine, left side	Axial		18.0	0.1	4
		Δ centrum - neural spine			-0.2		
DD19	15th caudal vertebra	centrum, cranial face	Axial		18.2	0.1	4
DD20	15th caudal vertebra	neural spine, left side	Axial		18.7	0.3	4
		Δ centrum - neural spine			0.5		
DD21	29th caudal vertebra	centrum, caudal face	Axial		19.0	0.2	4
DD22	Left scapula	anterior side	Axial		18.4	0.3	4
DD23	Right scapula	anterior side	Axial		18.2	0.1	4
DD24	Left humerus	medio-anterior side	Appendicular skeleton		19.2	0.2	4
DD25	Left radius	ventro-anterior side	Appendicular skeleton		18.6	0.2	5

DD26	Left ulna	ventro-posterior side	Appendicular skeleton	18.5	0.3	5
DD27	Left? Scaphoid		Appendicular skeleton	18.6	0.2	4
DD28	Phalanx	II.3	Appendicular skeleton	18.2	0.2	4
DD29	Phalanx	III.2	Appendicular skeleton	18.7	0.3	4
DD30	Left? Ulnare	medial face	Appendicular skeleton	18.7	0.3	4
DD31	Left mandible		Skull	18.0	0.4	5
DD32	1st left rib	proximal	Axial	17.7	0.1	5
DD33	1st left rib	distal	Axial	18.1	0.2	4
		Δ intra-rib		-0.4		
DD34	1st right rib	proximal	Axial	18.3	0.1	4
DD35	1st right rib	distal	Axial	18.0	0.1	5
		Δ intra-rib		0.3		
DD36	7th left rib	proximal	Axial	18.1	0.2	5
DD37	7th left rib	distal	Axial	18.3	0.1	5
		Δ intra-rib		-0.2		
DD38	7th right rib	proximal	Axial	18.1	0.2	5
DD39	7th right rib	distal	Axial	18.3	0.2	4
		Δ intra-rib		0.2		
DD40	14th left rib	proximal	Axial	18.1	0.2	5
DD41	14th left rib	distal	Axial	18.9	0.1	5
		Δ intra-rib		-0.8		
DD42	14th right rib	proximal	Axial	17.9	0.1	4
DD43	14th right rib	distal	Axial	18.4	0.2	5
		Δ intra-rib		-0.5		
DD44	Symphysal teeth	Bulk	Tooth	18.8	0.1	4
DD45	Intermedial teeth	Bulk	Tooth	18.4	0.1	3
DD46	Posterior teeth	Bulk	Tooth	18.8	0.2	5
				<hr/>		
				Min. $\delta^{18}\text{O}_p$	17.4	

Max. $\delta^{18}\text{O}_p$	19.2		
Mean $\delta^{18}\text{O}_p$	18.3	SD	0.4
$\Delta\delta^{18}\text{O}_p$	1.8		
Mid-range	18.3		

MNHN-ZC-AC-1983-058	<i>Cephalorhynchus commersonii kerguelensis</i>	CC1	Left mandible	medial face	Skull	18.0	0.2	4
		CC2	Epistropheus	centrum, cranial face	Axial	17.5	0.2	4
		CC3	Epistropheus	neural spine, left side	Axial	17.6	0.2	3
				Δ centrum - neural spine		0.1		
		CC4	1st thoracic vertebra	centrum, left side	Axial	17.8	0.2	4
		CC5	1st thoracic vertebra	neural spine, left side	Axial	17.8	0.1	3
				Δ centrum - neural spine		0.0		
		CC6	7th thoracic vertebra	centrum, right side	Axial	17.7	0.1	5
		CC7	7th thoracic vertebra	neural spine, right side	Axial	17.5	0.2	5
				Δ centrum - neural spine		-0.2		
		CC8	13th thoracic vertebra	centrum, right side	Axial	17.8	0.2	5
		CC9	1st lumbar vertebra	centrum, right side	Axial	18.1	0.1	4
		CC10	8th lumbar vertebra	centrum, right side	Axial	17.8	0.2	5
		CC11	16th lumbar vertebra	centrum, right side	Axial	17.8	0.1	5
		CC12	1st caudal vertebra	centrum, right side	Axial	17.7	0.1	5
		CC13	8th caudal vertebra	centrum, right side	Axial	18.1	0.2	4
		CC14	16th caudal vertebra	centrum, right side	Axial	18.5	0.2	5
		CC15	Left scapula	medio-anterior side	Axial	18.2	0.2	5
		CC16	Right scapula	medio-anterior side	Axial	17.7	0.1	4
		CC17	Left radius	medio-anterior side	Appendicular skeleton	18.5	0.1	5
CC18	Left ulnare	medial face	Appendicular skeleton	18.0	0.1	4		
CC19	Phalanx, II.1 (left forelimb)	medial face	Appendicular skeleton	18.1	0.1	4		
CC20	Right radius	medio-anterior side	Appendicular skeleton	18.0	0.2	5		

CC21	Right ulna	medio-anterior side	Appendicular skeleton	19.0	0.2	4
CC22	Right scaphoid	medial face	Appendicular skeleton	18.2	0.2	5
CC23	Right ulnare	medial face	Appendicular skeleton	18.1	0.1	5
CC24	Phalanx, II.2 (right forelimb)	medial face	Appendicular skeleton	18.6	0.1	5
CC25	1st left rib	distal	Axial	18.0	0.1	4
CC26	1st right rib	distal	Axial	18.6	0.1	5
CC27	7th left rib	mediane part	Axial	18.7	0.1	5
CC28	13th left rib	medio-distal part	Axial	18.5	0.2	5
CC29	Tooth	bulk, 23th of the left maxilla	Tooth	18.6	0.1	5
		Min. $\delta^{18}\text{O}_p$		17.5		
		Max. $\delta^{18}\text{O}_p$		19.0		
		Mean $\delta^{18}\text{O}_p$		18.1	SD	0.4
		$\Delta\delta^{18}\text{O}_p$		1.5		
		Mid-range		18.2		

Table S3. Oxygen isotope compositions of osteichthyans phosphate are reported along with their corresponding sample location. Abbreviations = Ax.A: axial anterior, Ax.P: axial posterior.

Collection Number	Taxon	# Sample	Skeletal element	Sample location	Body region	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)		
						Mean	SD	N
-	<i>Thunnus thynnus</i>	TT1	Right scapula		Ax. A	21.4	0.2	5
		TT2	Right coracoid		Ax. A	21.7	0.3	4
		TT3	4 th vertebra	centrum and lateral sides	Ax. A	21.0	0.1	5
		TT4	4 th vertebra	neural spine, proximal part	Ax. A	22.2	0.3	4
		TT5	4 th vertebra	neural spine, distal part	Ax. A	20.6	0.1	3
				Δ		1.6		
		TT6	12 th vertebra	centrum and lateral sides	Ax. A	20.4	0.3	4
		TT7	12 th vertebra	neural spine, proximal part	Ax. A	20.6	0.3	5
		TT8	12 th vertebra	neural spine, distal part	Ax. A	21.0	0.2	5
				Δ		0.6		
		TT9	18 th vertebra	centrum and lateral sides	Ax. A	20.7	0.3	5
		TT12	22 th vertebra	centrum and lateral sides	Ax. P	21.3	0.3	5
		TT17	24 th vertebra	centrum and lateral sides	Ax. P	21.7	0.1	5
		TT19	26 th vertebra	centrum and lateral sides	Ax. P	21.7	0.1	5
		TT21	30 th vertebra	centrum and lateral sides	Ax. P	21.5	0.1	4
		TT22	32 th vertebra	centrum and lateral sides	Ax. P	21.8	0.2	3
		TT23	Uropyle	centrum and lateral sides	Ax. P	21.5	0.2	5
		TT25	3rd fin rays of the pelvic fin	distal part	Fin	21.6	0.1	5
		TT28	1st fin rays of the upper caudal fin	medial part	Fin	21.6	0.2	4
		TT30	4th fin rays of the upper caudal fin	proximal part	Fin	21.7	0.2	5

TT33	4th fin rays of the lower caudal fin	distal part	Fin	21.7	0.1	5
TT35	6th fin rays of the upper caudal fin	distal part	Fin	21.7	0.2	5
TT37	6th fin rays of the lower caudal fin	distal part	Fin	21.3	0.1	5
TT38	10th fin rays of the upper caudal fin	proximal part	Fin	21.8	0.3	5
TT40	10th fin rays of the lower caudal fin	distal part	Fin	21.8	0.1	5
TT41	1st fin rays of the first dorsal fin	proximal part	Fin	21.7	0.2	5
TT42	3rd fin rays of the dorsal fin	medio-distal part	Fin	21.7	0.1	5
TT44	1st fin rays of the right pectoral fin	distal part	Fin	21.7	0.2	5
TT45	7 to 9th fin rays of the right pectoral fin	medio-distal part	Fin	21.3	0.2	4
TT46	24 to 32th fin rays of the right pectoral fin	bulk	Fin	21.2	0.2	4
TT48	7 and 8th fin rays of the anal fin	distal part	Fin	21.6	0.3	5
TT50	4 to 7th fin rays of the second dorsal fin	distal part	Fin	21.1	0.2	3
TT51	8th fin rays of the second dorsal fin	proximal part	Fin	21.5	0.2	5
TT52	Branchial arch	medio-distal part	Branchial arch	22.5	0.2	5
TT53	Branchial arch	medio-distal part	Branchial arch	22.2	0.2	5
TT54	Branchial arch	medio-distal part	Branchial arch	21.7	0.2	5
TT55	Branchial arch	medio-distal part	Branchial arch	20.9	0.2	5
TT56	Branchial arch	medio-distal part	Branchial arch	20.4	0.3	3
TT57	Branchial arch	medio-distal part	Branchial arch	21.0	0.5	4
TT58	Parasphenoid		Skull	20.8	0.3	5
TT59	Teeth (n = 76), right dentary and premaxilla	bulk	Teeth	20.1	0.3	5
TT60	Left sclerotic ring	bulk	Skull	20.0	0.2	5
TT61	Right sclerotic ring	bulk	Skull	20.3	0.2	4
TT62	1st vertebra	centrum and lateral sides	Ax. A	21.3	0.1	5
TT63	Left scapula		Ax. A	20.4	0.2	4
TT64	Left coracoid		Ax. A	20.8	0.2	5

TT65	1st fin rays of the left pectoral fin	proximal part	Fin	20.2	0.2	3
TT66	9-10th fin rays of the left pectoral fin	medial part	Fin	21.6	0.1	3
TT67	Left premaxilla		Skull	20.7	0.3	4
TT69	Left dentary		Skull	21.2	0.2	4
				Min. $\delta^{18}\text{O}_p$	20.0	
				Max. $\delta^{18}\text{O}_p$	22.5	
				Mean $\delta^{18}\text{O}_p$	21.3	SD 0.6
				$\Delta\delta^{18}\text{O}_p$	2.5	
				Mid-range	21.2	

-	<i>Xiphias gladius</i>						
	XG1	Right scapula		Axial	22.1	0.1	4
	XG2	3 rd vertebra	centrum, lateral sides	Axial	22.1	0.1	5
	XG3	1st fin rays of the dorsal fin	bulk	Fin	21.8	0.2	5
	XG4	4th fin rays of the dorsal fin	proximal part	Fin	21.8	0.1	5
	XG5	4th fin rays of the dorsal fin	medial part	Fin	22.2	0.2	5
			Δ		0.4		
	XG9	3rd fin rays of the anal fin	medio-distal part	Fin	21.9	0.1	5
	XG10	21 st vertebra	centrum, lateral sides	Axial	22.5	0.1	5
	XG11	Last vertebra	centrum, lateral sides	Axial	22.0	0.1	5
	XG12	1st fin rays of the lower caudal fin	bulk	Fin	21.7	0.1	5
	XG13	1st fin rays of the upper caudal fin	bulk	Fin	21.6	0.1	5
	XG15	4th fin rays of the lower caudal fin	proximal part	Fin	21.8	0.2	
	XG16	6th fin rays of the lower caudal fin	proximal part	Fin	21.6	0.3	5
	XG17	6th fin rays of the lower caudal fin	distal part	Fin	21.7	0.2	5
			Δ		0.1		
	XG18	6th fin rays of the upper caudal fin	proximal part	Fin	22.1	0.1	5

XG19	6th fin rays of the upper caudal fin	distal part	Fin	21.9	0.1	5
		Δ		-0.2		
XG20	9th fin rays of the lower caudal fin	proximal part	Fin	22.1	0.1	5
XG21	9th fin rays of the upper caudal fin	proximal part	Fin	22.1	0.1	5
XG23	1st fin rays of the right pectoral fin	distal part	Fin	22.2	0.3	4
XG25	3rd fin rays of the right pectoral fin	distal part	Fin	22.4	0.1	5
XG27	6th fin rays of the right pectoral fin	distal part	Fin	22.4	0.2	5
XG28	Rostrum	60 cm from the base	Rostrum	22.8	0.1	5
XG29	Rostrum	45 cm from the base	Rostrum	22.4	0.4	4
XG30	Rostrum	30 cm from the base	Rostrum	22.4	0.1	5
XG31	Rostrum	15 cm from the base	Rostrum	22.0	0.2	4
XG32	Rostrum	base, 0 cm	Rostrum	22.2	0.2	5
		Δ		0.8		
XG33	6 th vertebra	centrum, lateral sides	Axial	22.2	0.2	5
XG34	10 th vertebra	centrum, lateral sides	Axial	22.0	0.2	4
XG35	12 th vertebra	centrum, lateral sides	Axial	22.8	0.2	4
XG36	15 th vertebra	centrum, lateral sides	Axial	22.5	0.2	4
XG37	19 th vertebra	centrum, lateral sides	Axial	21.9	0.3	5
XG38	Neurocranium	frontal	Skull	21.1	0.2	5
XG39	Left sclerotic ring	bulk	Skull	20.8	0.5	4
XG40	Right sclerotic ring	bulk	Skull	20.0	0.2	4
		Min. $\delta^{18}\text{O}_p$		20.0		
		Max. $\delta^{18}\text{O}_p$		22.8		
		Mean $\delta^{18}\text{O}_p$		22.0	SD	0.5
		$\Delta\delta^{18}\text{O}_p$		2.8		

Table S4. p-values from the Mann-Whitney statistical test. In the tables, skeleton is abbreviated as Skel., appendicular as App. and branchial archs as Bran. Statistical tests were performed when each skeletal part has at least 5 sampled skeletal elements.

North Atlantic <i>D. delphis delphis</i> (M.1162)	Axial Skel. (n = 35)	App. Skel. (n = 7)	Skull (n = 1)	Teeth (n = 3)		
Axial Skel.	-	0.0024	-	-		
App. Skel.	-	-	-	-		
Skull	-	-	-	-		
Teeth	-	-	-	-		
Mediterranean <i>D. delphis delphis</i> (MNHN-ZC-AC-1876-275)	Axial Skel. (n = 25)	App. Skel. (n = 7)	Teeth (n = 1)			
Axial Skel.	-	0.02	-			
App. Skel.	-	-	-			
Skull	-	-	-			
Teeth	-	-	-			
Kerguelen <i>C. commersonii kerguelensis</i> (MNHN-ZC-AC-1983-058)	Axial Skel. (n = 19)	App. Skel. (n = 8)	Skull (n = 1)	Teeth (n = 1)		
Axial Skel.	-	0.0393	-	-		
App. Skel.	-	-	-	-		
Skull	-	-	-	-		
Teeth	-	-	-	-		
Mediterranean <i>X. gladius</i>	Axial Skel. (n = 20)	Fins (n = 8)	Rostrum (n=4)	Skull (n = 3)		
Axial Skel.	-	0.0506	-	-		
Fins	-	-	-	-		
Rostrum	-	-	-	-		
Skull	-	-	-	-		
Mediterranean <i>T.thynnus</i>	Axial Skel. Ant (n = 10)	Axial Skel. Post (n = 8)	Bran. (n = 6)	Fins (n = 18)	Skull (n=5)	Teeth (n=1)
Axial Skel. Ant	-	0.0277	0.2608	0.0167	0.1876	-
Axial Skel. Post	-	-	0.9361	0.7131	0.0081	-
Bran.	-	-	-	0.9733	0.0828	-
Fins	-	-	-	-	0.004	-
Skull	-	-	-	-	-	-
Teeth	-	-	-	-	-	-

Table S5. Marine surface water $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ (‰, V-SMOW) values of water masses in which lived dolphins and osteichthyans specimens. Data were downloaded from GISS.

Location	GPS coordinates		Years sampled	Depth (m)	$\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ (‰, V-SMOW)			Salinity			Temperature (°C)		
	Latitude (°N)	Longitude (°E)			Mean (n)	SD	Range	Mean (n)	SD	Range	Mean (n)	SD	Range
Mediterranean Sea	30 to 45	-10 to 40	1949 - 1990	0 - 300	1.5 (608)	0.4	0.5 to 4	38.4 (271)	0.7	36.4 to 39.6	16 (246)	3	12 to 28
	30 to 45	-10 to 40	1949 - 1990	0 - 1000	1.5 (855)	0.2	0.5 to 2.4	38.5 (417)	0.5	36.4 to 39.6	15 (388)	3	12 to 28
North Atlantic	-50 to 50	-45 to 10	1949 - 2008	0 - 300	0.6 (207)	0.4	-0.6 to 1.4	36.5 (238)	1.2	33.1 to 38.5	17 (227)	5	5 to 29
Kerguelen Islands	-50 to -40	50 to 90	1969 - 2006	0 - 300	-0.1 (200)	0.3	-0.6 to 0.8	34.1 (170)	0.5	33.6 to 35.4	8 (182)	4	2 to 18

4.3.2 *Le phoque commun Phoca vitulina vitulina*

Quarante-deux prélèvements (n = 42) ont été réalisés sur 37 éléments squelettiques du phoque commun de la Baie de Somme (France) selon la procédure détaillée dans la **section 3.6.2**. Les poudres d'os et de dents ont, comme les échantillons de Delphinidae et d'Osteichthyes, été traitées selon le protocole de Crowson *et al.* (1991) légèrement modifié par Lécuyer *et al.* (1993), afin de mesurer la composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate de la bioapatite. Les mesures ont été réalisées au sein de la Plateforme d'Ecologie Isotopique du LEHNA (Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France). Les phosphates d'argent précipités à partir du standard NIST SRM 120c ont été analysés à plusieurs reprises ($\delta^{18}\text{O}_p = 21,9 \pm 0,2 \text{ ‰}$; n = 12) avec les échantillons de phosphate d'argent dérivés de la bioapatite du phoque commun pour s'assurer qu'aucun fractionnement isotopique ne s'était produit pendant la préparation chimique. Les valeurs sont reportées dans le **Tableau 3** et se répartissent entre 15,7 ‰ et 18,3 ‰. La valeur moyenne est égale à 17,2 ‰, la médiane égale à 17,3 ‰ et le mid-range ([valeur maximale – valeur minimale] /2) égale à 17,0 ‰.

Tableau 3 : Composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate ($\delta^{18}\text{O}_p$) de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de *Phoca vitulina vitulina* (MNHN-ZC-AC-1894-524).
Abréviations : Sq. = squelette, Stylo. = stylopode, Zeugo. = zeugopode.

Numéro de collection	Taxon	# échantillon	Élément squelettique	Localisation du prélèvement	Région squelettique	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)			
						Moyenne	SD	N	
MNHN-ZC-AC-1894-524	<i>Phoca vitulina vitulina</i>	PV1	1 ^{ère} vertèbre cervicale	centrum, face antérieure	Sq. Axial	16,0	0,2	4	
		PV2	2 ^{nde} vertèbre lombaire	centrum, face postérieure	Sq. Axial	16,5	0,1	5	
		PV3	2 ^{nde} vertèbre lombaire	Epine neurale	Sq. Axial	17,3	0,1	5	
					Δ centrum – épine neurale		-0,8		
		PV4	5 ^{ème} vertèbre lombaire	centrum, face postérieure	Sq. Axial	16,8	0,2	5	
		PV5	5 ^{ème} vertèbre lombaire	Epine neurale	Sq. Axial	17,5	0,1	5	
					Δ centrum – épine neurale		-0,8		
		PV6	1 ^{ère} vertèbre caudale	centrum	Sq. Axial	16,9	0,2	4	
		PV7	Dernière vertèbre caudale	bulk	Sq. Axial	17,6	0,1	5	
		PV8	1 ^{ère} vertèbre thoracique	centrum, face postérieure	Sq. Axial	16,8	0,1	5	
		PV9	1 ^{ère} vertèbre thoracique	Epine neurale	Sq. Axial	17,5	0,1	5	
					Δ centrum – épine neurale		-0,7		
		PV10	5 ^{ème} vertèbre thoracique	centrum, face postérieure	Axiale	16,5	0,2	4	
		PV11	5 ^{ème} vertèbre thoracique	Epine neurale	Sq. Axial	17,4	0,1	5	
					Δ centrum – épine neurale		-0,9		
		PV12	Dernière vertèbre thoracique	centrum, face postérieure	Sq. Axial	16,0	0,1	5	
		PV13	Dernière vertèbre thoracique	Epine neurale	Sq. Axial	17,6	0,1	4	
					Δ centrum – épine neurale		-1,6		
		PV14	Radius droit	diaphyse	Stylo. Zeugo. Ant.	17,4	0,1	5	
		PV15	Radius gauche	diaphyse	Stylo. Zeugo. Ant.	17,5	0,1	4	
		PV16	Ulna droit	diaphyse	Stylo. Zeugo. Ant.	17,5	0,1	5	
		PV17	Ulna gauche	diaphyse	Stylo. Zeugo. Ant.	17,3	0,1	5	
		PV18	Humérus gauche	diaphyse	Stylo. Zeugo. Ant.	17,2	0,1	5	
		PV19	Humérus droit	diaphyse	Stylo. Zeugo. Ant.	17,4	0,1	3	
		PV20	Scapula gauche		Sq. Axial	17,4	0,1	4	
		PV21	Scapula droite		Sq. Axial	17,0	0,3	5	
		PV22	Fémur gauche	diaphyse	Stylo. Zeugo. Post.	17,1	0,2	5	
		PV23	Fémur droit	diaphyse	Stylo. Zeugo. Post.	17,0	0,2	5	
		PV24	Pubis gauche		Sq. Axial	17,2	0,1	5	
		PV25	Tibia gauche	diaphyse	Stylo. Zeugo. Post.	16,8	0,2	5	
PV26	Tibia droit	diaphyse	Stylo. Zeugo. Post.	16,9	0,2	5			
PV27	Fibula gauche	diaphyse	Stylo. Zeugo. Post.	16,5	0,3	5			
PV28	Fibula droit	diaphyse	Stylo. Zeugo. Post.	16,8	0,2	5			
PV29	1 ^{ère} côte gauche	Partie médiane	Sq. Axial	17,0	0,2	5			
PV30	5 ^{ème} côte gauche	Partie médiane	Sq. Axial	17,0	0,1	5			

PV31	5 ^{ème} côte droite	Partie médiane	Sq. Axial	16,7	0,3	5
PV32	15 ^{ème} côte gauche	Partie distale	Sq. Axial	16,9	0,2	5
PV33	I,2	Diaphyse, membre AG	Autopode antérieur	18,0	0,1	5
PV34	Métacarpe III	Diaphyse, membre AG	Autopode antérieur	18,2	0,2	5
PV35	III,2	Diaphyse, membre AG	Autopode antérieur	18,2	0,2	5
PV36	V,1	Diaphyse, membre AG	Autopode antérieur	17,9	0,1	5
PV37	I,2	Diaphyse, membre PG	Autopode postérieur	18,2	0,1	5
PV38	Métatarse III	Diaphyse, membre PG	Autopode postérieur	18,3	0,2	5
PV39	III,2	Diaphyse, membre PG	Autopode postérieur	18,2	0,1	3
PV40	V,1	Diaphyse, membre PG	Autopode postérieur	18,2	0,1	5
PV41	Mandibule gauche		Crâne	17,8	0,2	5
PV42	3 ^{ème} prémolaire du maxillaire (P3)	Email	Dent	15,7	0,2	5

Min. $\delta^{18}\text{O}_p$	15,7			
Max. $\delta^{18}\text{O}_p$	18,3			
Moyenne $\delta^{18}\text{O}_p$	17,2	SEM	0,6	
$\Delta\delta^{18}\text{O}_p$	2,6			
Mid-range	17,2			

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ mesurées sur les 37 éléments squelettiques du spécimen de phoque commun présentent une certaine variabilité entre les régions squelettiques (**Figure 60A & 60B**). Les éléments squelettiques composant l'extrémité distale des membres, ici regroupés au sein des régions squelettiques appelées « Autopode ant.» et « Autopode post.», ont des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ plus élevées que celles obtenues pour les éléments squelettiques du squelette axial et du complexe stylo-pode-zeugopode antérieur et postérieur (**Tableau 4 ; Figure 60**). Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ entre le stylo-pode et le zeugopode antérieur et postérieur semblent elles aussi être différentes mais compte tenu du faible nombre de données cela n'a pu être testé statistiquement (**Figure 60B**).

Tableau 4 : Valeur moyenne et erreur standard sur la moyenne (SEM) du $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite par région squelettique du spécimen MNHN-ZC-AC-1894-524 de *Phoca vitulina vitulina*.

$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)		
Région squelettique	Moyenne \pm SEM	n
Dent	15,7	1
Crâne	17,8	1
Squelette axial	17,0 \pm 0,5	20
Stylopode / zeugopode antérieur	17,4 \pm 0,1	6
Stylopode / zeugopode postérieur	16,9 \pm 0,2	6
Autopode antérieur	18,1 \pm 0,2	4
Autopode postérieur	18,2 \pm 0,1	4

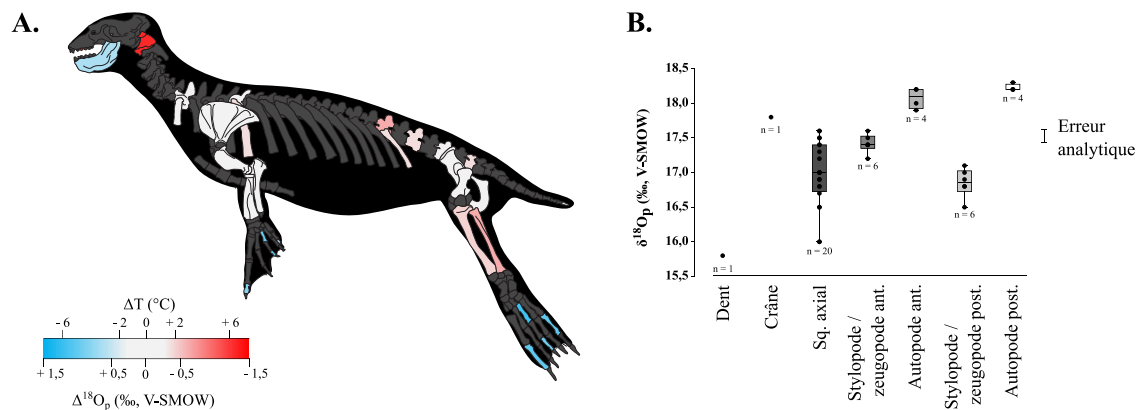


Figure 60 : **A.** Variabilité intra-squelettique des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ au sein du squelette d'un phoque commun provenant de la Baie de Somme (MNHN-ZC-AC-1894-524). Le $\Delta^{18}\text{O}_p$ correspond à la différence entre la valeur du $\delta^{18}\text{O}_p$ de l'élément squelettique et la valeur du mid-range ($(\delta^{18}\text{O}_{p-\text{max}} - \delta^{18}\text{O}_{p-\text{min}})/2$). Lorsque les éléments squelettiques droit et gauche ont été échantillonnés (par exemple tibia gauche et droit), la valeur moyenne est utilisée. De même, lorsque l'épine neurale et le centrum d'une même vertèbre sont échantillonnés. **B.** Boîtes à moustaches illustrant les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ par région squelettique. **Abréviations :** Sq. = squelette ; ant. = antérieur et post. = postérieur.

Chez le phoque commun, l'eau corporelle à partir de laquelle se forme la bioapatite provient majoritairement de l'eau contenue dans les proies et de l'eau produite par le métabolisme (Depocas *et al.*, 1971). La composition isotopique de l'eau corporelle ($\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$) est donc en partie influencée par les variations de $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau environnementale, ce qui pourrait justifier les variations de $\delta^{18}\text{O}_p$ observées à l'échelle intra-squelettique. Or, les variations saisonnières du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ ne peuvent expliquer la variabilité spatiale des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite car l'enregistrement isotopique des éléments squelettiques couvre une période de temps de plusieurs années. De plus, si la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ était liée à des variations du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$, les variations seraient aléatoires et non dépendantes de la région squelettique considérée. Il est donc raisonnable de

considérer que les variations de $\delta^{18}\text{O}_p$ observées à l'échelle intra-squelettique sont le reflet de différences de températures corporelles plutôt que de la variabilité à long terme de la composition isotopique de l'eau corporelle.

En effet, les extrémités des membres ou autopodes regroupant les métatarses, les métacarpes et les phalanges sont des zones non isolées par la fourrure et l'épaisse couche de tissus adipeux présente chez les Phocidae (Liwanag *et al.*, 2012). Ces zones non isolées, considérées comme des fenêtres thermiques, sont le lieu privilégié d'échanges de chaleur entre l'organisme et l'environnement (Pitcher, 1986), et disposent de températures quelques degrés inférieurs à celle de la masse viscérale (Miller et Irving, 1975 ; Andrews, 1999). Cette observation issue des méthodes de thermométrie classique pourrait expliquer les différences de $\delta^{18}\text{O}_p$ observées entre le squelette axial et les autopodes mais également entre les éléments du stylo-pode et du zeugopode et les autopodes (Figure 60). L'écart de $\delta^{18}\text{O}_p$ d'environ 1 ‰ (Tableau 4) entre la région axiale et les autopodes convertit en écart de température, selon la relation établie par Lécuyer *et al.* (2013), représente une différence de température corporelle de 4 à 5 °C (Figure 60A) et apparaît cohérente avec les données de thermométrie classique (Miller et Irving, 1975 ; Andrews, 1999), en tenant compte que l'enregistrement isotopique du tissu osseux est lissé sur plusieurs années.

L'autre différence majeure observée en termes de variations du $\delta^{18}\text{O}_p$ à l'échelle de l'individu concerne le « Stylo-pode / zeugopode antérieur » et « Stylo-pode / zeugopode postérieur » (Tableau 4), qui possèdent une valeur moyenne respective de $17,4 \pm 0,1$ ‰ V-SMOW (n = 6) et de $16,9 \pm 0,2$ ‰ V-SMOW (n = 6). Cette différence de $\delta^{18}\text{O}_p$ moyen pourrait en partie s'expliquer par le type de locomotion adoptée par les Phocidae. En effet, chez les Phocidae la propulsion se fait par ondulation latérale de la région pelvienne (Bebej, 2009 ; Kuhn et Frey, 2012 ; Berta, 2018). Il est possible que la production de chaleur générée par l'activité des muscles couplée aux propriétés isolantes du tissu adipeux au niveau de cette région corporelle (Liwanag *et al.*, 2012), ait pour conséquence une température corporelle plus élevée et donc des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ enregistrées plus faibles au niveau de membres postérieurs par rapport aux membres antérieurs. Cette hypothèse pourrait être testée en comparant la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ du phoque commun à celles obtenues pour un ou plusieurs spécimens d'Otariinae GRAY, 1825 (données actuellement non-disponibles) puisque contrairement aux Phocidae, la nage des Otariinae se fait non pas par ondulation latérale de la région pelvienne mais par propulsion des membres antérieurs (Bebej, 2009 ; Kuhn et Frey, 2012 ; Berta, 2018).

Concernant la valeur de $\delta^{18}\text{O}_p$ mesurée sur la dent échantillonnée, elle est à considérer à part compte tenu de la période de temps enregistrée. En effet, chez les Pinnipedia la minéralisation de la génération de dents définitives a lieu au cours de la phase *in utero* du développement de l'animal (Meyer et Matzke, 2004 ; Kahle et al., 2018). N'étant pas remodelée par la suite, l'enregistrement du signal isotopique de la dent est asynchrone par rapport à l'enregistrement isotopique de l'os qui est régulièrement modifié lors du remodelage osseux. Sa valeur très basse en $\delta^{18}\text{O}_p$ pourrait être le reflet d'un changement d'environnement de vie ou d'alimentation des femelles gestantes ?

L'approche isotopique est donc un excellent moyen de caractérisation des hétérothermies régionales chez les vertébrés marins lorsque le cadre environnemental et les variations de $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ sont relativement bien contraints. Les deux études présentées ci-dessus démontrent que l'étude de la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ permet de déterminer la présence d'hétérothermies régionales chez les vertébrés marins et pourraient également permettre de formuler des hypothèses concernant les modes de locomotion chez les vertébrés marins actuels et fossiles. Outre l'apport d'informations très intéressantes que fournit la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ d'un point de vue thermophysiological, cette variabilité au sein même d'un organisme soulève de nombreuses interrogations concernant l'utilisation du $\delta^{18}\text{O}_p$ d'éléments squelettiques isolés pour reconstituer les paramètres physico-chimiques des océans actuels et passés.

4.4 Impact de la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ sur la reconstitution des paramètres océanographiques

Reconstituer le $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ de l'eau des océans actuels et passés est primordial pour enrichir nos connaissances à propos de l'évolution des océans et du climat de la Terre. Pour estimer la température des océans dans le passé, les paléontologues utilisent depuis quelques décennies les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des Chondrichthyes et des Osteichthyes marins ectothermes poïkilothermes (Longinelli, 1966 ; Longinelli et Nuti, 1968, 1973 ; Kolodny *et al.*, 1983 ; Pucéat *et al.*, 2003 ; Billon-Bruyat *et al.*, 2005), tandis que les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des organismes dont la minéralisation de la bioapatite se réalise dans une gamme étroite de température (Mammalia

principalement) sont quant à elles utilisées pour déterminer le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des masses d'eau (Lécuyer *et al.*, 1996 ; Amiot *et al.*, 2008).

Ces études paléocéanographiques reposent sur la mesure du $\delta^{18}\text{O}_p$ d'éléments minéralisés isolés et très divers (dents, vertèbres, os des membres, écailles etc) compte tenu du caractère aléatoire des fossiles disponibles dans les archives sédimentaires. Or, les résultats issus des deux études présentées dans la section précédente démontrent que le $\delta^{18}\text{O}_p$ n'est pas homogène au sein du squelette des vertébrés et que les variations du $\delta^{18}\text{O}_p$ sont le reflet des hétérogénéités spatiales de températures à l'échelle intra-individuelle. Ainsi, cette conclusion soulève de nombreuses interrogations quant à l'exactitude des estimations de température et de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ océaniques, mais également sur la pertinence d'utiliser un élément squelettique quelconque pour les études paléocéanographiques basées sur l'utilisation du $\delta^{18}\text{O}_p$ (Séon *et al.*, 2022).

4.4.1 Les vertébrés marins actuels : biotraceurs des paramètres océaniques

4.4.1.1 Les estimations de paléotempératures océaniques à partir du $\delta^{18}\text{O}_p$ des Chondrichthyes et des Osteichthyes

Les estimations de la température des océans réalisées à partir du $\delta^{18}\text{O}_p$ des Chondrichthyes et des Osteichthyes est une des méthodes les plus utilisées par les paléontologues. Compte tenu du matériel fragmentaire et épars retrouvé dans le registre fossile, différents éléments squelettiques sont utilisés allant de la dent à l'écaille, en passant par l'os (exemple : Séon *et al.*, 2020). La variabilité significative du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez deux spécimens d'Osteichthyes (*T. thynnus* et *X. gladius*), illustrée dans l'étude de Séon *et al.* (2022), d'environ 3‰ conduit à une estimation de la gamme de température océanique qui peut varier de plus de 10 °C selon l'élément squelettique considéré et si on applique la relation de Lécuyer *et al.* (2013 ; **Figure 61**) :

$$T(^{\circ}\text{C}) = 117,4 (\pm 9,5) - 4,50 (\pm 0,43) \times (\delta^{18}\text{O}_p - (\delta^{18}\text{O}_w + \varepsilon))$$

où $\delta^{18}\text{O}_p$ est la composition isotopique de l'oxygène de l'élément squelettique, $\delta^{18}\text{O}_w$ est la composition isotopique de l'oxygène de l'eau bue et ε l'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle par rapport à l'eau bue spécifique à l'organisme.

Ceci est la conséquence de l'utilisation des données de $\delta^{18}\text{O}_p$ provenant d'éléments squelettiques situés au niveau des zones de production de chaleur métabolique chez le thon rouge de l'Atlantique et de l'espadon, qui fournissent des surestimations de la température de l'eau puisque les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ de ces éléments squelettiques est le reflet de la température corporelle élevée des régions du corps et non de la température environnante. Toutefois, les parties du corps qui ne produisent pas ou très peu de chaleur métabolique (squelette axial, nageoires et rostre chez l'espadon et vertèbres postérieures et nageoires chez le thon rouge de l'Atlantique) semblent quant à elles fournir des estimations de température de l'eau cohérentes avec celles mesurées par l'intermédiaire des méthodes classiques (**Figure 61**). Cet exemple illustre à quel point le choix des éléments squelettiques utilisés doit être réfléchi mais également que la thermophysiologie des Chondrichthyes et des Osteichthyes doit être réellement prise en considération lors de la reconstitution de la température des océans passés à partir des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$.

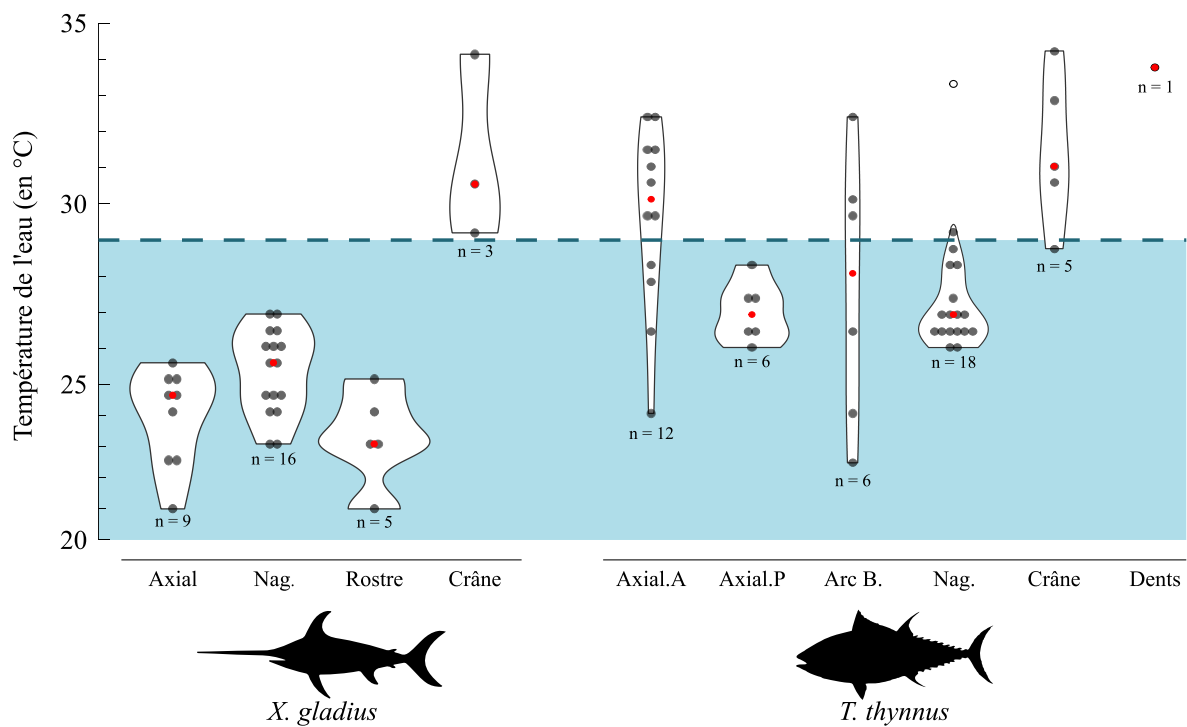


Figure 61 : Estimation de la température de l'eau de la mer Méditerranée à partir de différents éléments squelettiques appartenant à deux spécimens d'Osteichthyes (*X. gladius*, l'espadon et *T. thynnus* le thon rouge de l'Atlantique). Les estimations de températures ont été réalisées à partir de l'équation de Lécuyer *et al.* (2013) et avec un $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ de 1,5 ‰ correspondant au $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ moyen de la mer Méditerranée occidentale (Pierre, 1999). Le fond bleu représente la gamme de température de la mer Méditerranée actuellement. Chaque cercle noir symbolise un élément squelettique différent, les cercles rouges symbolisent la médiane de chaque région squelettique et les cercles blancs symbolisent les valeurs aberrantes. Les données isotopiques utilisées proviennent de l'étude de Séon *et al.* (2022). La déviation standard de chaque mesure de $\delta^{18}\text{O}_p$ est de 0,2 ‰. **Abréviations :** Nag. = nageoires, Axial.A = squelette axial antérieur, Axial.P = squelette axial postérieur, Arc B. = arcs branchiaux.

4.4.1.2 Equations de fractionnement isotopique $\text{PO}_4\text{-H}_2\text{O}$ des Cetacea : construction, éléments squelettiques utilisés et problématiques

Les équations de fractionnements isotopiques sont des relations mathématiques permettant d'estimer la composition isotopique de l'eau environnementale, correspondant soit à l'eau bue directement par l'animal soit à l'eau libre des proies, à partir de la mesure du $\delta^{18}\text{O}_p$. Ces équations ont été élaborées de façon empirique chez un grand nombre de vertébrés et d'invertébrés. Chez les vertébrés, il en existe pour les organismes terrestres (exemple : humains : Daux *et al.*, 2008 ; cochons : Longinelli, 1984b ; bovins : d'Angela et Longinelli, 1990 ; oiseaux : Amiot *et al.*, 2017), pour les organismes semi-aquatiques (tortues : Barrick *et al.*, 1999 et Coulson *et al.*, 2008 ; crocodiles : Amiot *et al.*, 2007) et les organismes marins (Cetacea : Yoshida et Miyazaki, 1991 ; Ciner *et al.*, 2016).

Ces équations sont établies selon l'observation qu'une fois ingérée par l'animal, l'eau de boisson est soumise à un fractionnement isotopique lié au métabolisme, principalement selon

sa température corporelle et ses pertes en eau via les gaz respiratoires et l'évapotranspiration (Bryant et Froelich, 1995). Ainsi, les vertébrés au sein desquels une grande diversité en termes d'écologie, d'alimentation et de métabolisme est observée, les équations de fractionnement sont différentes (Figure 62). Pour les mammifères et les oiseaux, la température à laquelle se produit la minéralisation des éléments squelettiques est constante ainsi l'équation permet donc d'avoir une estimation directe du $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau bue (Yoshida et Miyazaki, 1991 ; Ciner *et al.*, 2016 ; Amiot *et al.*, 2017). En revanche, pour les organismes ectothermes poïkilothermes il est nécessaire de prendre en compte la température lors de la construction de l'équation puisqu'elle n'est pas constante. Ceci peut notamment se réaliser par l'intermédiaire d'une stratégie d'échantillonnage se focalisant sur des organismes hébergés en conditions contrôlés ou sur des organismes pour lesquels il est connu que les éléments osseux composant le squelette et les dents minéralisent dans une gamme étroite de température (Barrick *et al.*, 1999 ; Amiot *et al.*, 2007 ; Coulson *et al.*, 2008).

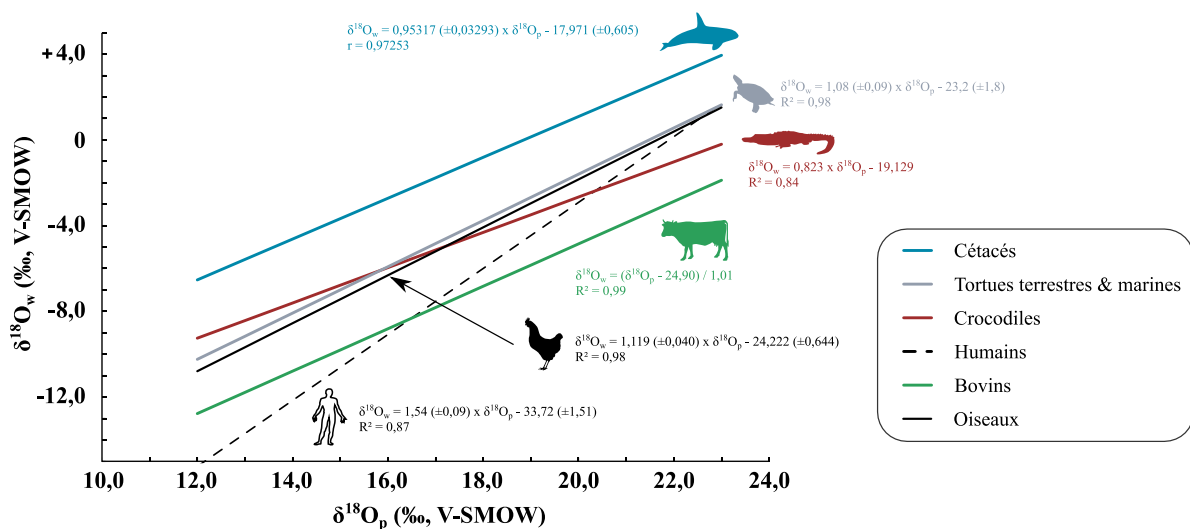


Figure 62 : Equations de fractionnement isotopique de l'oxygène entre le groupement phosphate et l'eau environnementale chez plusieurs groupes de vertébrés. Les données sont issues des études de Longinelli (1984b), d'Angela et Longinelli (1990), Ciner *et al.* (2016), Amiot *et al.* (2007, 2017), Coulson *et al.* (2008) et Daux *et al.* (2008).

Il existe actuellement deux équations de fractionnement isotopique de l'oxygène entre le phosphate et l'eau pour les Cetacea (Yoshida et Miyazaki, 1991 ; Ciner *et al.*, 2016). Dès 1991, Yoshida et Miyazaki mentionnaient les difficultés liées à la construction d'une équation de fractionnement isotopique de l'oxygène pour les Cetacea en raison de l'homogénéité isotopique, de l'ordre de quelques pour mille ($\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}} = -8$ à $+3$ ‰, V-SMOW), des eaux océaniques actuelles ainsi qu'à l'accessibilité du matériel nécessaire pour la construction de ce type d'équation (éléments squelettique et eau océanique). D'autres difficultés comme la

surimposition des signaux physiologiques et environnementaux rendent la construction d'une équation de fractionnement isotopique phosphate-eau pour les Cetacea complexe.

4.4.1.2.1 Détermination du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ et provenance de l'individu étudié

La première difficulté réside dans la contrainte de la composition isotopique de l'oxygène de l'eau environnementale dans laquelle vivent les organismes échantillonnés. En effet, de par leur écologie entièrement aquatique et leur capacité de plongée, l'étude des Cetacea dans leur habitat naturel est difficile. De plus, les Cetacea sont des organismes mobiles capables d'effectuer de longues migrations sur plusieurs milliers de kilomètres. Ceci est particulièrement vrai pour les Mysticeti et semblerait toutefois moins présent chez les Odontoceti (Sequeira *et al.*, 2018 ; Lydersen *et al.*, 2020). Un des paramètres clés dans la construction des équations de fractionnement isotopique est la contrainte établie sur le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$. Lors de l'élaboration des équations précédentes, les estimations ont été réalisées à partir de données *in situ* lorsque cela était possible (Yoshida et Miyazaki, 1991) ou de modélisation (Ciner *et al.*, 2016). Ensuite, la composition isotopique de l'oxygène des tissus phosphatés ($\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$) est généralement mesurée sur des organismes morts échoués ou sur des spécimens de musée pour lesquels les informations concernant la provenance de l'individu sont parfois imprécises.

4.4.1.2.2 Eléments squelettiques utilisés pour la construction des équations de fractionnement $\text{PO}_4\text{-H}_2\text{O}$

Idéalement, les équations de fractionnement isotopique sont construites à partir d'un élément squelettique unique (exemple : Amiot *et al.*, 2007 ; Daux *et al.*, 2008), généralement des dents étant donné que l'émail dentaire est une matrice plus robuste que l'os face aux processus diagenétiques (Hollund *et al.*, 2015), ce qui permet une application plus aisée dans le registre fossile. Pour les Cetacea, les équations de fractionnement isotopique de l'oxygène sont établies à partir des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{p}}$ mesurées sur des dents et des os (Yoshida et Miyazaki, 1991 ; Ciner *et al.*, 2016). Le fait que ces équations soient établies sur des éléments squelettiques de différentes natures pose deux problèmes.

Le premier problème est lié à la période d'incorporation de l'oxygène dans la phase minérale de l'élément squelettique ou de la dent, et donc au signal isotopique biologique enregistré dans chacun des tissus (voir Vander Zanden *et al.*, 2015 pour une synthèse). Les

Odontoceti sont des organismes monophyodontes, ce qui signifie que leurs dents ne sont pas renouvelées au cours de la vie. L'émail est principalement minéralisé lors des phases *in utero* et juvéniles de l'individu, puis des incréments de dentine sont déposés au sein de la cavité pulpaire chaque année (quelques μm de dentine chaque année ; Perrin et Myrick, 1980 ; Hohn *et al.*, 1989 ; Hohn, 2009). En ce qui concerne les os, le temps d'incorporation et le remodelage est différent selon les éléments squelettiques. Les os de l'oreille interne minéralisent de façon continue avec une résolution d'environ 6 mois entre chaque incrément (Gabriele *et al.*, 2010 ; Trumble *et al.*, 2013). Les dents et les os de l'oreille interne des Cetacea sont donc des éléments squelettiques à croissance incrémentale et non remodelés au cours de la vie de l'animal (Teixeira *et al.*, 2022) contrairement aux autres os du squelette qui sont renouvelés et enregistrent les dernières années de vie de l'animal (Kohn et Cerling, 2002 ; Browning *et al.*, 2014 ; Lafage-Proust *et al.*, 2015). La comparaison des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ mesurées entre les dents et les os est, par conséquent, peu judicieuse car le signal isotopique des dents est en partie influencé par l'intégration de l'oxygène des premières années de vie de l'animal, absent au sein des autres os du squelette (Figure 63).

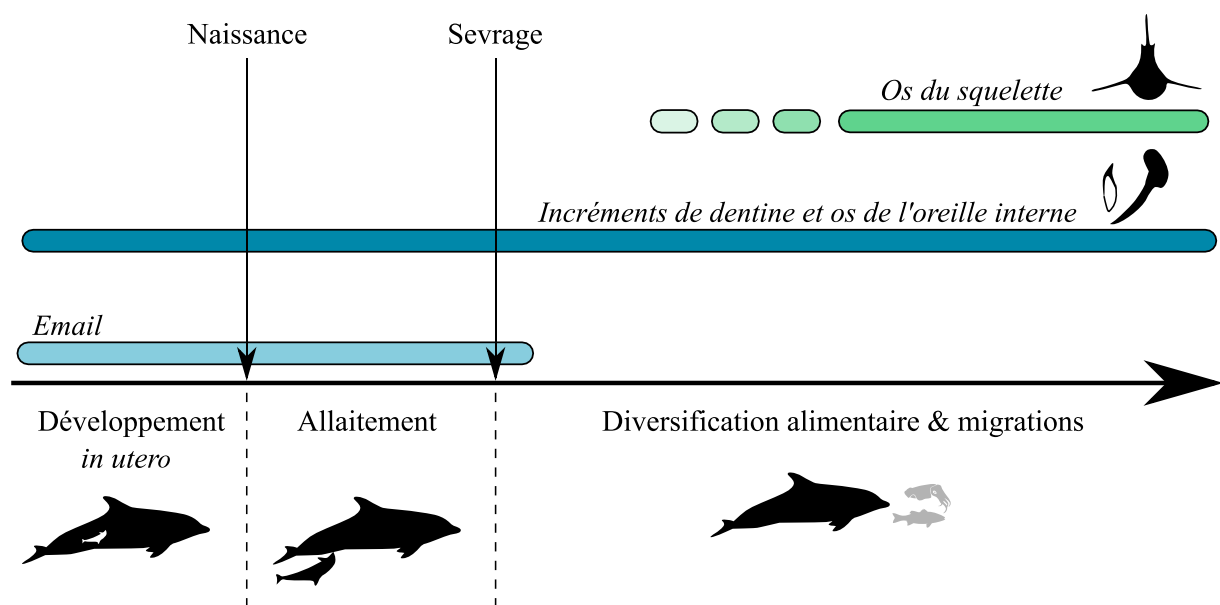


Figure 63 : Temps d'enregistrement des tissus minéralisés chez les Cetacea.

Le second problème lié à l'utilisation de différents éléments squelettiques concerne cette fois-ci la température à laquelle les os minéralisent. Il a longtemps été considéré que chez les organismes endothermes homéothermes, la minéralisation de tous les os du squelette se faisait à température constante (Yoshida et Miyazaki, 1991 ; Barrick *et al.*, 1992 ; Ciner *et al.*, 2016 ; Matthews *et al.*, 2016, 2021). Cependant, la température corporelle n'est pas constante dans tout le corps chez les Cetacea comme l'ont prouvé des mesures de température corporelle *in situ* où une différence d'environ 9 °C est observée entre la température interne du corps et les membres (Tomilin, 1950 ; Morrison, 1962). De plus, compte tenu du fractionnement isotopique de l'oxygène lié à la température, Séon *et al.* (2022) ont montré que ces différences de températures corporelles entraînaient des hétérogénéités de $\delta^{18}\text{O}_p$ à l'échelle de l'individu. Les os des membres ayant des $\delta^{18}\text{O}_p$ plus élevés que ceux du squelette axial. Il est donc attendu une surestimation des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ lorsque les équations publiées par Yoshida et Miyazaki (1991) et Ciner *et al.* (2016) sont appliquées aux valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ mesurées sur les os des membres (Séon *et al.*, 2022).

4.4.1.2.3 Enregistrement isotopique des dents vs enregistrement isotopique des os chez les Odontoceti

Au sein de leur étude respective, Barrick *et al.* (1992), Roe *et al.* (1998), Amiot *et al.* (2008), Ciner *et al.* (2016) et Séon *et al.* (2022) ont tous mentionné que les dents des Odontoceti enregistraient des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ supérieures à celles des os d'un même individu (**Figure 64**).

Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer cet enrichissement en ^{18}O des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des dents par rapport à celles des autres os du squelette chez les Odontoceti (Barrick *et al.*, 1992 ; Roe *et al.*, 1998 ; Amiot *et al.*, 2008 ; Ciner *et al.*, 2016 ; Séon *et al.*, 2022). La différence de $\delta^{18}\text{O}_p$ observée entre les dents et les os a dans un premier temps été interprétée comme une différence de température de minéralisation puisqu'il était estimé que si la composition isotopique de l'oxygène de l'eau corporelle était homogène au sein du corps, alors les différences $\delta^{18}\text{O}_p$ ne peuvent s'expliquer que par la présence de différences de température corporelle (Barrick *et al.*, 1992 ; Roe *et al.*, 1998). Cependant, ceci ne peut expliquer les différences de $\delta^{18}\text{O}_p$ entre les dents et les os du squelette axial et de l'os tympanique puisque l'émail des dents des Odontoceti se forme avant la naissance (Walker et Macko, 1999), de sorte que la température de formation est égale à la température corporelle de la mère et donc de 36 ± 2 °C (Morrison, 1962 ; Hampton *et al.*, 1971 ; Yeates et Houser,

2008), ce qui rend cette explication improbable comme le mentionnent Clementz et Koch (2001).

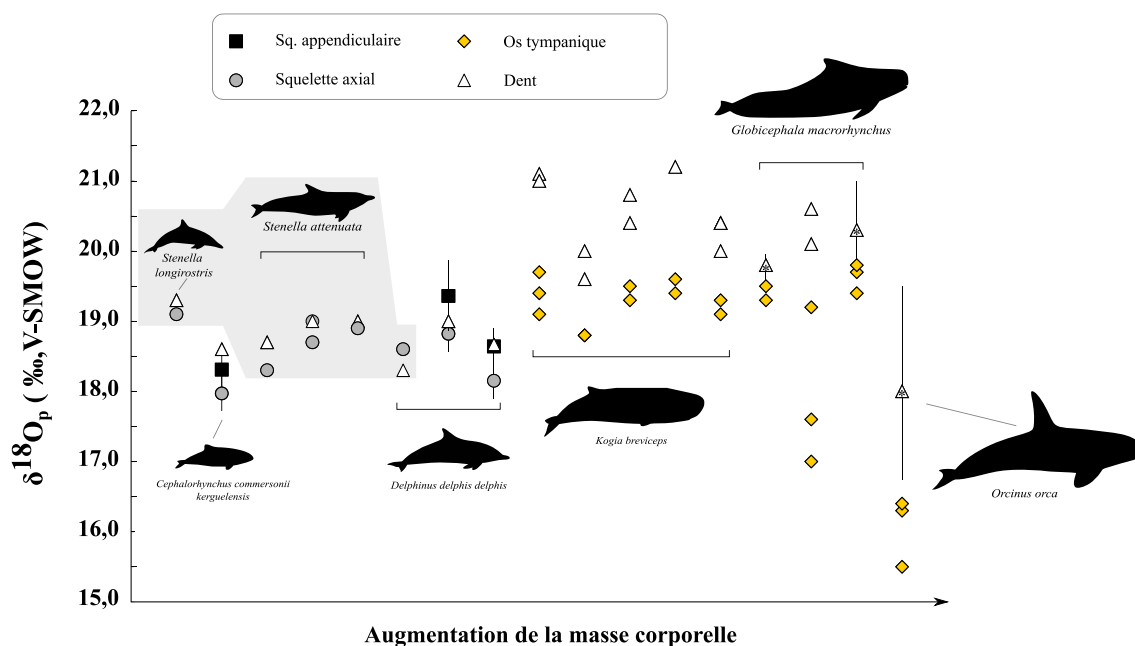


Figure 64 : Variations intra-squelettiques du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez plusieurs espèces d'Odontoceti. Les données sont issues des travaux de Barrick *et al.* (1992), Ciner *et al.* (2016) et Séon *et al.* (2022). Les données situées dans l'ombre grise sont à considérer à part car les données ont été acquises selon la méthode de fluorination élaborée par Tudge (1960), puis modifiée par Kolodny *et al.* (1983) et Shemesh *et al.* (1988), tandis que les autres ont été acquises par pyrolyse (Fourel *et al.*, 2011). Chaque point représente une mesure dont la déviation standard est d'environ $\pm 0,2$ ‰ mis à part pour les données de Séon *et al.* (2022), pour lesquels plusieurs éléments squelettiques ont été échantillonnés, pour ces données la variabilité est donnée par les barres d'erreurs. Les dents avec un * symbolisent les dents sur lesquelles plusieurs mesures ont été effectuées (Ciner *et al.*, 2016).

La seconde hypothèse, plus probable, concerne l'allaitement et donc à la différence de période d'enregistrement du signal isotopique. La dent enregistre la période *in utero*, l'allaitement (Hohn, 2009 ; Dellabianca *et al.*, 2011) et la vie post-sevrage par l'intermédiaire des incréments de dentine, alors que les os enregistrent les dernières années de la vie de l'animal à cause du remodelage osseux (Figure 63 ; Browning *et al.*, 2014 ; Teixeira *et al.*, 2022). Lors de la période d'allaitement (pouvant aller jusqu'à 21 mois chez certaines espèces de Cetacea, Brodie, 1969) le nouveau-né ingère par l'intermédiaire du lait, un fluide enrichi en ^{18}O , qui pourrait expliquer ce décalage des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des dents vers des valeurs plus positives (Wright et Schwarcz, 1998).

En effet, après leur naissance, les nouveaux-nés des Cetacea sont dépendants sur le plan nutritionnel de leur mère par l'intermédiaire de l'allaitement. Deux stratégies d'allaitement se démarquent chez les Cetacea : les baleines à fanons (Mysticeti) nourrissent leur petit avec un lait très riche en lipides (30 à 60 % de lipides ; [Ofstedal, 1993](#)) et le sevrage est précoce ; et les baleines à dents (Odontoceti) nourrissent leur petit avec un lait dont les teneurs en lipides sont « faibles » (< 40 %) et le sevrage du nouveau-né intervient plus tardivement ([Ofstedal, 1997](#)). Pendant la période d'allaitement, les Mysticeti consacrent l'intégralité de leurs réserves stockées dans le tissu adipeux à la lactation, tandis que les Odontoceti reconstituent leurs réserves par des apports alimentaires 40 à 50 % plus élevés que la normale ([Cheal et Gales, 1991](#)). Cette différence de stratégie est liée à la masse corporelle plus faible des Odontoceti, qui ne leur permet pas de stocker suffisamment de graisses pour entièrement soutenir la lactation sur plusieurs mois ([Ofstedal, 2000](#)). Il est par ailleurs connu qu'au début de la phase de lactation chez les Odontoceti, les femelles chassent très peu ([Mann et Smuts, 1998](#) ; [Whitehead et Mann, 2000](#) ; [Mann, 2009](#)), vraisemblablement pour que le nouveau-né puisse rester à la surface auprès de la mère puisque ses capacités locomotrices et aérobies ne sont pas encore très développées ([Dearolf et al., 2000](#)). Le lait est issu des nutriments du tissu adipeux remobilisés. Par conséquent, la fraction hydratée du lait (~ 60 – 75 % ; [West et al., 2007](#)) est issue des réactions métaboliques et donc en grande majorité composée d'eau métabolique dont la composition isotopique de l'oxygène est nettement supérieure à celle du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ (+22,8 ‰, V-SMOW, vs -5 à +3 ‰, V-SMOW). De plus, le lait d'Odontoceti possède une fraction lipidique élevée, allant de 11 à 33 % ([Peddemors et al., 1989](#) ; [West et al., 2007](#)), ce qui implique que lors de la digestion du lait, une nouvelle fraction d'eau métabolique enrichie en ^{18}O par rapport à l'eau environnante vient s'ajouter au réservoir d'eau corporelle du nouveau-né. L'apport de lait et son catabolisme constituent donc une source d'eau enrichie en ^{18}O (voir [Séon et al., soumis](#) dans la **section 5.1**), qui pourrait en partie expliquer le décalage vers des valeurs plus positives du $\delta^{18}\text{O}_p$ enregistré au sein des dents par rapport aux os du squelette. Par ailleurs, certains Odontoceti comme les orques (*Orcinus orca*) possèdent des masses corporelles importantes et pourraient assurer, à l'image des Mysticeti, une certaine partie de la période d'allaitement sans se nourrir. En jeûnant, les Odontoceti de masse corporelle importante produiraient du lait uniquement à partir de leur stock de graisse ([Montie et al., 2008](#)), et ceci pourrait en partie expliquer la relation observée sur la **Figure 64** entre la masse corporelle et l'intensité de l'enrichissement en ^{18}O des dents par rapport aux autres éléments squelettiques. L'eau du lait proviendrait ainsi uniquement de l'eau métabolique produit par la mère se traduisant par un apport très important de fluides enrichis en ^{18}O . Plusieurs études ont mis en lumière une variation significative du $\delta^{15}\text{N}$ et du $\delta^{13}\text{C}$ entre les incréments de dentine, montrant l'impact de

l'allaitement sur le signal isotopique enregistré par les dents (Cherel *et al.*, 2015 ; Troina *et al.*, 2022).

Les différences de périodes d'enregistrement entre les os et les dents pourraient donc avoir un impact majeur sur l'estimation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ à partir du $\delta^{18}\text{O}_p$ de l'élément squelettique considéré (Figure 65). Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ actuel est situé dans une gamme de valeurs étroite ($\sim -8\text{‰}$ à $+3\text{‰}$; LeGrande et Schmidt, 2006), par conséquent une incertitude de ~ 1 à 2‰ sur le $\delta^{18}\text{O}_p$ dû à l'utilisation d'un élément squelettique dont la valeur du $\delta^{18}\text{O}_p$ est enrichie en ^{18}O par rapport à la moyenne de l'individu, peut avoir une influence non-négligeable sur l'estimation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ ainsi que sur les conclusions des études écologiques (Matthews *et al.*, 2016 ; 2021) et paléoenvironnementales (Amiot *et al.*, 2008).

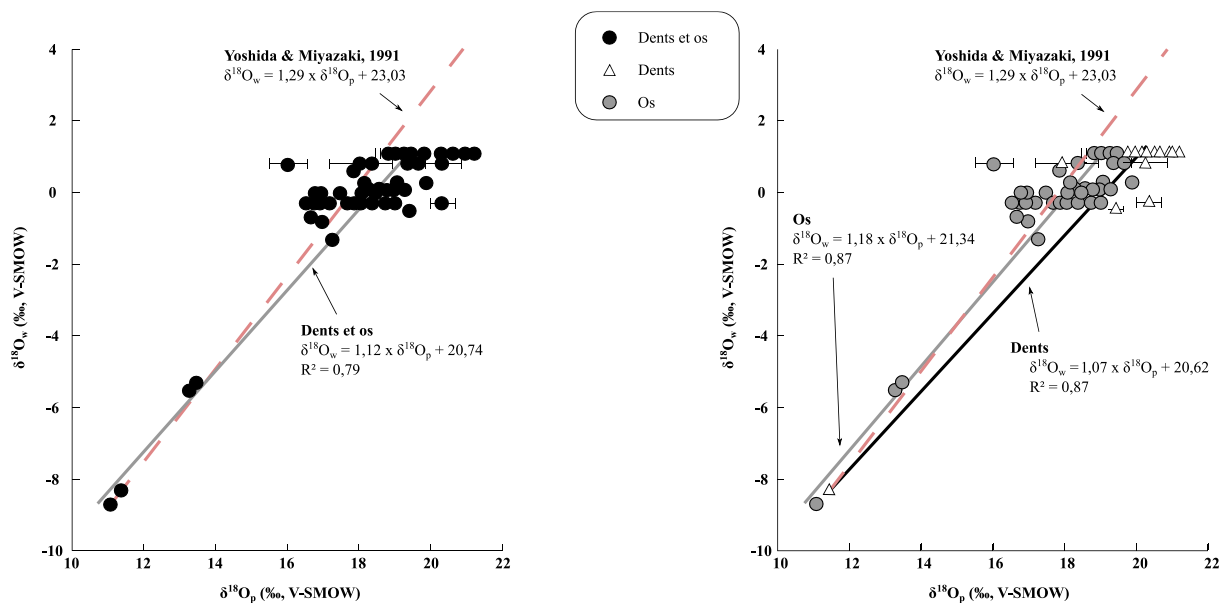


Figure 65 : Comparaison entre les différentes équations de fractionnement phosphate – eau chez les Odontoceti. **A gauche**, une équation globale (dents + os), issue des travaux de Ciner *et al.* (2016), comparée à l'équation de Yoshida et Miyazaki (1991) et **à droite**, une équation basée sur les dents et une autre sur les os, comparées à l'équation de Yoshida et Miyazaki (1991). Figure modifiée d'après Ciner (2016).

4.4.2 Exemple d'implications pour les études paléoenvironnementales

En écologie, le $\delta^{18}\text{O}_p$ des Cetacea est souvent utilisé pour distinguer l'utilisation de l'habitat (Clementz et Koch, 2001) et les mouvements dans les zones à fort gradient de salinité (Matthews *et al.*, 2016 ; 2021). En paléontologie, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite des Cetacea sont principalement utilisées pour estimer le $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ des masses d'eau. Compte tenu de la rareté des éléments fossiles au sein des gisements paléontologiques, le $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite des Cetacea est, très souvent, mesuré sur différents types d'éléments squelettiques comme, par exemple, dans l'étude d'Amiot *et al.* (2008) dans laquelle des dents, des os tympaniques et un radius ont été analysés (Figure 66). Dans cette étude, la gamme d'estimation du $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ pour le site d'El Jahuay est, par exemple, supérieure à 1,5 ‰ suivant l'élément squelettique considéré ($\delta^{18}\text{O}_{sw} = 0,7$ ‰ V-SMOW, n = 2 à partir des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ d'os tympanique vs $\delta^{18}\text{O}_{sw} = 2,2$ ‰, V-SMOW, n = 1 à partir de la valeur de $\delta^{18}\text{O}_p$ d'une dent ; Amiot *et al.*, 2008).

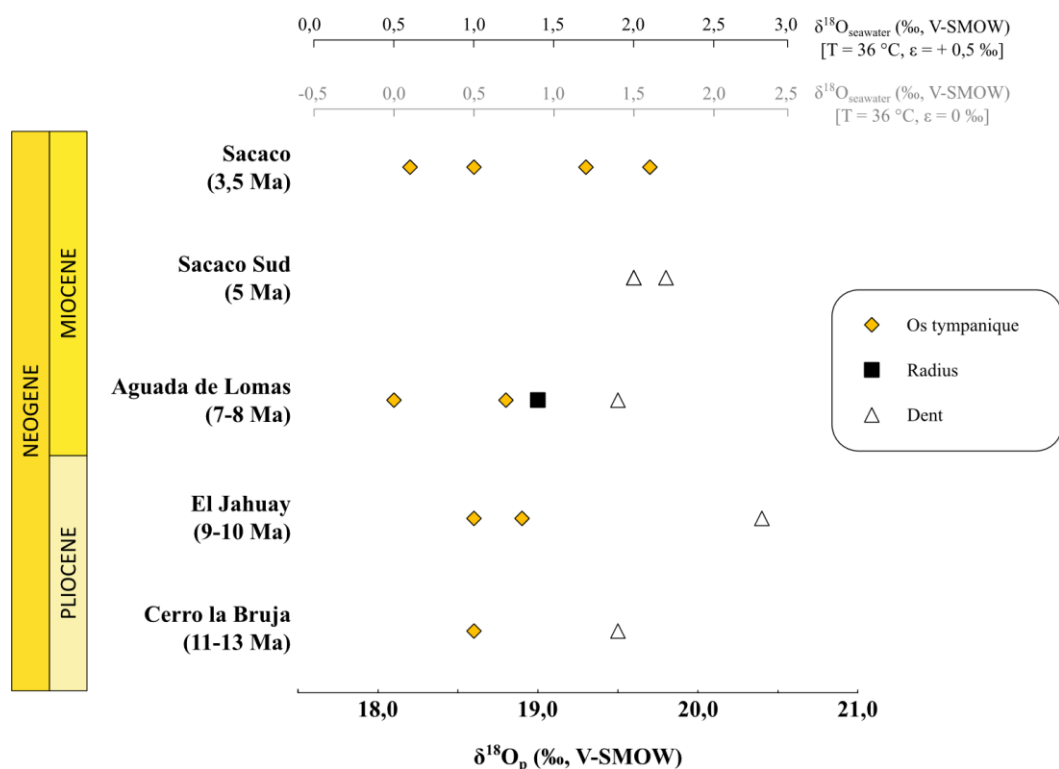


Figure 66 : Estimations du $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ de la formation géologique de Pisco (Pérou) au cours du Néogène. Les estimations de $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ ont été réalisées à partir de l'équation globale de Lécuyer *et al.* (2013), en fixant une température de 36 °C (= température corporelle moyenne des Cetacea actuels ; Morrison, 1962 ; Hampton *et al.*, 1971 ; Yeates et Housers, 2008) et avec un enrichissement de l'eau corporelle en ^{18}O des Cetacea par rapport à l'eau buée de 0 ‰ et +0,5 ‰ (Séon *et al.*, soumis ; cf Chapitre V). Les données de $\delta^{18}\text{O}_p$ sont issues de l'étude d'Amiot *et al.* (2008).

L'émail dentaire est généralement la matrice privilégiée dans le cadre des études paléoenvironnementales car sa porosité extrêmement faible et minimise les échanges de fluides diagenétiques qui pourraient modifier la composition isotopique originelle (Wang et Cerling, 1994). Cependant, pour les différentes raisons évoquées ci-dessus, l'utilisation de l'émail des dents des Odontoceti semble conduire à des surestimations du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$. De telles incertitudes, justifient la nécessité d'établir une nouvelle équation de fractionnement isotopique phosphate-eau pour les Cetacea afin d'améliorer les estimations de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$. Idéalement, cette équation devrait reposer sur un élément squelettique unique, comme par exemple l'os tympanique que l'on retrouve assez fréquemment dans le registre fossile et qui est très minéralisé. Enfin, le problème lié à l'estimation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ lors de la construction de l'équation pourrait en partie être résolu en considérant la gamme du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ de l'aire de distribution dans laquelle vivent les espèces étudiées.

4.5 Conclusion

Pour conclure, l'étude de la variabilité spatiale intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ est une méthode prometteuse pour caractériser des écarts de températures corporelles et donc localiser les hétérothermies régionales chez les vertébrés marins. Ceci ouvre de nouvelles perspectives sur la caractérisation des stratégies de thermorégulation des vertébrés marins actuels pour lesquels les méthodes classiques de mesure de la température corporelle sont difficilement applicables mais également pour les vertébrés marins fossiles. D'autre part, la variabilité du $\delta^{18}\text{O}_p$ à l'échelle de l'individu causée par les stratégies thermorégulatrices et les différentes périodes d'incorporation de l'oxygène chez les vertébrés, démontre l'importance de prendre en considération ces deux facteurs lors de l'estimation des paramètres physico-chimiques (température et $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$) des océans actuels et passés. Par exemple, les éléments squelettiques proches des zones de production de chaleur de certains Osteichthyes doivent être évités pour l'estimation des températures océaniques, tandis que les dents et les éléments squelettiques des membres des Cetacea doivent dans l'idéal être évités pour l'estimation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$.

Chapitre 5



© S.R

Chapitre V : Caractérisation du $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau corporelle chez les vertébrés marins actuels et fossiles

La caractérisation de la composition isotopique de l'oxygène de l'eau corporelle est indispensable pour l'estimation quantitative des températures corporelles des vertébrés marins disparus à partir du $\delta^{18}\text{O}_p$ (Bernard *et al.*, 2010 ; Séon *et al.*, 2020 ; Leuzinger *et al.*, 2022). L'oxygène présent dans l'eau corporelle constitue la source d'oxygène dans la formation des groupements phosphates de la bioapatite. Chez les vertébrés marins, l'eau corporelle et donc la composition isotopique de l'oxygène dérive de la combinaison de 4 sources qui sont : l'eau environnante issue de l'hydratation, volontaire ou accidentelle, l'eau libre présente dans la nourriture, l'eau formée par les réactions métaboliques (eau de condensation et eau métabolique ; cf **section 3.2.3**) et l'eau de la vapeur d'eau atmosphérique inspirée pour les vertébrés marins à respiration pulmonaire. Quantifier la contribution de chacune de ces sources permet de définir et de caractériser la relation existante entre le $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ et le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$.

Ce chapitre présente les résultats d'une étude au cours de laquelle la composition isotopique de l'oxygène de l'eau corporelle de deux espèces de Cetacea (*Orcinus orca* et *Tursiops truncatus*) et d'une espèce de Chelonioidea (*Caretta caretta*) a été mesurée afin de déterminer la contribution de chacune des sources d'eau au réservoir d'eau corporelle. Puisqu'il est estimé que les Ichthyosauria, les Plesiosauria et les Metriorhynchidae avaient très probablement un taux métabolique élevé (de Buffrénil et Mazin, 1990 ; Bernard *et al.*, 2010 ; Fleischle *et al.*, 2018 ; Séon *et al.*, 2020 ; Wiemann *et al.*, 2022) et étaient munis de glandes à sels (Fernández et Gasparini, 2000, 2008 ; Gandola *et al.*, 2006 pour les Metriorhynchidae ; McGowan et Motani, 2003 ; Wahl, 2012 ; Campos *et al.*, 2020 ; Massare *et al.*, 2021 pour les Ichthyosauria ; O'Gorman et Gasparini, 2013 ; Páramo-Fonseca *et al.*, 2019 pour les Plesiosauria), les Cetacea étudiés (*O. orca* et *T. truncatus*) et la tortue caouanne (*C. caretta*) constituent les analogues écologiques et physiologiques les plus appropriés pour estimer l'équilibre hydrique des reptiles marins du Mésozoïque. A partir des résultats issus de l'étude, des hypothèses ont été proposées quant à l'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle des reptiles marins du Mésozoïque, aboutissant à de nouvelles estimations de leur température corporelle à partir du $\delta^{18}\text{O}_p$ de leurs restes squelettiques et dentaires.

5.1 Article scientifique soumis : Determination of water balance in *Orcinus orca* and *Tursiops truncatus* using oxygen isotopes

Cet article a été soumis le 6 février 2023 à la revue *Journal of Experimental Biology* et est actuellement en cours de relecture par les pairs.

Determination of water balance in *Orcinus orca* and *Tursiops truncatus* using oxygen isotopes

Nicolas Séon^{1,2}, Isabelle Brasseur³, Christopher Scala³, Théo Tacail^{4,5}, Sidonie Catteau^{3,6}, François Fourel⁷, Peggy Vincent², Christophe Lécuyer¹, Guillaume Suan¹, Sylvain Charbonnier², Arnauld Vinçon-Laugier¹ & Romain Amiot¹

¹ Univ Lyon, UCBL, ENSL, UJM, CNRS, LGL-TPE, 69622, Villeurbanne, France

² Centre de Recherche en Paléontologie – Paris (CR2P), CNRS, Muséum national d’Histoire naturelle, Sorbonne Université, 57 rue Cuvier, 75231 Paris CEDEX 05, France

³ Marineland, 2 Route de la Brague, 06600, Antibes, France

⁴ Bristol Isotope Group, School of Earth Sciences, University of Bristol, Bristol BS8 1RJ, UK

⁵ Institute of Geosciences, Johannes Gutenberg University, Mainz, Germany

⁶ Réseau Tortues Marines de Méditerranée Française, Société Herpétologique de France, 57 Rue Cuvier, CP4157, 75005, Paris, France

⁷ Laboratoire d’Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, CNRS UMR 5023, Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France

Correspondence to: Nicolas Séon (nicolas.seon@edu.mnhn.fr)

Summary statement

The contribution of water sources to maintaining water balance in cetaceans is variable and largely depends on the lipid content of the diet.

Abstract (max 250 words)

The secondary adaptation of tetrapods to a fully marine lifestyle raises the question of their ability to maintain their water balance without consuming freshwater in their hyperosmotic environment. Marine vertebrates have access to four potential sources of water: surrounding salt water, dietary free water, metabolic water and inhaled water vapor. We have measured the ¹⁸O/¹⁶O oxygen isotope ratio of blood plasma, urine, food and pool water from seventeen specimens belonging to three species of marine vertebrates raised under human care (four killer whales *Orcinus orca*, nine common bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* and four loggerhead

turtles *Caretta caretta*). This sampling strategy was designed to investigate the contribution of each oxygen sources to the oxygen isotope composition of their body water. Combined to a box-modelling approach, the oxygen isotope composition of body fluids reveals that dietary free water and metabolic water contribute to more than 90% of the total water inputs in weight for cetaceans, with the remaining 10% consisting of inhaled water vapor and surrounding water accidentally ingested or absorbed through the skin. Moreover, the contribution of metabolic water appears to be more important in organisms having a more lipid-rich diet. Beyond these physiological and conservation biology implications, these results question the applicability of the oxygen isotope composition of cetacean body fluids and skeletal elements as an environmental proxy of the oxygen isotope composition of present and past marine waters.

Keywords: *Orcinus orca*, *Tursiops truncatus*, *Caretta caretta*, water balance, oxygen isotopes

Introduction

Knowing how marine vertebrates adjust and maintain their water balance is important in physiology, ecology and conservation biology. The secondary adaptation of tetrapods to the aquatic life is one of the most discussed topics by scientists and naturalists (Motani and Vermeij, 2021). Indeed, life in the sea requires many physiological, morphological, and behavioural characteristics that are acquired during the process of marine colonisation, through the modification of existing features or the acquisition of new ones (Houssaye and Fish, 2016). One of the greatest challenges for marine vertebrates is to maintain their water balance in environments where total dissolved salt concentration is about 300 times higher than in rivers (Irving et al., 1935; Fetcher Jr, 1939; Fetcher Jr and Fetcher, 1942; Ortiz, 2001; Rash and Lillywhite, 2019).

Rash and Lillywhite (2019) recently reviewed the drinking behaviour of marine vertebrates and emphasized that relatively little is known, especially for cetaceans whose study in their natural

habitat constitutes a tricky task. Marine fishes, turtles, snakes, iguana and cetaceans do not have access to freshwater except as lenses on the oceanic surface after precipitations events or close to estuaries (Lillywhite et al., 2014a, 2014b; Rash and Lillywhite, 2019). In order to deal with the problem of freshwater access, marine vertebrates use various strategies to maintain water balance and osmoregulation. Fish and marine reptiles, except sea snakes (Lillywhite et al., 2014b; Rash and Lillywhite, 2019), drink surrounding sea water (Smith, 1930; Holmes and McBean, 1964; Taplin, 1984; Marshall and Cooper, 1988; Reina et al., 2002). Osmosis is regulated by sea turtles which excrete the excess salt through their paired lacrimal salt glands (Wyneken et al., 2013; Davenport, 2017) whereas marine bony fishes remove ions through renal, rectal and branchial excretion (Smith, 1932; Evans and Claiborne, 2008). In cartilaginous fishes, the secretion of salts is done by the rectal gland (Fänge and Fugelli, 1963; Silva et al., 1996). Contrastingly, the maintenance of water balance in cetaceans, which lack salt glands, is still a highly debated topic even though it has been studied for a century. Most data related to cetacean water balance come from studies performed on small fasted dolphins and porpoises (Fetcher Jr, 1939; Telfer et al., 1970; Hui, 1981; Andersen and Nielsen, 1983; Ridgway and Venn-Watson, 2010). Studies from the early twentieth century indicated that cetaceans did not drink seawater (Fetcher Jr, 1939; Fletcher Jr and Fletcher, 1942). Later, Telfer et al. (1970) demonstrated that the body water of fasted dolphins is a combination of ingested water and metabolic water while Hui et al. (1981) and Andersen and Nielsen (1983) considered the surrounding salt water as the main water input in fasted cetaceans. Prey body water and water derived from their metabolism are currently considered as the two main sources of freshwater for cetaceans (Ortiz, 2001; Ridgway, 1972; Rash and Lillywhite, 2019) but their respective contributions remain unknown, especially in fed animals.

Box-modelling can be used to constrain the contribution of each source of water to the animal body water (Kohn, 1996; Langlois et al., 2003; Green et al., 2018; Feng et al., 2022). The most recent study focusing on cetaceans shows that body water oxygen isotope composition is

strongly driven by dietary and metabolic water with more than 50% of the total oxygen flux coming from metabolic water (Feng et al., 2022).

In this study, we have analysed the oxygen isotope composition of the body fluids from captive specimens of two species of cetaceans [*Orcinus orca* (Linnaeus, 1758), killer whale and *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821), common bottlenose dolphin] and one captive species of sea turtle [*Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), loggerhead turtle]. We have compared the oxygen isotope composition of the body fluids from these marine vertebrates with those of their surrounding water and dietary free water during one year to determine how cetaceans and sea turtles maintain their water balance. The very well controlled environment of the studied organisms and the significant oxygen isotope differences between each water source allowed the design of a mass balance box model predicting the contributions of water input and output fluxes that control the body water of cetaceans. In the light of the measured dataset and the model output, we clarify the contribution of each water sources to the blood plasma of cetaceans and discuss the applicability of such isotopic data to be used as environmental proxies of the oxygen isotope composition of past and present oceanic waters.

Material and methods

Sample collection and preparation

Body fluids of marine vertebrates (blood plasma and urine)

Body fluids (blood plasma and urine) of four killer whales *Orcinus orca* (one female and three males), nine common bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* (four females and five males), and blood plasma of four loggerhead sea turtles *Caretta caretta* [#3279, 2964, 577, 6895] hosted at the marine zoo Marineland, Antibes (France) were sampled and analysed for their oxygen isotope composition ($\delta^{18}\text{O}$). Two groups of common bottlenose dolphins are housed at the zoo in two different pools (pool 1 and pool 2).

Killer whales and common bottlenose dolphins were sampled once or twice a month from November 2020 to December 2021 while loggerhead turtles were sampled only once in October 2021. Blood samples were taken after overnight fasting, with manual restraint for loggerhead sea turtles, or with positive operant conditioning for killer whales and common bottlenose dolphins. For all species, blood samples were performed aseptically after cutaneous disinfection with povidone iodine (Vetidine solution, Vetoquinol) and medical 70° alcohol. Blood was collected on the ventral peri-arterial venous rete, using a 20 G x 3/4'' or 21 G x 3/4'' winged epicranial micro-fuser (Mirage PIC) for killer whales and common bottlenose dolphins, respectively, mounted on a 20 mL syringe (20 mL BD Luer-Lok, BD Plastipak). After sampling, blood was transferred into a 9 mL lithium heparin tube (Vacuette, Greiner Bio One). For loggerhead turtles, blood was collected in the median dorsal cervical vein, using a 21 G x 3 1/8'' (Sterican, B. Braun) needle mounted on a 20 mL syringe (20 mL BD Luer-Lok, BD Plastipak). After sampling, blood was transferred into a 9 mL lithium heparin tube (Vacuette, Greiner Bio One), and centrifuged for 10 minutes at 3,000 G. Plasma were then collected and transferred in 1.8 mL Eppendorf microtubes. Urine was collected in killer whales and common bottlenose dolphins, after overnight fasting, and under positive operant conditioning. Urination was spontaneous in killer whales (n = 9 samples on the four specimens), and urine was collected manually in a 150 mL straight container with cap (Gosselin TM). In common bottlenose dolphins, urine was sampled by urethral catheterization (n = 2 on only one specimen TT1), using a CH 4.5 flexible feeding tube (B. Braun) mounted on a 10 mL syringe (10 mL BD Luer-Lok, BD Plastipak), after disinfection with povidone iodine and sterile saline (sodium chloride 0.9%, Osalia) of the vaginal mucosa. Dolphin urine was then transferred in a 150 mL straight container with cap (Gosselin TM). All samples after collection were stored frozen at -20°C until the oxygen isotope analyses were performed.

Food and pool water of marine vertebrates

The diet of each animal is defined by the veterinarian team and is prepared and controlled every day by the training teams of the marine zoo Marineland. Diet composition and mass of each fish composing the meals of killer whales and common bottlenose dolphins has been reported in **Table S1**. The oxygen isotope composition of the dietary free body water of each fish species was measured from one specimen randomly taken in the stock throughout the experiment. Fish gelatine and ice cubes made from Antibes (France) tap water are given daily to cetaceans as treats. Samples of both were also analysed for their oxygen isotope composition. During all the experiment, when body fluids were sampled, pool water was also collected in order to compare its oxygen isotope composition to that one of the body fluids of marine vertebrates.

Determination of the percentage of water in faeces from cetaceans

The content of water in the faeces of cetaceans was estimated from a basic protocol consisting in evaporating the water from bulk faeces. This was carried out from the faeces of three killer whales and ten common bottlenose dolphins (**Table S3**).

Oxygen isotope analyses of aqueous fluids (urine, blood plasma, gelatine, ice cubes and pool water) and dietary free water

Oxygen isotope analyses of the body fluids from marine vertebrates, dietary free water, fish gelatine, ice cubes and pool water were performed at the Plateforme d'Ecologie Isotopique (LEHNA; UMR CNRS 5023 Villeurbanne - France) member of the RéGEF network. The method is based on an ISOflow™ system connected on line in continuous flow mode to a precisiON mass spectrometer via a centrION interface. The data processing was performed with the ionOS software suite. Three aliquots of 200 µL of each sample of body fluids from

marine vertebrates, water from pools and ice cubes were loaded into LABCO Exetainer® 3.7 ml soda glass vials and automatically reacted at 40°C with CO₂ for a minimum of five hours to allow oxygen isotope equilibration between water and CO₂. As observed previously, measured dietary free water oxygen isotope composition of fish muscles and gelatine yielded poorly reproducible values because of fermentation (Daux et al., 2005; Lazzerini et al., 2016), accordingly, a few milligrams of sodium azide (NaN₃) were added to limit fermentation processes. Oxygen isotope measurements from calibrated waters gave a typical standard deviation of 0.05 ‰. Calibrated waters were used to anchor the results to the V-SLAP/V-SMOW scale. The calibrated waters used were EE1 ($\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} = +6.44\text{‰}$), Apollo ($\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} = -10.05\text{‰}$), LKD3 ($\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} = -20.95\text{‰}$), and LKD2 ($\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} = -26.03\text{‰}$). Those waters used as working standards were calibrated against waters from the Water Isotope Inter-Comparison intercalibration program (Wassenaar et al., 2018). Aliquots of Apollo water were placed at the beginning and at the end of each analytical batch to correct for potential instrumental drift with time. Although the SI unit for isotope ratio is the Urey (Ur) for better understanding we are reporting data with delta permil values expressed with respect to V-SMOW with 1‰ = 1mUr.

Statistical treatment

Since normality and homoscedasticity of the oxygen isotope composition of blood plasma values from cetaceans (killer whales and common bottlenose dolphins) and oxygen isotope composition of pool water values were not validated, we used the non-parametric Mann–Whitney–Wilcoxon to compare median values between two observational series. Statistical tests were performed using R software (R Core Team, 2017) and the level of significance was set at *p-value* < 0.05.

Box-modelling

To better understand the $\delta^{18}\text{O}$ observed in cetacean blood plasma and quantify the respective contribution of each water flux, we used the R package *isobxr* (Tacail, 2021) for stable isotope box-modelling. This package allows to predict the evolution of stable isotope ratios in complex systems of interconnected reservoirs (“boxes”; **Fig. S1**). These calculations are based on the mass conservation principles applied to oxygen and its isotopes, as derived from the mathematical formalism described by Albarède (1995). In the present design of the model, the fluxes are expressed in g.O.day^{-1} .

In fully marine air-breathing vertebrates, inputs that contribute to body water include environmental water incidentally ingested or passing through cutaneous barrier (F_{BAS}), free water in food (F_{FW}) and metabolic water produced by the catabolism of solid food and cellular metabolism. The latter two sources are generally grouped under the term metabolic water (Kohn, 1996) but here we considered them separately and define them as “solid food water” (F_{BIO}) and “metabolic water” (F_{MET}) respectively. The amount of “solid food water” produced by catabolism of food stuffs containing hydrogen depends on the diet composition (Schmidt-Nielsen, 1964; Depocas et al., 1971; Frank, 1988; Kohn, 1996). Each gram of biomolecules (i.e. carbohydrates, proteins and lipids) produces a respective amount of 0.41, 0.60 and 1.07 g of “solid food water” (Brody and Lardy, 1946; Withers, 1992). A precise knowledge of the composition of the diet, available through daily medical monitoring, allows us to estimate “solid water food” production (See **Table S2**). Water vapor, although generally considered as minor, is taken into account as an input of oxygen (F_{VAPi}). For outputs, exhaled CO_2 (F_{COO}), water in faeces and urine (F_{DEJ}) and exhaled water vapor (F_{VAPe}) are considered. Water balance in studied cetaceans is assumed to be homeostatic, so it is considered that oxygen inputs are equal to oxygen outputs. Thus, the mass balance model can be resumed as follow:

$$\sum F_i^{\text{in}} = \sum F_j^{\text{out}} \quad (1)$$

$$F_{VAPi} + F_{BAS} + F_{FW} + F_{BIO} + F_{MET} = F_{DEJ} + F_{COO} + F_{VAPe} \quad (2)$$

To model the $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ value, the fluxes of oxygen entering and leaving the body, the oxygen isotope composition of each reservoirs and the oxygen isotope fractionation that could be associated to the fluxes must be considered. At steady-state, $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ can be calculated by considering the input oxygen isotopic composition and the isotopic fractionation coefficient associated with output fluxes (Kohn, 1996; Langlois et al., 2003; Feng et al., 2022).

$$\frac{\sum(F_i^{in} \times \delta^{18}O_i^{in}) + \sum(F_j^{out} \times \delta^{18}O_j^{out})}{\sum F_i^{in}} = 0 \quad (3)$$

Results

Dietary free water and pool water $\delta^{18}\text{O}$ values of marine vertebrates

Oxygen isotope composition of the free water contained in fishes, and pool water $\delta^{18}\text{O}$ values ($\delta^{18}\text{O}_{\text{POOL}}$), are respectively provided in **Tables 1 and 2**. The oxygen isotope compositions of four pools were measured, and correspond to the pools where loggerhead turtles, killer whales and common bottlenose dolphins (pool 1 and pool 2) are living. The $\delta^{18}\text{O}_{\text{POOL}}$ values range from +0.87 ‰ to +1.78 ‰ with a mean value of +1.38 ‰ (n = 23). The loggerhead turtle $\delta^{18}\text{O}_{\text{POOL}}$ value is equal to +1.34 ‰ (n = 1). The $\delta^{18}\text{O}$ values of the pool of the killer whales range from +1.19 ‰ to +1.67 ‰ (n = 8) during the experiment, while those of the pool 1 of the common bottlenose dolphins vary from +0.87 ‰ to +1.78 ‰ (n = 9) and from +1.04 ‰ to +1.46 ‰ (n = 5) for the pool 2 of the common bottlenose dolphins.

Table 1: Oxygen isotope compositions ($\delta^{18}\text{O}$) and nutritional values of the fourteen fish species, fish gelatine and ice cubes given to killer whales and common bottlenose dolphins each day.

Species	Common name	Fishing place	Fishing date	$\delta^{18}\text{O}$ (‰, V-SMOW)			Water (g/100g)		Proteins (g/100g)		Lipids (g/100g)		
				Mean	SD	n	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	n
<i>Merluccius merluccius</i> *	Hake	-	-	-	-	-	77.0	-	17.6	-	2.3	-	-
<i>Mullus barbatus</i>	Red mullet	FAO 34	September 2020	1.43	0.08	3	76.8	1.4	21.1	0.6	1.2	1.1	2
<i>Sardina pilchardus</i>	European pilchard	FAO 34	December 2019	1.1	0.15	3	75.2	-	20.4	-	2.7	-	1
<i>Clupea harengus</i> **	Atlantic herring, (anterior part)	Norway	February 2021	0.7	0.04	3	72.3	5.7	17.5	0.8	9.5	4.9	2
	(middle part)			0.8	0.06	3							
	(posterior part)			0.81	0.1	3							
<i>Scomber colias</i>	Atlantic chub mackerel	FAO 27	May 2020	0.53	0.18	3	Same values as <i>Scomber scombrus</i>						
<i>Boops boops</i>	Bogue	FAO 27	November 2020	0.23	0.05	3	73.4	1.1	20.4	0.1	4.6	0.8	2
<i>Trachurus trachurus</i>	Atlantic horse mackerel	FAO 27	December 2020	-0.1	0.19	3	74.8	-	19.7	-	3.2	-	1
<i>Merlangius merlangus</i>	Whiting	FAO 27	April 2021	-0.11	0.08	3	83.3	-	15.6	-	0.6	-	1
<i>Scomber scombrus</i>	Atlantic mackerel	FAO 27	October 2020	-0.47	0.07	3	71.8	3.2	20.2	2.1	5.0	3.1	4
<i>Micromesistius poutassou</i>	Blue whiting	FAO 27	March 2021	-1.34	0.12	3	77.6	0.8	19.2	1.7	0.8	0.1	3
<i>Sprattus sprattus</i>	European sprat	FAO 27	November 2020	-6.11	0.17	3	70.4	4.1	14.9	0.4	14.1	3.9	3
<i>Mallotus villosus</i>	Capelin	FAO 21	August 2020	-2.38	0.3	3	78.8	-	15.3	-	3.4	-	1
<i>Clupea harengus membras</i> **	Membras herring	Latvia	-	-7.21	0.14	3	Same values as <i>Clupea harengus</i>						
<i>Oncorhynchus mykiss</i> **	Rainbow trout	Turkey	January 2020	-7.69	0.27	3	70.1	-	16.4	-	11.1	-	1
	Fish gelatine	Made with Antibes (France) tap water		-8.37	0.13	3	-	-	-	-	-	-	-
	Ice cubes	Made with Antibes (France) tap water		-7.7	0.24	18	-	-	-	-	-	-	-

* Nutritional values issued from informationsnutritionnelles.fr

** farmed fish

Free water $\delta^{18}\text{O}$ values of fishes given as the diet to killer whales and common bottlenose dolphins differ along species and fishing location (**Table 1 and Fig. 1**). The $\delta^{18}\text{O}$ values range from -7.69‰ (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum, 1792, rainbow trout, $n = 1$) to $+1.43\text{‰}$ (*Mullus barbatus*, Linnaeus, 1758, red mullet, $n = 1$). The $\delta^{18}\text{O}$ values of fish gelatine and ice cubes are equal to -8.37‰ ($n = 1$) and to $-7.70 \pm 0.10\text{‰}$ (1SEM, $n = 6$) respectively.

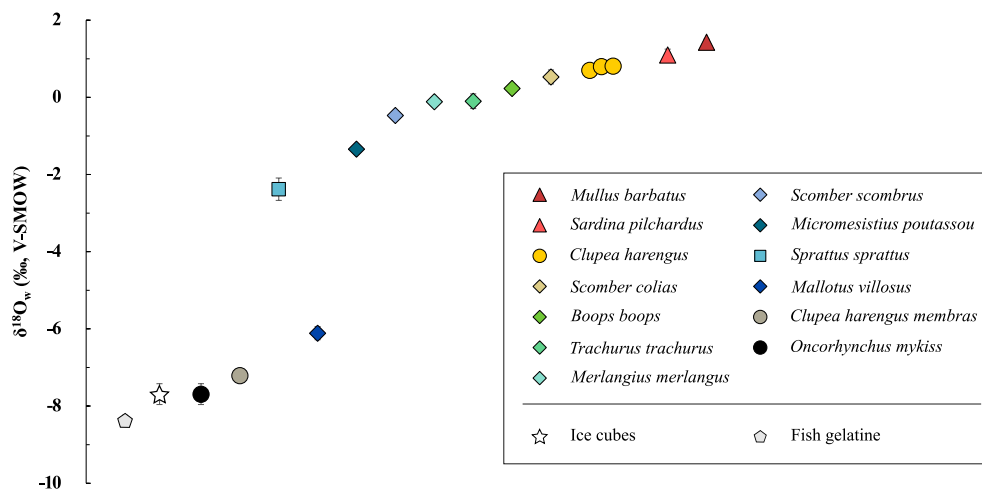


Fig. 1: $\delta^{18}\text{O}$ values of free body water of the fish species composing the daily diet of killer whales (*Orcinus orca*) and common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*).

Table 2: Oxygen isotope composition of the four pool water ($\delta^{18}\text{O}$) during the experiment. The organisms living in each pool are specified.

Pool	Sampling date	$\delta^{18}\text{O}_{\text{POOL}}$ (‰, V-SMOW)		
		Mean	SD	n
Loggerhead turtles pool	10/12/2021	1.34	0.13	3
Killer whales pool (OO1 to OO4)	12/14/2020	1.67	0.05	3
	01/11/2021	1.19	0.05	3
	2/25/2021	1.48	0.02	3
	09/08/2021	1.58	0.07	3
	10/11/2021	1.47	0.07	3
	11/07/2021	1.26	0.03	3
	11/23/2021	1.33	0.11	3
	12/01/2021	1.55	0.09	3
Common bottlenose dolphins pool 1 (TT1 to TT5)	11/18/2020	1.26	0.04	3
	12/03/2020	1.78	0.04	3
	01/03/2021	1.75	0.09	3
	01/05/2021	0.87	0.05	3
	2/16/2021	1.36	0.07	3
	04/04/2021	1.07	0.15	3
	08/05/2021	1.62	0.06	3
	10/03/2021	1.47	0.04	3
11/17/2021	1.35	0.08	3	
Common bottlenose dolphins pool 2 (TT6 to TT9)	11/30/2020	1.20	0.08	3
	01/10/2021	1.04	0.09	3
	07/04/2021	1.20	0.02	3
	11/23/2021	1.40	0.02	3
	11/29/2021	1.46	0.02	3

Blood plasma and urine $\delta^{18}\text{O}$ values from marine vertebrates

Cetacean $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{urine}}$ along with sea turtle $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ values are reported in **Table 3**. The oxygen isotope compositions of body fluids from marine vertebrates during this experiment revealed inter- and intra-species differences (**Table 3; Fig. 2**). The oxygen isotope compositions of the blood plasma of the four specimens of loggerhead turtles have close values ranging from +1.13 ‰ to +1.32 ‰ (n =4, **Table 3**). The mean $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ value of killer

whales and common bottlenose dolphins is respectively $-1.35 \pm 0.07 \text{ ‰}$ (1SEM, $n = 29$; **Fig. 2**) and $-0.95 \pm 0.13 \text{ ‰}$ (1SEM, $n = 22$; **Fig. 2**), and differ from the mean $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ value of loggerhead turtles. Unfortunately, these differences could not be tested statistically because of the small number of data for loggerhead turtles ($n = 4$). The $\delta^{18}\text{O}_{\text{urine}}$ values are equal to, or slightly lower than $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ ones in both killer whales and common bottlenose dolphins (**Table 3**). Intra-individual temporal variability for both cetacean species is observed during the experiment. Killer whales intra-individual $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ variability through time is between 0.56 ‰ (OO3) and 1.30 ‰ (OO1) while that of common bottlenose dolphins ranges between 0.15 ‰ (TT3) and 0.74 ‰ (TT1).

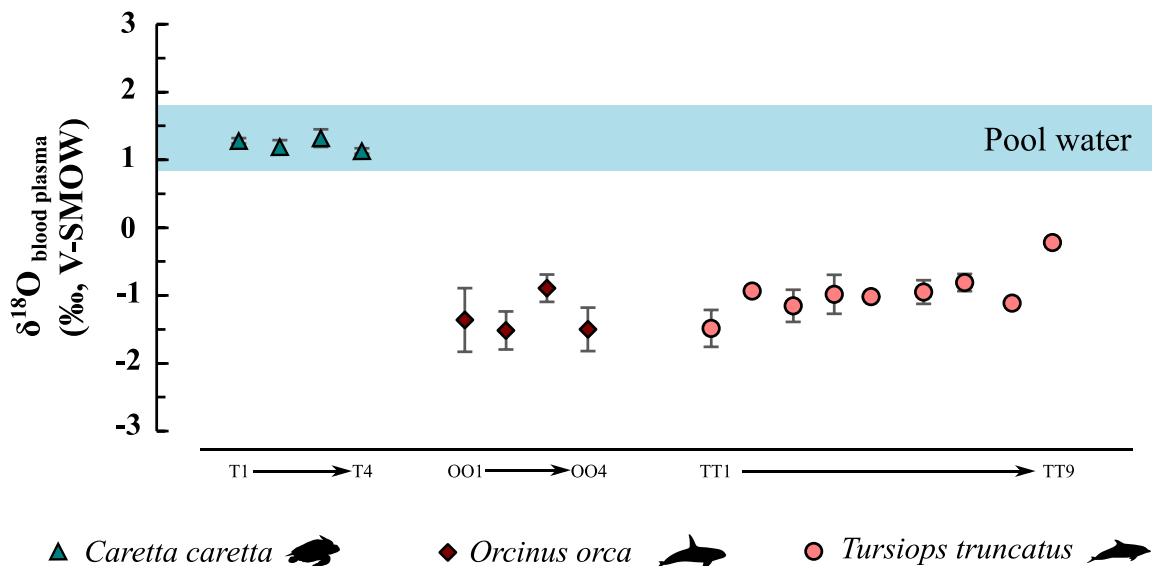


Fig. 2: Blood plasma $\delta^{18}\text{O}$ values of loggerhead turtles and cetaceans. Blue rectangle corresponds to the range of the $\delta^{18}\text{O}$ values measured for the four pools where *C. caretta*, *O. orca* and *T. truncatus* live. Each point corresponds to an average over time and the error bars to the standard error or the standard error of the mean. For the number of samples of each specimen, please refer to the **Table 3**.

Table 3: $\delta^{18}\text{O}$ values of body fluids from loggerhead turtles, killer whales and common bottlenose dolphins.

Group	Sample #	Animal ID	Sex	Age (yr)	Mass (kg)	Sampling date	Material	$\delta^{18}\text{O}$ (‰, V-SMOW)		
								Mean	SD	n
<i>C. caretta</i> , loggerhead turtle	T1	3279	U	10	78	10/12/2021	blood plasma	1.28	0.04	3
	T2	2964	Male	39	123	10/12/2021	blood plasma	1.19	0.1	3
	T3	577	Female	42	98	10/12/2021	blood plasma	1.32	0.13	3
	T4	6895	Male	52	143	10/12/2021	blood plasma	1.13	0.04	3
<i>O. orca</i> , killer whale	OO1		Male	22	3,626	12/22/2020	urine	-1.23	0.1	3
	-		-	-	3,598	12/14/2020	blood plasma	-0.68	0.12	3
	-		-	-	3,666	01/11/2021	blood plasma	-1.09	0.06	3
	-		-	23	3,820	2/25/2021	blood plasma	-1.37	0.06	3
	-		-	-	3,820	2/26/2021	urine	-1.07	0.01	3
	-		-	-	3,584	9/15/21	urine	-1.69	0.1	3
	-		-	-	3,600	09/08/2021	blood plasma	-1.66	0.07	3
	-		-	-	3,568	10/11/2021	blood plasma	-1.98	0.08	3
	-		-	-	3,604	11/07/2021	blood plasma	-0.98	0.11	3
	-		-	-	3,736	12/01/2021	blood plasma	-1.77	0.06	3
	OO2		Female	20	2,434	12/14/2020	urine	-1.81	0.06	3
	-		-	-	2,434	12/14/2020	blood plasma	-1.29	0.12	3
	-		-	-	2,478	01/11/2021	blood plasma	-1.44	0.05	3
	-		-	-	2,504	2/25/2021	urine	-1.85	0.04	3
	-		-	-	2,504	2/25/2021	blood plasma	-1.69	0.07	3
	-		-	21	2,376	9/15/2021	urine	-2.19	0.06	3
	-		-	-	2,376	09/08/2021	blood plasma	-1.6	0.05	3

	-	-	-	2,366	10/11/2021	blood plasma	-1.72	0.12	3
	-	-	-	2,394	10/26/2021	blood plasma	-1.43	0.09	3
	-	-	-	2,404	11/07/2021	blood plasma	-1.03	0.15	3
	-	-	-	2,464	12/01/2021	blood plasma	-1.93	0.09	3
	OO3	Male	10	2,218	12/14/2020	blood plasma	-0.72	0.01	3
	-	-	-	2,212	01/11/2021	blood plasma	-1.28	0.09	3
	-	-	-	2,306	2/26/2021	urine	-1.42	0.1	3
	-	-	-	2,306	2/25/2021	blood plasma	-0.93	0.05	3
	-	-	11	2,290	10/25/2021	blood plasma	-0.84	0.03	3
	-	-	-	2,304	11/07/2021	blood plasma	-0.8	0.1	3
	-	-	-	2,398	11/24/2021	blood plasma	-0.79	0.11	3
	OO4	Male	8	1,596	12/14/2020	blood plasma	-0.89	0.07	3
	-	-	-	1,632	01/11/2021	blood plasma	-1.4	0.04	3
	-	-	-	1,572	2/26/2021	urine	-1.98	0.04	3
	-	-	-	1,572	2/25/2021	blood plasma	-1.98	0.06	3
	-	-	-	1,532	09/04/2021	urine	-1.92	0.09	3
	-	-	-	1,532	09/08/2021	blood plasma	-1.79	0.02	3
	-	-	-	1,544	10/08/2021	blood plasma	-1.39	0.12	3
	-	-	-	1,532	10/25/2021	blood plasma	-1.6	0.15	3
	-	-	-	1,530	11/07/2021	blood plasma	-1.49	0.03	3
	-	-	-	1,552	11/24/2021	blood plasma	-1.46	0.07	3
<i>T. truncatus</i> , common bottlenose dolphins	TT1	Female	42	204	11/18/2020	blood plasma	-1.57	0.04	3
	-	-	-	200	01/03/2021	blood plasma	-1.4	0.05	3
	-	-	-	200	01/03/2021	urine	-1.81	0.09	3
	-	-	-	191	2/16/2021	blood plasma	-1.82	0.05	3
	-	-	-	191	2/16/2021	urine	-2.68	0.06	3

-	-		196	04/04/2021	blood plasma	-1.08	0.02	3
-	-		204.5	11/17/2021	blood plasma	-1.56	0.05	3
TT3	Male	24	171	11/18/2020	blood plasma	-0.87	0.11	3
-	-	-	173	01/05/2021	blood plasma	-0.95	0.1	3
-	-	-	173	2/16/2021	blood plasma	-0.9	0.02	3
-	-	-	180	11/17/2021	blood plasma	-1.02	0.05	3
TT4	Male	22	187	11/18/2020	blood plasma	-0.89	0.13	3
-	-	-	190	01/05/2021	blood plasma	-1.22	0.02	3
-	-	-	184	2/16/2021	blood plasma	-1.35	0.04	3
TT5	Female	30	189	12/03/2020	blood plasma	-0.66	0.05	3
-	-	-	189	01/05/2021	blood plasma	-1.21	0.05	3
-	-	-	176	10/03/2021	blood plasma	-1.08	0.03	3
TT2	Female	11	129	11/17/2021	blood plasma	-1.2	0.05	3
TT6	Male	15	181.5	11/30/2020	blood plasma	-0.75	0.03	3
-	-	-	179	01/10/2021	blood plasma	-1.07	0.02	3
TT7	Male	10	171	12/13/2020	blood plasma	-0.72	0.02	3
-	-	-	164	11/23/2021	blood plasma	-0.9	0.06	3
TT9	Female	10	130	4/29/2021	blood plasma	-0.22	0.05	3
TT8	Male	7	160	11/23/2021	blood plasma	-1.16	0.03	3

Discussion

$\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{urine}}$ values vs $\delta^{18}\text{O}_{\text{POOL}}$

The $\delta^{18}\text{O}$ values of cetacean blood plasma and urine as well as turtle blood plasma were compared to the $\delta^{18}\text{O}_{\text{POOL}}$ values of their respective pool (**Fig. 2**). The $\delta^{18}\text{O}$ values of blood plasma from loggerhead turtles ($\delta^{18}\text{O} = +1.23 \pm 0.04 \text{ ‰}$, 1SEM, $n = 4$) are very close to the $\delta^{18}\text{O}_{\text{POOL}}$ value of their living pool ($\delta^{18}\text{O}_{\text{POOL}} = +1.34 \pm 0.13 \text{ ‰}$, 1SD, $n = 1$). This observation is consistent with the known drinking behaviour of these reptiles which ingest directly environmental water to maintain their water balance (Holmes and McBean, 1964; Taplin, 1984; Rash and Lillywhite, 2019). The surrounding water is consequently the main source of water and thus of oxygen for loggerhead turtles. Contrastingly, cetaceans $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{urine}}$ values are significantly lower than the $\delta^{18}\text{O}_{\text{POOL}}$ values (Mann-Whitney Wilcoxon test, $p\text{-value} < 0.001$ for both killer whales and common bottlenose dolphins). Pool water is thus not the main source of oxygen and water for killer whales and common bottlenose dolphins. The significant differences between body fluids and pool water $\delta^{18}\text{O}$ values indicate that cetaceans do not directly drink surrounding salt water, or at least that surrounding water is not their main source of water and oxygen intake (Ridgway, 1972; Ortiz, 2001; Rash and Lillywhite, 2019).

$\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{urine}}$ values vs dietary free water $\delta^{18}\text{O}_{\text{FW}}$

The $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{urine}}$ values of killer whales and common bottlenose dolphins were also compared to the oxygen isotope composition of their dietary free water, which includes fish free water, fish gelatine and ice cubes. Dietary free water $\delta^{18}\text{O}$ values ($\delta^{18}\text{O}_{\text{FW}}$) were estimated from a basic mass balance equation from fish quantities daily given per specimen and

their respective oxygen isotope compositions. The seasonality of diet, required throughout the year to fulfill the nutritional requirements of cetaceans, has been also considered (**Figs 3, 4; Table S1**). When changes took place, the quantities of fish ingested on the last 3 days before sampling were considered and averaged since body water is estimated to be fully renewed after three to five days (Hui, 1981; Rimbach et al., 2021). Without any change in diet within three days before the sampling, only the meals of the day before were considered. The $\delta^{18}\text{O}_{\text{FW}}$ estimates and measured $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ in both killer whales and common bottlenose dolphins seem to covary ($R^2 = 0.39$, $p\text{-value} = 2.4\text{E}^{-7}$; **Fig. S4A**). Moreover, the similar temporal evolution patterns between $\delta^{18}\text{O}_{\text{FW}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ demonstrate that dietary free water is an important source of water in cetaceans (**Figs 3, 4; Fig. S2**). These observations agree with previous studies using other determination method which concluded that dietary free water is one of the most important sources of freshwater in cetaceans (Ridgway, 1972; Ortiz, 2001; Rash and Lillywhite, 2019). Nonetheless, we observe that measured $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ from killer whales are systematically higher than $\delta^{18}\text{O}_{\text{FW}}$ estimates (**Fig. 3**) contrary to common bottlenose dolphin data for which $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{FW}}$ estimates are very close each other, except for the individual TT2 (**Fig. 4**).

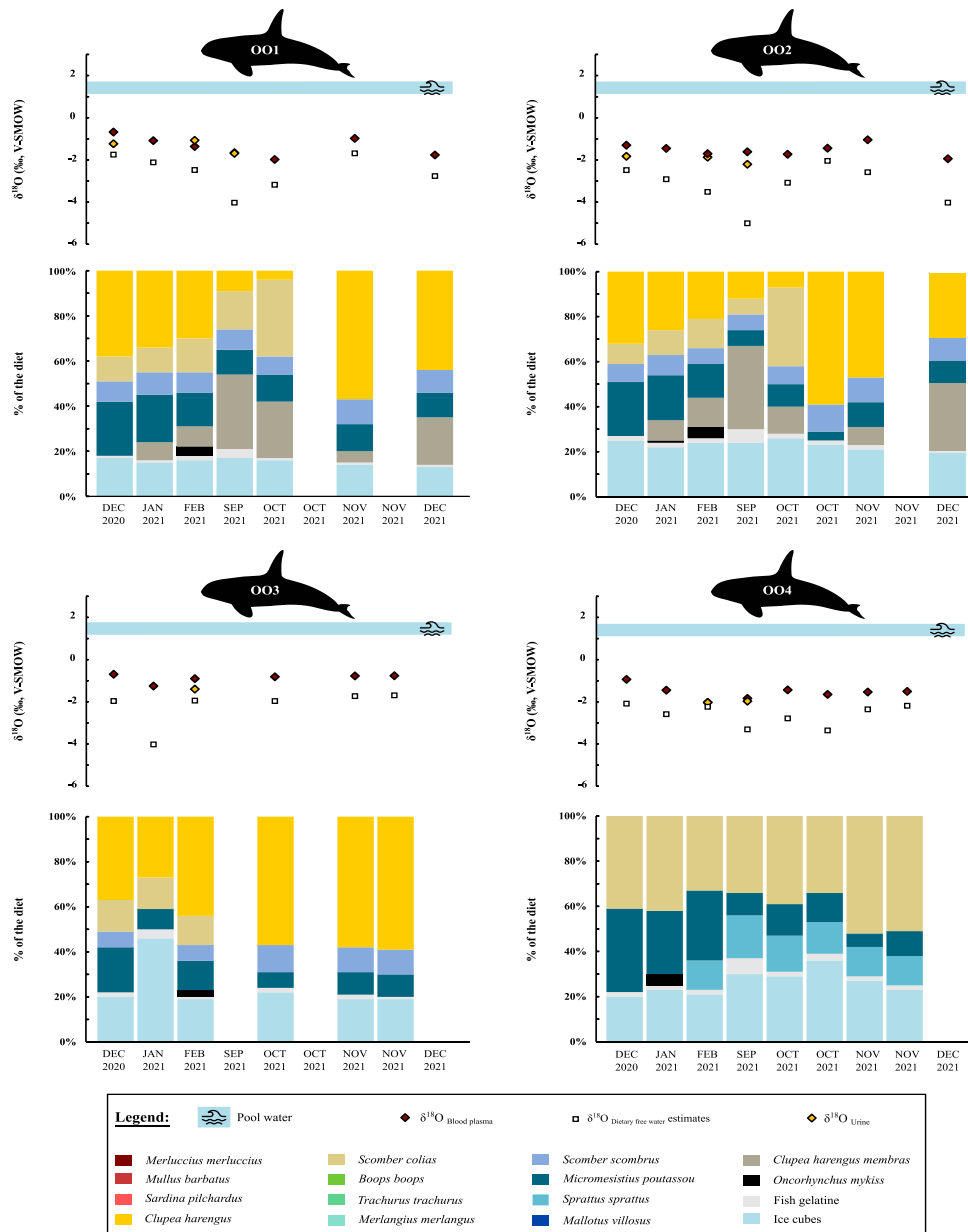


Fig. 3: Evolution of the $\delta^{18}\text{O}$ values of blood plasma and urine from killer whales with estimated dietary free water $\delta^{18}\text{O}$ values during the experiment. Histograms represent the proportion of each fish species given to the corresponding killer whale each day.

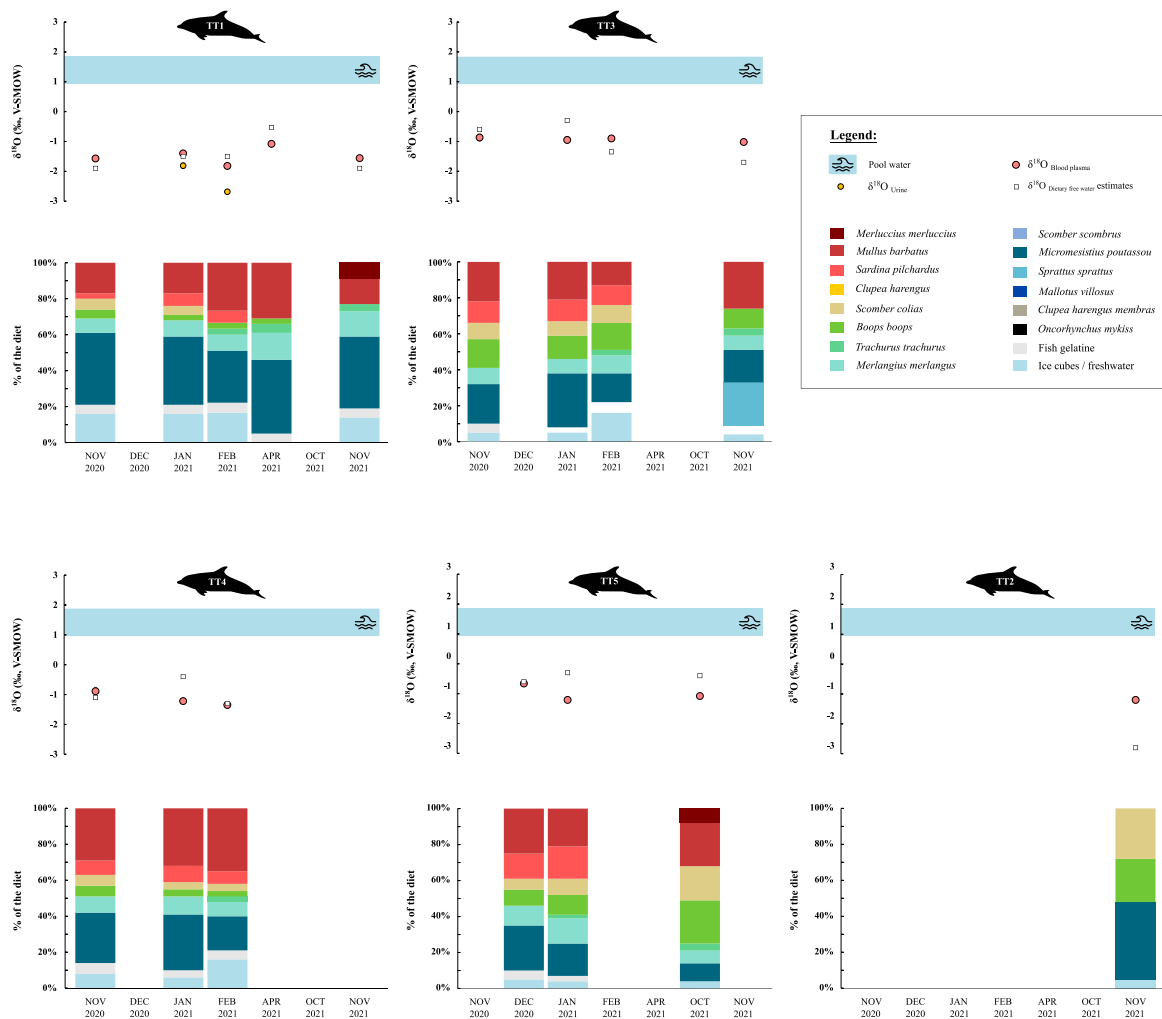


Fig. 4: Evolution of the $\delta^{18}\text{O}$ values of blood plasma and urine from common bottlenose dolphins with estimated dietary free water $\delta^{18}\text{O}$ values during the experiment. Histograms represent the proportion of each fish species given to the corresponding common bottlenose dolphin each day.

How to explain the ^{18}O -enrichment in the blood plasma of killer whales?

A systematic positive shift in $\delta^{18}\text{O}$ values between blood plasma and dietary free water is observed in killer whales (**Fig. 3**). This shift is significantly different between the two Cetacean species (Mann-Whitney-Wilcoxon, p -value < 0.001; **Fig. 5A**) and could be explained by a

higher contribution of the pool water, a higher production of metabolic water or a mixture of these two components.

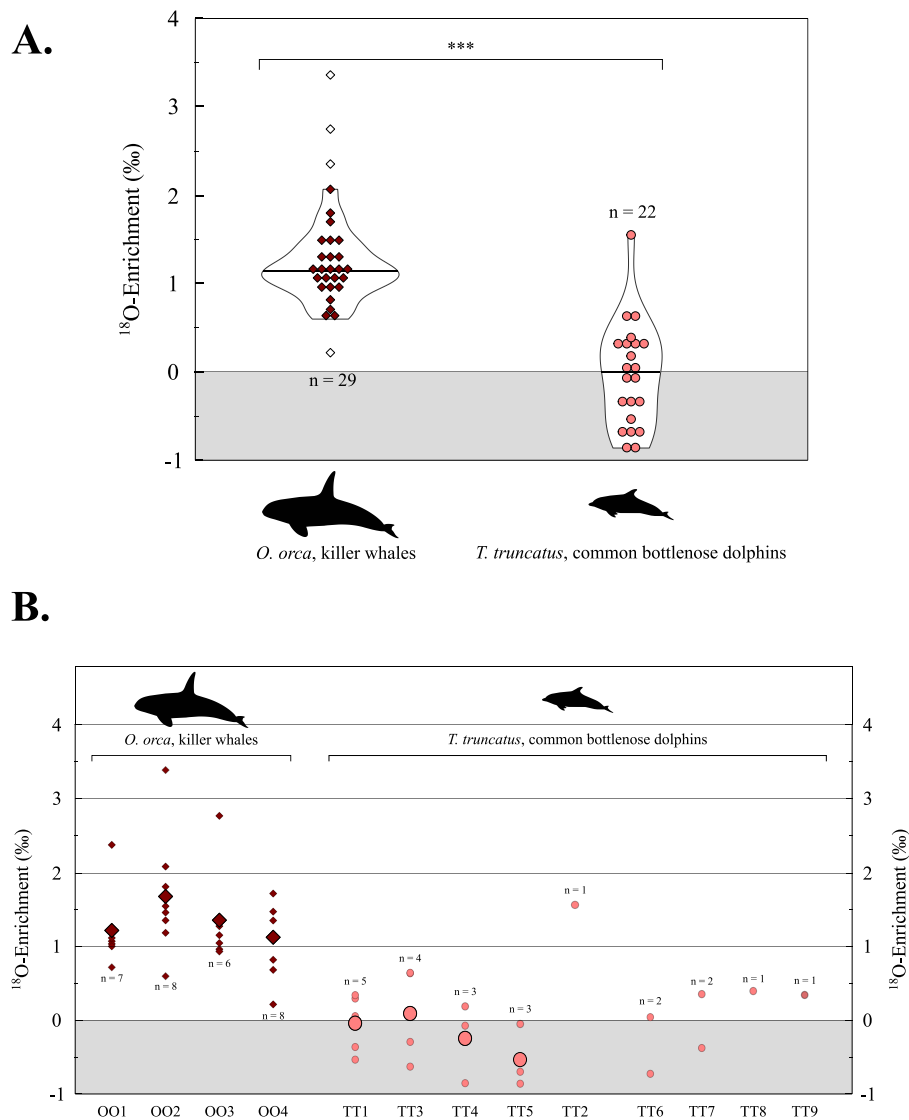


Fig. 5: ^{18}O -enrichment values of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ of killer whales and common bottlenose dolphins relative to $\delta^{18}\text{O}_{\text{Dietary free water}}$ (A), asterisks indicate the significance of the difference between the two species (Mann-Whitney-Wilcoxon test, *** for p-value < 0.001). Outliers are plotted as white diamonds in (A). Detailed ^{18}O -enrichment values of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ for each specimen of the killer whales and common bottlenose dolphins (B).

Pool water can be voluntarily or accidentally ingested by cetaceans during feeding, or through transcutaneous water flux. In studied killer whales and common bottlenose dolphins, the food was directly taken from the hand of the feeder, so pool water ingested during feeding was limited and can be considered as very minor. Moreover, it has been shown that cetaceans with their large muscular tongue can occlude their oesophagus and eject the sea water and thus limit the ingestion of surrounding water when they swallow their prey underwater (Fetcher Jr and Fletcher, 1942; Telfer et al., 1970; Andersen and Nielsen, 1983). Nonetheless, some studies suggest that ingestion of surrounding water can be done but the amount remains relatively low, about a few litres per day for small fasted delphinids (Telfer et al., 1970; Ridgway, 1972; Hui, 1981; Rash and Lillywhite, 2019). Although absorption of water through the skin was thought unlikely to occur in cetaceans (Telfer et al., 1970), later studies reported that the skin is a major input of water, and that delphinids may experience net gains of freshwater in hypoosmotic habitats (Andersen and Nielsen, 1983; Ridgway and Venn-Watson, 2010). Hui et al. (1981) considered that transcutaneous water is a major input and may account for as much as 75% of the total water flux in a fasting *Delphinus delphis*, Linnaeus, 1758. Based on this assumption, an ^{18}O -enrichment should also be observed in studied common bottlenose dolphins, which is not the case.

The second possible explanation of the ^{18}O -enrichment observed in killer whales deals with the contribution of water produced by metabolic reactions that use oxygen bound to organic matter for generating H_2O during glycolysis and β -oxidation; and water formed from cellular metabolism during oxidative phosphorylation, where inhaled dioxygen (i.e., atmospheric dioxygen, O_2) is the terminal acceptor and is combined with hydrogen to produce water. The oxygen of this “metabolic water” derives from both the oxygen originally presents in the ingested biomolecules of food and the inspired O_2 which have respective $\delta^{18}\text{O}$ values of +19.2 ‰, V-SMOW and +23.5 ‰, V-SMOW (Kroopnick and Craig, 1972; Gat et al., 1996; Chesson et al., 2011). Experimental studies show that metabolic water production increases

when living organisms possess a lipid-rich diet instead to a protein-rich one (Depocas et al., 1971; Frank, 1988). This process could represent the most likely way to explain why killer whales have ^{18}O -enriched body water compared to bottlenose dolphins since the diet of the former is richer in lipids (**Fig. 6; Fig. S3**). Moreover, one specimen (individual TT2) of common bottlenose dolphin had a diet richer in lipids than other individuals (~10 % vs 1-5 %) and similar to killer whales, which have approximately the same percentage of lipids in their diet (~3-8 %). As hypothesised, TT2 exhibits a significant blood plasma-diet water ^{18}O -enrichment (**Fig. 5B**).

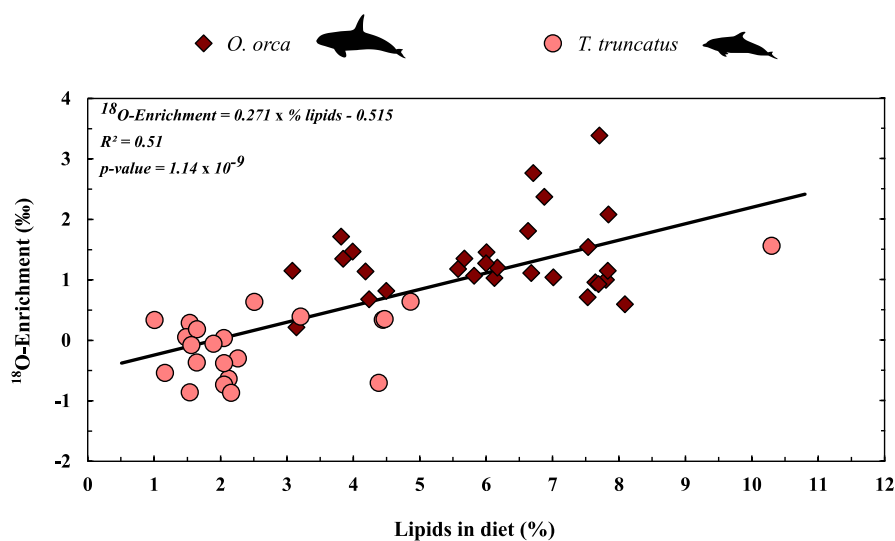


Fig. 6: ^{18}O -enrichment values of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ values of the killer whale and the common bottlenose dolphin body fluids relative to dietary free water $\delta^{18}\text{O}$ values in function of the percentage of lipids in daily diet.

Determination of the contribution of each water source in cetacean body water

Characterization of the fluxes of oxygen

Oxygen inputs from dietary free water (F_{FW}) and solid food (F_{BIO})

Oxygen fluxes in the form of dietary free water and solid food were calculated from the daily diet. The studied killer whales eat between 33 kg and 104 kg of fish, 1.25 kg and 3.75 kg of fish gelatine and approximately 16 kg of ice cubes each day, while the daily diet of common bottlenose dolphins is composed of 7.2 kg to 15 kg of fish and 0.5 kg of fish gelatine (see **Table S1**). Cetaceans consume a water-rich diet composed of fish whose water represents 70% and dry matter 30% (lipids, proteins depending of the fish species). We estimated that 90% of dietary free water and solid food matter is incorporated to body water of the killer whales and common bottlenose dolphins (Reddy et al., 1994; Lockyer, 2007). The amount of water formed in the first part of the lipids and proteins catabolism (“solid food water”) is calculated from the assumption that 1 g of protein and lipid produced 0.70 g and 1.07 g of water respectively (Brody and Lardy, 1946); see **Table S2** for calculations). So, oxygen input from free dietary water for the killer whales is $15,900 < F_{FW} < 59,000 \text{ g.O.d}^{-1}$ and $2,700 < F_{FW} < 7,200 \text{ g.O.d}^{-1}$ for the common bottlenose dolphins (**Table 4**), and oxygen from oxygen-bearing biomolecules in dry food (F_{BIO}) is comprised between 2,900 and 11,000 g.O.d^{-1} for the killer whales and between 490 and 1,400 g.O.d^{-1} for the common bottlenose dolphins (**Table 4**).

Oxygen inputs from transcutaneous flux and ingested pool water (F_{POOL})

The oxygen fluxes associated with transcutaneous water and ingested pool water were grouped because they possess the same water origin, which is the pool water, and thus they share a similar oxygen isotope composition ($\delta^{18}\text{O}_{POOL}$). Previous study has shown that transcutaneous

water flux can reach 0.08 to 0.6 L.m².h⁻¹ in *Delphinus delphis* (Hui, 1981), representing between 4.5 and 36 L for common bottlenose dolphins (4,000 < F_{POOL} < 32,000 g.O.d⁻¹) and 16 to 210 L for killer whales considering their cutaneous body surface (14,000 < F_{POOL} < 187,000 g.O.d⁻¹). Fasted organisms are supposed to ingest surrounding salt water (Telfer et al., 1970; Hui, 1981) but this is challenged by other studies that consider voluntary drinking behaviour as a rare phenomenon in cetaceans (Kjeld, 2003; Rash and Lillywhite, 2019). Accidental ingestion of water can also be neglected since it was shown that harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) expelled water when they ate their preys (Andersen and Nielsen, 1983). Moreover, studied cetaceans were fed out of the water by the hand of the training team largely limiting the ingestion of pool water. In their modelling, Feng et al. (2022) estimated that the combination of these two fluxes represents approximately 10% of the total oxygen flux. Experimental results of the present study show no significant link between cetacean body fluids and pool water (R²= 0.01, *p*-value = 0.70; **Fig. 2 and Fig. S4B**). Therefore, we assumed that oxygen input from pool to cetacean body water is comprised between 0% and 10% as proposed in the study of Feng et al. (2022).

Oxygen inputs from inspired oxygen (F_{MET}) and water vapor (F_{VAPi})

Oxygen inputs from inhaled air are estimated from experimental studies performed on killer whales and common bottlenose dolphins whose body masses are in the same range as studied cetaceans (Kriete, 1994; Fahlman et al., 2015, 2016; Roos et al., 2016). Common bottlenose dolphins (body mass ~200kg) consume between 0.857 L.O₂.min⁻¹ and 1.185 L.O₂.min⁻¹ representing 1,640 g.O.d⁻¹ to 2,270 g.O.d⁻¹, while the O₂ consumption of killer whales is comprised between 4.4 L.O₂.min⁻¹ and 13.5 L.O₂.min⁻¹ (8,430 < F_{MET} < 25,855 g.O.d⁻¹) for specimens ranging from 1,000 kg to 5,000 kg (Kasting et al., 1989; Kriete, 1994; Roos et al., 2016; **Table 4**).

For inspired water vapor input (F_{VAPi}), we used the following relationship that relates the water vapor input to the inhaled atmospheric dioxygen, temperature and relative humidity (Nave, 2000):

$$V_{air} = 0.5 \times F_{MET} \times 22.4 \times X \times 0.21^{-1} \quad (4)$$

$$V_c (g.m^{-3}) = 5.018 + 0.32321 \times T + 8.1847 \times 10^{-3} \times T^2 + 3.1243 \times 10^{-4} \times T^3 \quad (5)$$

$$F_{VAPi} = R_h \times \frac{V_c}{1000} \times \frac{V_{air}}{18.02} \quad (6)$$

$$F_{VAPi} = 0.03 \times F_{MET} \quad (7)$$

With $X = 0.9 \pm 0.1$ corresponding to the efficiency of the oxygen utilization fraction in the lungs of marine mammals (Feng et al., 2022), $R_h = 0.8$ as the average relative air humidity and $T = 16^\circ\text{C}$ as average temperature at Antibes, France.

The corresponding flux is between 252 g.O.d^{-1} and 775 g.O.d^{-1} for the killer whales and between 49 g.O.d^{-1} and 68 g.O.d^{-1} for the common bottlenose dolphins (**Table 4**).

Oxygen outputs from exhaled carbon dioxide (F_{COO}) and water vapor (F_{VAPe})

CO_2 flux is related to O_2 consumption by the respiratory quotient defined as the volume of carbon dioxide released over the volume of oxygen absorbed during respiration (Irving et al., 1941; Kleiber, 1947; Ridgway and Patton, 1971). This respiratory quotient (Rq) ranges from 0.67 to 0.81 for common bottlenose dolphins (Fahlman et al., 2015). Without any data concerning killer whales, we took the same range as for common bottlenose dolphins for this study. Experimental data allow the amount of exhaled CO_2 (F_{COO}) to be constrained for the common bottlenose dolphins (~200 kg). Published values range from 0.589 L.min^{-1} to 0.852 L.min^{-1} corresponding to $1,093 \text{ g.O.d}^{-1}$ to $1,581 \text{ g.O.d}^{-1}$ (Fahlman et al., 2015).

Concerning killer whales for which experimental data are not available, we used the respiratory quotient of the common bottlenose dolphins and the following linear relation:

$$F_{COO} = Rq \times F_{MET} \quad (8)$$

Therefore, oxygen output associated to exhaled CO₂ (F_{COO}) ranging from 5,648 g.O.d⁻¹ to 20,943 g.O.d⁻¹ for killer whales (**Table 4**).

Oxygen losses related to exhaled water vapor (F_{VAPe}) are between 300 g.O.d⁻¹ and 700 g.O.d⁻¹ considering experimental values for killer whales (Kasting et al., 1989) but between 927 g.O.d⁻¹ and 2,844 g.O.d⁻¹ in relation to body mass if the relationship F_{VAPe} = 0.11 x F_{MET}, is considered (Feng et al., 2022). For common bottlenose dolphins and along the previous relationship (8), oxygen output associated to exhaled water vapor is comprised between 180 g.O.d⁻¹ and 250 g.O.d⁻¹ (**Table 4**).

Oxygen outputs from defecation (F_{DEJ})

The oxygen output from defecations corresponds to liquids in urine and excrements. Very little data are available except those presented by Ridgway and Wong (2007). Dolphins (*T. truncatus* and *Lagenorhynchus obliquidens*, Gill, 1865) of ~180 kg produced approximately 4,620 g of urine and 1,450 g of excrements. Urine is considered to be composed of approximately 100% of water and 90% in excrements (see **Table S3**). By a simple extrapolation we estimate that a common bottlenose dolphin of 200 kg will lose 5,800 g.O.d⁻¹ through defecations and a killer whale between 43,000 and 103,000 g.O.d⁻¹ depending of its body mass (**Table 4**).

Table 4: List and range of inputs and outputs (in g.O.d⁻¹) for cetacean oxygen mass balance box-model.

		<i>O. orca</i>	<i>T. truncatus</i>
	Body mass (kg)	1,530 to 3,820	129 to 204.5
Inputs	F _{FW}	15,900 to 59,000	2,700 to 7,200
	F _{POOL}	0 to 10 %	
	F _{VAPi}	252 to 775	49 to 68
	F _{BIO}	2,900 to 11,000	490 to 1,400
	F _{MET}	8,430 to 25,855	1,640 to 2,270
Outputs	F _{VAPe}	300 to 2,844	180 to 250
	F _{COO}	5,648 to 20,943	1,093 to 1,581
	F _{DEJ}	43,000 to 103,000	3,741 to 5,930

Oxygen isotope compositions and fractionation factors of oxygen inputs and outputs

The $\delta^{18}\text{O}$ value of atmospheric molecular oxygen is +23.5‰ (Kroopnick and Craig, 1972). Nonetheless, marine mammals have a high oxygen efficiency of $X = 0.9$ because of morphological and physiological adaptation to their environment (Walker, 2007; Wartzok, 2009). According to the relationship between oxygen efficiency in marine mammals and the oxygen isotope composition of inhaled air measured by Epstein and Zeiri (1988), $\delta^{18}\text{O}_{\text{MET}}$ is approximated to the value of $+22.8 \pm 0.1\text{‰}$, V-SMOW. The oxygen isotope composition of atmospheric water vapor is assumed to be $\delta^{18}\text{O}_{\text{VAPi}} = -15.5 \pm 2.7\text{‰}$, V-SMOW (Uemura et al., 2010) and that of food biomolecules to be $\delta^{18}\text{O}_{\text{BIO}} = +19.2 \pm 1.3\text{‰}$, V-SMOW (Chesson et al., 2011; **Table 5**). Oxygen isotope composition of pool water ($\delta^{18}\text{O}_{\text{POOL}}$) and dietary free water ($\delta^{18}\text{O}_{\text{FW}}$) were measured and estimated in this study.

Table 5: Oxygen isotope compositions of external reservoirs and oxygen isotopic fractionations coefficient associated with oxygen fluxes between the animal and the external reservoirs.

Parameter	Description	Value	References
$\delta^{18}\text{O}_{\text{O}_2}$	Oxygen isotope composition of atmospheric air	$+22.8 \pm 2\text{‰}$	Epstein and Zeiri, 1988
$\delta^{18}\text{O}_{\text{BIO}}$	Oxygen isotope composition of food biomolecules	$+19.2 \pm 1.3\text{‰}$	Chesson et al., 2011
$\delta^{18}\text{O}_{\text{VAPi}}$	Oxygen isotope composition of atmospheric water vapor	$-15.5 \pm 2.7\text{‰}$	Uemura et al., 2010
$\delta^{18}\text{O}_{\text{POOL}}$	Oxygen isotope composition of basin water (corresponding to surrounding water)	Measured	
$\delta^{18}\text{O}_{\text{FW}}$	Oxygen isotope composition of free water in food	Measured	
$\alpha_{\text{COO-BW}}$	Fractionation coefficient between exhaled CO_2 and body water	1.0396	Brenninkmeijer et al., 1983 Schoeller et al., 1986; Wong et al., 1988; Bryant and Froelich, 1995; Langlois et al., 2003
$\alpha_{\text{DEJ-BW}}$	Fractionation coefficient between excreted liquids and body water	1	
$\alpha_{\text{VAPe-BW}}$	Fractionation coefficient between exhaled vapor and body water	0.9916	Horita and Wesolowski, 1994; Pack et al., 2013

Oxygen fluxes between body water and exhaled CO_2 and water vapor are associated with isotopic fractionation. Exhaled CO_2 and water vapor are in isotopic equilibrium with body water at $36 \pm 1^\circ\text{C}$ corresponding to cetaceans mean body temperature (Morrison, 1962; Hampton et al., 1971; Yeates and Houser, 2008). The respective fractionation factors are $\alpha_{\text{CO}_2\text{-BW}} = 1.0396 \pm 0.0001$ (Brenninkmeijer et al., 1983) and $\alpha_{\text{H}_2\text{O-BW}} = 0.9916 \pm 0.002$ (Horita and Wesolowski, 1994; Pack et al., 2013) giving:

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{COO}} = 1.0396 \times (\delta^{18}\text{O}_{\text{BW}} + 1000) - 1000 \quad (9)$$

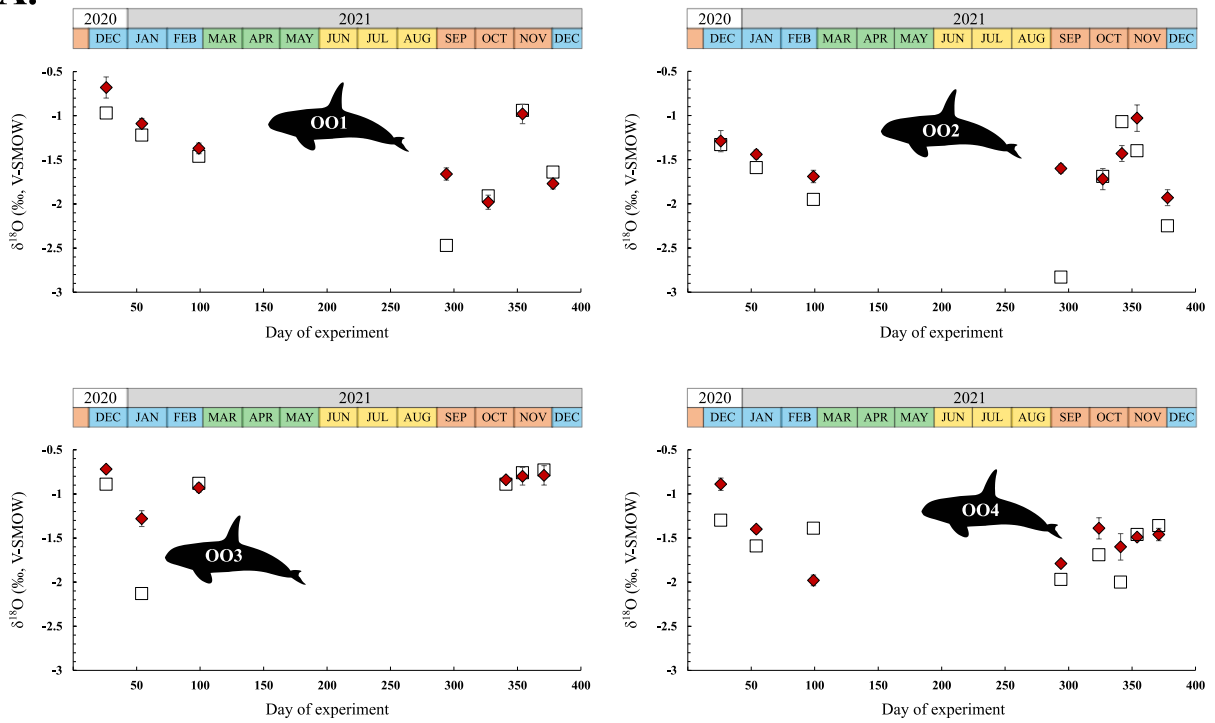
$$\delta^{18}\text{O}_{\text{VAPe}} = 0.9916 \times (\delta^{18}\text{O}_{\text{BW}} + 1000) - 1000 \quad (10)$$

Urine has an oxygen isotope composition equal to that of body water (**Figs 3, 4**; Schoeller et al., 1986; Wong et al., 1988; Bryant and Froelich, 1995; Langlois et al., 2003), and faecal water is also assumed to be isotopically unfractionated relative to body water.

Comparison between model results and experimental data

The oxygen isotope compositions of blood plasma predicted by the model closely match those measured both in killer whales and common bottlenose dolphins (**Fig. 7**). The differences between measured and predicted values range from 0.03‰ to 1.23‰ for killer whales (**Fig. 7A**) and from 0.01‰ to 0.64‰ for common bottlenose dolphins (**Fig. 7B**). The linear regression between modelled and measured $\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$ values for killer whales and common bottlenose dolphins show a slope close to 1 (0.98 for *O. orca* and 1.11 for *T. truncatus*; **Fig. 8**) and an intercept near to 0 (-0.19 for *O. orca* and -0.06 for *T. truncatus*; **Fig. 8**) and demonstrate the robustness of the modelling presented here ($p\text{-value} < 0.001$).

A.



B.

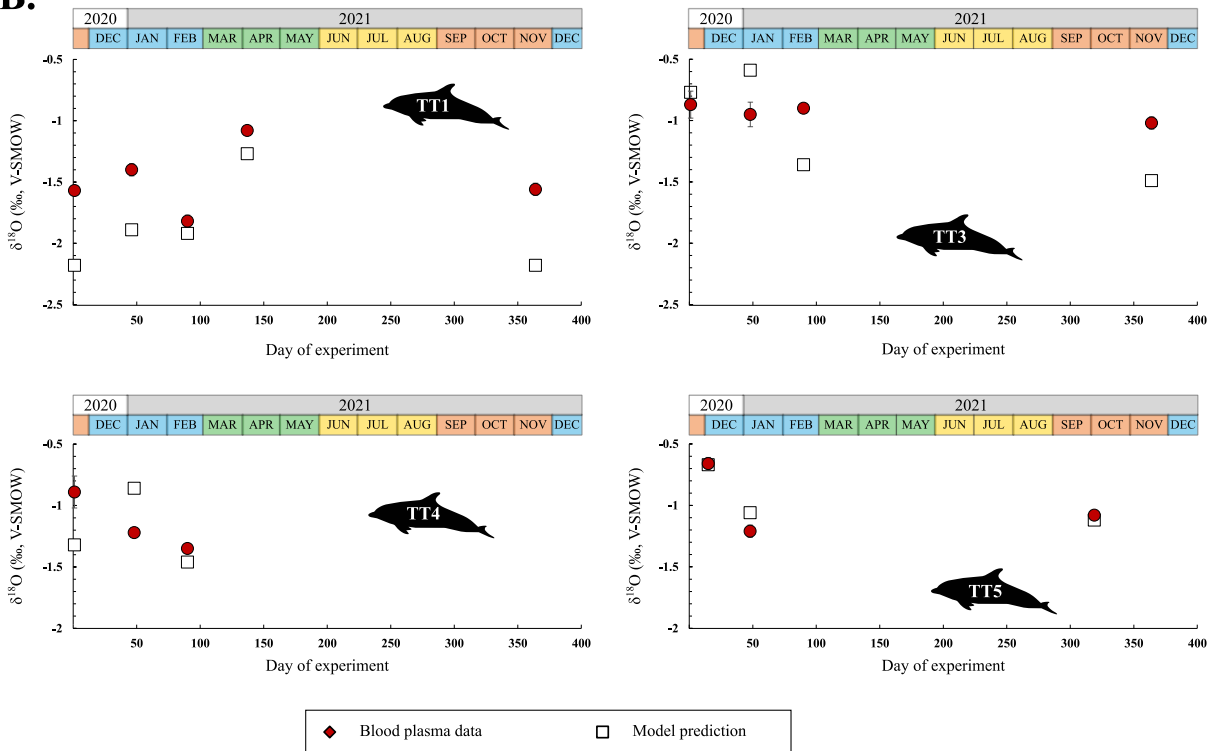


Fig. 7: Comparison between model prediction and blood plasma measurements for killer whales (A) and common bottlenose dolphins (B).

Model results indicate a strong contribution of dietary free water (61 - 69%) and metabolic water (here solid food water and metabolic water, 26 – 35%) to the body water of killer whales and common bottlenose dolphins; while more than 98% of the outputs are related to exhaled CO₂ and liquids present in dejections (**Table 6**).

Table 6: Proportions in percent (%) of each water inputs and outputs for killer whales and common bottlenose dolphins.

		<i>Orcinus orca</i> , killer whales			
		OO1	OO2	OO3	OO4
N		7	8	5*	8
From	To				
VAPi	BODYw	2 ± 0.2	2 ± 0.3	2 ± 0.2	2 ± 0.3
POOL	BODYw	1 ± 0.1	2 ± 0.4	2 ± 0.1	2 ± 0.4
FW	BODYw	66 ± 2.4	60 ± 2.5	61 ± 1.3	55 ± 6.5
BIO	BODYw	12 ± 1.6	12 ± 1.2	12 ± 0.4	9 ± 0.4
MET	BODYw	19 ± 1.6	24 ± 2.4	23 ± 0.8	32 ± 6.5
BODYw	VAPe	2.0 ± 0.5	2.0 ± 0.3	2.0 ± 0.2	2.0 ± 0.8
BODYw	COO	16 ± 1.3	19 ± 1.3	18 ± 0.8	23 ± 3.7
BODYw	DEJ	82 ± 1.5	79 ± 1.4	80 ± 0.8	75 ± 3.8

* Values corresponding to 01/11/2021 were not take into account because the animal was ill.

		<i>Tursiops truncatus</i> , common bottlenose dolphins								
		TT1	TT3	TT4	TT5	TT2	TT6	TT7	TT8	TT9
N		5	4	3	3	1	2	2	1	1
From	To									
VAPi	BODYw	2 ± 0.7	1 ± 0.2	1 ± 0.0	2 ± 0.8	1	1 ± 0.1	1 ± 0.0	2	1
POOL	BODYw	4 ± 0.9	2 ± 0.4	3 ± 0.1	2 ± 0.4	2	3 ± 0.6	2 ± 0.7	6	2
FW	BODYw	67 ± 2.4	68 ± 2.6	68 ± 0.7	70 ± 0.8	62	69 ± 0.1	72 ± 0.6	58	69
BIO	BODYw	8 ± 0.7	9 ± 1.7	8 ± 0.3	9 ± 0.4	15	9 ± 0.1	10 ± 0.5	9	9
MET	BODYw	19 ± 2.0	20 ± 2.6	19 ± 0.9	17 ± 0.8	20	18 ± 0.3	16 ± 1.9	24	19
BODYw	VAPe	2 ± 0.6	2 ± 0.2	2 ± 0.1	2 ± 0.1	2	2 ± 0.1	2 ± 0.0	3	2
BODYw	COO	17 ± 2.2	17 ± 1.5	17 ± 1.0	16 ± 0.3	18	17 ± 0.6	15 ± 1.8	19	18
BODYw	DEJ	81 ± 2.7	81 ± 1.6	81 ± 0.9	83 ± 0.3	80	81 ± 0.5	83 ± 1.9	77	81

The contributions of inhaled water vapor (VAPi) and surrounding water (POOL) are very low (<5%). The main difference between killer whales and common bottlenose dolphins is explained by the contribution of metabolic water (from BIO and MET). The contribution of the water formed from metabolism is higher in killer whales than in common bottlenose dolphins and probably explain the specific ^{18}O -enrichment observed in the blood plasma values of killer whales. The comparison with previous studies should be made with caution because the considered fluxes are not always the same, especially when organisms were fasted during the study period which can range from a few hours to the whole day (Hui, 1981; Andersen and Nielsen, 1983). The difference in fasting time probably has an influence on the ingestion of surrounding water, since the organisms consume water since they are hungry. Thus, this could explain why the ingestion of surrounding water appears greater in previous studies than in the present one, where the fasting time is limited (overnight). The results of this study lead to markedly different conclusions from those obtained by Feng et al. (2022) where inhaled atmospheric dioxygen was proposed to be the main oxygen input in cetaceans (49%), followed by dietary free water (37%) and surrounding water (8%). This difference in terms of contributions of each water source can be explained by the more accurate estimates of the dietary free water done in the present study with the measurement of the oxygen isotope composition of the free water of each fish species while, in their study, Feng et al. (2022) took a mean value for all the cetaceans corresponding to the mean $\delta^{18}\text{O}$ value of the oceans.

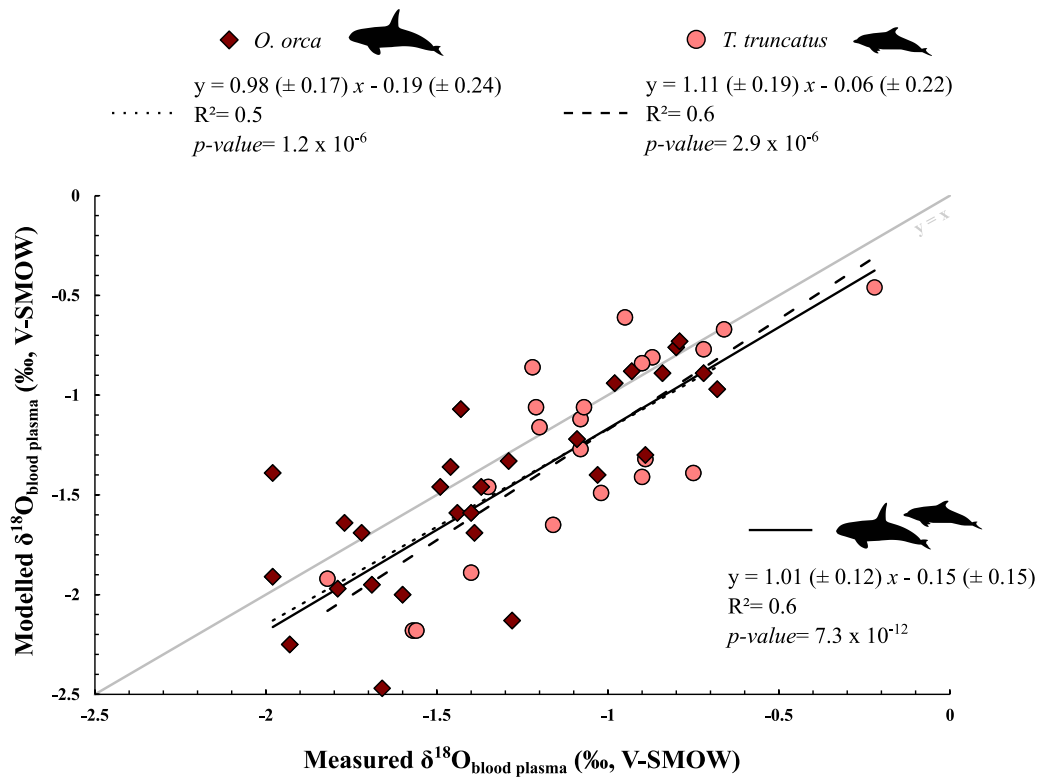


Fig. 8: Modelled vs measured $\delta^{18}\text{O}$ values of blood plasma.

Concluding remarks

The significant differences in oxygen sources in terms of isotopic composition allowed us to determine the contribution of each water source to the body water of cetaceans, notably the respective contributions of water coming from dietary free water, water formed through metabolism and surrounding salt water. We have shown that dietary free water is the main source of water for cetaceans and that cetaceans do not drink seawater unlike loggerhead sea turtles. Beyond these physiological implications, this work raises some questions about the use of isotopic data from cetaceans as environmental proxies of the oxygen isotope composition of present and past oceanic water. Indeed, the phosphate oxygen isotope composition of cetacean bones and teeth ($\delta^{18}\text{O}_p$) are used to determine the oxygen isotope composition of present and past oceans (Yoshida and Miyazaki, 1991; Barrick et al., 1992; Amiot et al., 2008; Ciner et al., 2016), to differentiate marine and freshwater habitats of extinct and extant cetaceans (Clementz

and Koch, 2001; Clementz et al., 2006) and to study the geographical distribution of cetaceans and their movements across oceans (Matthews et al., 2016, 2021). These studies are based on the strong assumption that the $\delta^{18}\text{O}$ value of cetacean body water is equal to that of the surrounding marine water (Kohn, 1996; Thewissen et al., 1996; Clementz and Koch, 2001; Newsome et al., 2009). For the study of wild organisms for which the $\delta^{18}\text{O}$ of dietary free water is equal to that of the surrounding salt water $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$, this working hypothesis is acceptable for cetaceans but also for organisms which drink sea water such as sea turtles. However, our results show that precautions should be taken when organisms with a lipid-rich diet are used as this may lead to underestimate the body water $\delta^{18}\text{O}$ values and thus underestimate that of the surrounding oceanic water. Furthermore, wild cetaceans do not have food intake as regularly as captive animals do (Barros, 1990; Kastelein et al., 2002). In this case, water balance is probably maintained by a higher contribution of metabolic water products following the remobilization of stored lipids in blubber (Iverson et al., 1993; Iverson, 2009). This would suggest that in the wild, cetaceans with varying blubber thickness depending on the species (Worthy and Edwards, 1990; Iverson, 2009; Favilla and Costa, 2020) would have body water $\delta^{18}\text{O}$ values significantly higher than that of the surrounding ocean water. Further studies focusing on the body water $\delta^{18}\text{O}$ values during fasting periods would help to define the importance of metabolic water production from blubber in the water balance and clarify the relationship between $\delta^{18}\text{O}_{\text{body water}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{ocean water}}$ for wild cetaceans.

List of symbols and abbreviations

$\delta^a\text{O}_x$ Oxygen isotope composition of the isotope a in the phase x

V-SMOW Vienna Standard Mean Ocean Water

SD Standard deviation

SEM Standard error of mean

FAO Food and Agriculture Organisation

F Flux of matter

V_{air} Air volume inspired

V_c Vapor content

X Efficiency of the oxygen utilization fraction in the lungs

T Temperature in Celsius degree ($^{\circ}\text{C}$)

Rq Respiratory quotient

vs versus

$\alpha_{\text{A-B}}$ Isotopic fractionation factor between the phase A and B

Acknowledgements

The authors would thank the training teams for fieldwork help and discussions concerning studied organisms, B. Choux for administrative tasks and P. Picot, director of Marineland for making this study possible. N.S would also warmly thank A. Fahlman and A. Allen for their help about cetacean respiratory physiology.

Competing interests

The authors declare to have any competing interests.

Author contributions

NS, IB and CS conceived and designed the study. Material collection was achieved by SCa and CS. Material preparation and data collection were performed by NS, RA, AVL, FF and CL. TT conceived and managed the use of the R program *isobxr*. GS acquired the financial support for the project leading to this publication. RA, PV, SC and GS helped in the supervision of the project. The first draft of the manuscript was written by NS, RA and PV, and all co-authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Funding

This research has been supported by the Agence Nationale de la Recherche (grant no. ANR-18-CE31-0020 “Oxymore”).

Data availability

Daily diet, dietary free water estimates, solid food water estimates and water content in faeces are provided in Excel tables as electronic supplements. Four additional figures are available as supplementary figures.

References

- Albarède, F. (1995).** *Introduction to Geochemical Modeling*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Amiot, R., Göhlich, U.B., Lécuyer, C., de Muizon, C., Cappetta, H., Fourel, F., Héran, M.-A., Martineau, F., (2008).** Oxygen isotope compositions of phosphate from Middle Miocene–Early Pliocene marine vertebrates of Peru. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **264**, 85–92.
- Andersen, S.H., Nielsen, E., (1983).** Exchange of water between the harbor porpoise, *Phocoena phocoena*, and the environment. *Experientia* **39**, 52–53.
- Barrick, R.E., Fischer, A.G., Kolodny, Y., Luz, B., Bohaska, D., (1992).** Cetacean bone oxygen isotopes as proxies for Miocene ocean composition and glaciation. *Palaios* **7**, 521–531.
- Barros, N.B., (1990).** Food habitats of bottlenose dolphins in the Southeastern United States. *Bottlenose Dolphin* 309–328.
- Brennkmeijer, C.A.M., Kraft, P., Mook, W.G., (1983).** Oxygen isotope fractionation between CO₂ and H₂O. *Chem. Geol.* **41**, 181–190.
- Brody, S., Lardy, H.A., (1946).** Bioenergetics and growth. *J. Phys. Chem.* **50**, 168–169.
- Bryant, J.D., Froelich, P.N., (1995).** A model of oxygen isotope fractionation in body water of large mammals. *Geochim. Cosmochim. Acta* **59**, 4523–4537.
- Chesson, L.A., Valenzuela, L.O., Bowen, G.J., Cerling, T.E., Ehleringer, J.R., (2011).** Consistent predictable patterns in the hydrogen and oxygen stable isotope ratios of animal proteins consumed by modern humans in the USA. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **25**, 3713–3722.
- Ciner, B., Wang, Y., Parker, W., (2016).** Oxygen isotopic variations in modern cetacean teeth and bones: implications for ecological, paleoecological, and paleoclimatic studies. *Sci. Bull.* **61**, 92–104.
- Clementz, M.T., Goswami, A., Gingerich, P.D., Koch, P.L., (2006).** Isotopic records from early whales and sea cows: contrasting patterns of ecological transition. *J. Vertebr. Paleontol.* **26**, 355–370.
- Clementz, M.T., Koch, P.L., (2001).** Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel. *Oecologia* **129**, 461–472.

- Daux, V., Lécuyer, C., Adam, F., Martineau, F., Vimeux, F., (2005).** Oxygen isotope composition of human teeth and the record of climate changes in France (Lorraine) during the last 1700 years. *Clim. Change* **70**, 445–464.
- Davenport, J., (2017).** Crying a river: how much salt-laden jelly can a leatherback turtle really eat? *J. Exp. Biol.* **220**, 1737–1744.
- Depocas, F., Hart, J.S., Fisher, H.D., (1971).** Sea water drinking and water flux in starved and in fed harbor seals, *Phoca vitulina*. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* **49**, 53–62.
- Epstein, S., Zeiri, L., (1988).** Oxygen and carbon isotopic compositions of gases respired by humans. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **85**, 1727–1731.
- Evans, D.H., Claiborne, J.B., (2008).** Osmotic and ionic regulation in fishes, *in: Osmotic and Ionic Regulation*. CRC Press, pp. 295–366.
- Fahlman, A., Loring, S.H., Levine, G., Rocho-Levine, J., Austin, T., Brodsky, M., (2015).** Lung mechanics and pulmonary function testing in cetaceans. *J. Exp. Biol.* **218**, 2030–2038.
- Fahlman, A., Van Der Hoop, J., Moore, M.J., Levine, G., Rocho-Levine, J., Brodsky, M., (2016).** Estimating energetics in cetaceans from respiratory frequency: why we need to understand physiology. *Biol. Open* **5**, 436–442.
- Fänge, R., Fugelli, K., (1963).** The rectal salt gland of elasmobranchs, and osmoregulation in chimaeroid fishes. *Sarsia* **10**, 27–34.
- Favilla, A.B., Costa, D.P., (2020).** Thermoregulatory strategies of diving air-breathing marine vertebrates: A review. *Front. Ecol. Evol.* **8**, 509-555.
- Feng, D., Tütken, T., Löffler, N., Tröster, G., Pack, A., (2022).** Isotopically anomalous metabolic oxygen in marine vertebrates as physiology and atmospheric proxy. *Geochim. Cosmochim. Acta.* **328**, 85-102.
- Fetcher Jr, E.S., (1939).** The water balance in marine mammals. *Q. Rev. Biol.* **14**, 451–459.
- Fetcher Jr, E.S., Fetcher, G.W., (1942).** Experiments on the osmotic regulation of dolphins. *J. Cell. Comp. Physiol.* **19**, 123–130.
- Frank, C.L., (1988).** Diet selection by a heteromyid rodent: role of net metabolic water production. *Ecology* **69**, 1943–1951.
- Gat, J.R., Shemesh, A., Tziperman, E., Hecht, A., Georgopoulos, D., Basturk, O., (1996).** The stable isotope composition of waters of the eastern Mediterranean Sea. *J. Geophys. Res. Oceans* **101**, 6441–6451.
- Green, D.R., Olack, G., Colman, A.S., (2018).** Determinants of blood water $\delta^{18}\text{O}$ variation in a population of experimental sheep: Implications for paleoclimate reconstruction. *Chem. Geol.* **485**, 32–43.

- Hampton, I.F.G., Whittow, G.C., Szekerczes, J., Rutherford, S., (1971).** Heat transfer and body temperature in the Atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *Int. J. Biometeorol.* **15**, 247–253.
- Holmes, W.N., McBean, R.L., (1964).** Some aspects of electrolyte excretion in the green turtle, *Chelonia mydas mydas*. *J. Exp. Biol.* **41**, 81–90.
- Horita, J., Wesolowski, D.J., (1994).** Liquid-vapor fractionation of oxygen and hydrogen isotopes of water from the freezing to the critical temperature. *Geochim. Cosmochim. Acta* **58**, 3425–3437.
- Houssaye, A., Fish, F.E., (2016).** Functional (secondary) adaptation to an aquatic life in vertebrates: an introduction to the symposium. *Integr. Comp. Biol.* **56**, 1266–1270.
- Hui, C.A., (1981).** Seawater consumption and water flux in the common dolphin *Delphinus delphis*. *Physiol. Zool.* **54**, 430–440.
- Irving, L., Fisher, K.C., McIntosh, F.C., (1935).** The water balance of a marine mammal, the seal. *J. Cell. Comp. Physiol.* **6**, 387–391.
- Irving, L., Scholander, P.F., Grinnell, S.W., (1941).** The respiration of the porpoise, *Tursiops truncatus*. *J. Cell. Comp. Physiol.* **17**, 145–168.
- Iverson, S.J., (2009).** Blubber, in: *Encyclopedia of Marine Mammals*. Elsevier, pp. 115–120.
- Iverson, S.J., Bowen, W.D., Boness, D.J., Oftedal, O.T., (1993).** The effect of maternal size and milk energy output on pup growth in grey seals (*Halichoerus grypus*). *Physiol. Zool.* **66**, 61–88.
- Kastelein, R.A., Vaughan, N., Walton, S., Wiepkema, P.R., (2002).** Food intake and body measurements of Atlantic bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in captivity. *Mar. Environ. Res.* **53**, 199–218.
- Kasting, N.W., Adderley, S.A., Safford, T., Hewlett, K.G., (1989).** Thermoregulation in beluga (*Delphinapterus leucas*) and killer (*Orcinus orca*) whales. *Physiol. Zool.* **62**, 687–701.
- Kjeld, M., (2003).** Salt and water balance of modern baleen whales: rate of urine production and food intake. *Can. J. Zool.* **81**, 606–616.
- Kleiber, M., (1947).** Body size and metabolic rate. *Physiol. Rev.* **27**, 511–541.
- Kohn, M.J., (1996).** Predicting animal $\delta^{18}\text{O}$: accounting for diet and physiological adaptation. *Geochim. Cosmochim. Acta* **60**, 4811–4829.
- Kriete, B., (1994).** Bioenergetics in the killer whale, *Orcinus orca*. *PhD Thesis*. University of British Columbia.
- Kroopnick, P., Craig, H., (1972).** Atmospheric oxygen: isotopic composition and solubility fractionation. *Science* **175**, 54–55.

- Langlois, C., Simon, L., Lécuyer, C.H., (2003).** Box-modeling of bone and tooth phosphate oxygen isotope compositions as a function of environmental and physiological parameters. *Isotopes Environ. Health Stud.* **39**, 259–272.
- Lazzerini, N., Lécuyer, C., Amiot, R., Angst, D., Buffetaut, E., Fourel, F., Daux, V., Betancort, J.F., Flandrois, J.-P., Marco, A.S., (2016).** Oxygen isotope fractionation between bird eggshell calcite and body water: application to fossil eggs from Lanzarote (Canary Islands). *Sci. Nat.* **103**, 81.
- Lillywhite, H.B., Heatwole, H., Sheehy III, C.M., (2014a).** Dehydration and drinking behavior of the marine file snake *Acrochordus granulatus*. *Physiol. Biochem. Zool.* **87**, 46–55.
- Lillywhite, H.B., Sheehy III, C.M., Brischoux, F., Grech, A., (2014b).** Pelagic sea snakes dehydrate at sea. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **281**, 20140119.
- Lockyer, C., (2007).** All creatures great and smaller: a study in cetacean life history energetics. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **87**, 1035–1045.
- Marshall, A.T., Cooper, P.D., (1988).** Secretory capacity of the lachrymal salt gland of hatchling sea turtles, *Chelonia mydas*. *J. Comp. Physiol. B* **157**, 821–827.
- Matthews, C.J., Longstaffe, F.J., Ferguson, S.H., (2016).** Dentine oxygen isotopes ($\delta^{18}\text{O}$) as a proxy for odontocete distributions and movements. *Ecol. Evol.* **6**, 4643–4653.
- Matthews, C.J., Longstaffe, F.J., Lawson, J.W., Ferguson, S.H., (2021).** Distributions of Arctic and Northwest Atlantic killer whales inferred from oxygen isotopes. *Sci. Rep.* **11**, 1–14.
- Morrison, P., (1962).** Body temperatures in some Australian mammals. III. Cetacea (Megaptera). *Biol. Bull.* **123**, 154–169.
- Motani, R., Vermeij, G.J., (2021).** Ecophysiological steps of marine adaptation in extant and extinct non-avian tetrapods. *Biol. Rev.* **96**, 1769–1798.
- Nave, R., (2000).** HyperPhysics Thermodynamics. Apple Comput. Corp. Available
- Newsome, S.D., Tinker, M.T., Monson, D.H., Oftedal, O.T., Ralls, K., Staedler, M.M., Fogel, M.L., Estes, J.A., (2009).** Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecology* **90**, 961–974.
- Ortiz, R.M., (2001).** Osmoregulation in marine mammals. *J. Exp. Biol.* **204**, 1831–1844.
- Pack, A., Gehler, A., Süssenberger, A., (2013).** Exploring the usability of isotopically anomalous oxygen in bones and teeth as paleo- CO_2 -barometer. *Geochim. Cosmochim. Acta* **102**, 306–317.
- R Core Team, (2017).** R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

- Rash, R., Lillywhite, H.B., (2019).** Drinking behaviors and water balance in marine vertebrates. *Mar. Biol.* **166**, 1–21.
- Reddy, M., Kamolnick, T., Curry, C., Skaar, D., Ridgway, S., (1994).** Energy requirements for the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in relation to sex, age and reproductive status. *Mar. Mamm. Public Disp. Res.* **1**, 26–31.
- Reina, R.D., Jones, T.T., Spotila, J.R., (2002).** Salt and water regulation by the leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea*. *J. Exp. Biol.* **205**, 1853–1860.
- Ridgway, S., Venn-Watson, S., (2010).** Effects of fresh and seawater ingestion on osmoregulation in Atlantic bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *J. Comp. Physiol. B* **180**, 563–576.
- Ridgway, S.H., (1972).** Homeostasis in the aquatic environment. *Mamm. Sea* 590–747.
- Ridgway, S.H., Patton, G.S., (1971).** Dolphin thyroid: Some anatomical and physiological findings. *Z. Für Vgl. Physiol.* **71**, 129–141.
- Ridgway, S.H., Wong, S.K., (2007).** Urine Volume in Dolphins: A Review of Data from 24-Hour Collection Studies. *Presented at the IAAAM*.
- Rimbach, R., Amireh, A., Allen, A., Hare, B., Guarino, E., Kaufman, C., Salomons, H., Pontzer, H., (2021).** Total energy expenditure of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) of different ages. *J. Exp. Biol.* **224**, jeb242218.
- Roos, M.M., Wu, G.-M., Miller, P.J., (2016).** The significance of respiration timing in the energetics estimates of free-ranging killer whales (*Orcinus orca*). *J. Exp. Biol.* **219**, 2066–2077.
- Schmidt-Nielsen, K., (1964).** Desert animals. Physiological problems of heat and water.
- Schoeller, D.A., Leitch, C.A., Brown, C., (1986).** Doubly labeled water method: in vivo oxygen and hydrogen isotope fractionation. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* **251**, R1137–R1143.
- Silva, P., Solomon, R.J., Epstein, F.H., (1996).** The rectal gland of *Squalus acanthias*: a model for the transport of chloride. *Kidney Int.* **49**, 1552–1556.
- Smith, H.W., (1932).** Water regulation and its evolution in the fishes. *Q. Rev. Biol.* **7**, 1–26.
- Smith, H.W., (1930).** The absorption and excretion of water and salts by marine teleosts. *Am. J. Physiol.-Leg. Content* **93**, 480–505.
- Tacail, T., (2021).** isobxr: Stable Isotope Box Modelling in R. R package version 1.0.1. <https://CRAN.R-project.org/package=isobxr>
- Taplin, L.E., (1984).** Homeostasis of plasma electrolytes, water and sodium pools in the estuarine crocodile, *Crocodylus porosus*, from fresh, saline and hypersaline waters. *Oecologia* **63**, 63–70.

- Telfer, N., Cornell, L.H., Prescott, J.H., (1970).** Do dolphins drink water? *J. Am. Vet. Med. Assoc.* **157**, 555–558.
- Thewissen, J.G., Roe, L.J., O'neil, J.R., Hussain, S.T., Sahni, A., Bajpai, S., (1996).** Evolution of cetacean osmoregulation. *Nature* **381**, 379–380.
- Uemura, R., Barkan, E., Abe, O., Luz, B., (2010).** Triple isotope composition of oxygen in atmospheric water vapor. *Geophys. Res. Lett.* **37**.
- Walker, S.M., (2007).** Dolphins. *Lerner Publications*.
- Wartzok, D., (2009).** Breathing, in: *Encyclopedia of Marine Mammals*. Elsevier, pp. 152–156.
- Wassenaar, L.I., Terzer-Wassmuth, S., Douence, C., Araguas-Araguas, L., Aggarwal, P.K., Coplen, T.B., (2018).** Seeking excellence: An evaluation of 235 international laboratories conducting water isotope analyses by isotope-ratio and laser-absorption spectrometry. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **32**, 393–406.
- Withers, P.C., (1992).** *Comparative animal physiology*. Saunders College Pub. Philadelphia.
- Wong, W.W., Cochran, W.J., Klish, W.J., Smith, E.O., Lee, L.S., Klein, P.D., (1988).** In vivo isotope-fractionation factors and the measurement of deuterium-and oxygen-18-dilution spaces from plasma, urine, saliva, respiratory water vapor, and carbon dioxide. *Am. J. Clin. Nutr.* **47**, 1–6.
- Worthy, G.A., Edwards, E.F., (1990).** Morphometric and biochemical factors affecting heat loss in a small temperate cetacean (*Phocoena phocoena*) and a small tropical cetacean (*Stenella attenuata*). *Physiol. Zool.* **63**, 432–442.
- Wyneken, J., Lohmann, K.J., Musick, J.A., (2013).** *The biology of sea turtles*. CRC press.
- Yeates, L.C., Houser, D.S., (2008).** Thermal tolerance in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *J. Exp. Biol.* **211**, 3249–3257.
- Yoshida, N., Miyazaki, N., (1991).** Oxygen isotope correlation of cetacean bone phosphate with environmental water. *J. Geophys. Res. Oceans* **96**, 815–820.

Supplementary materials

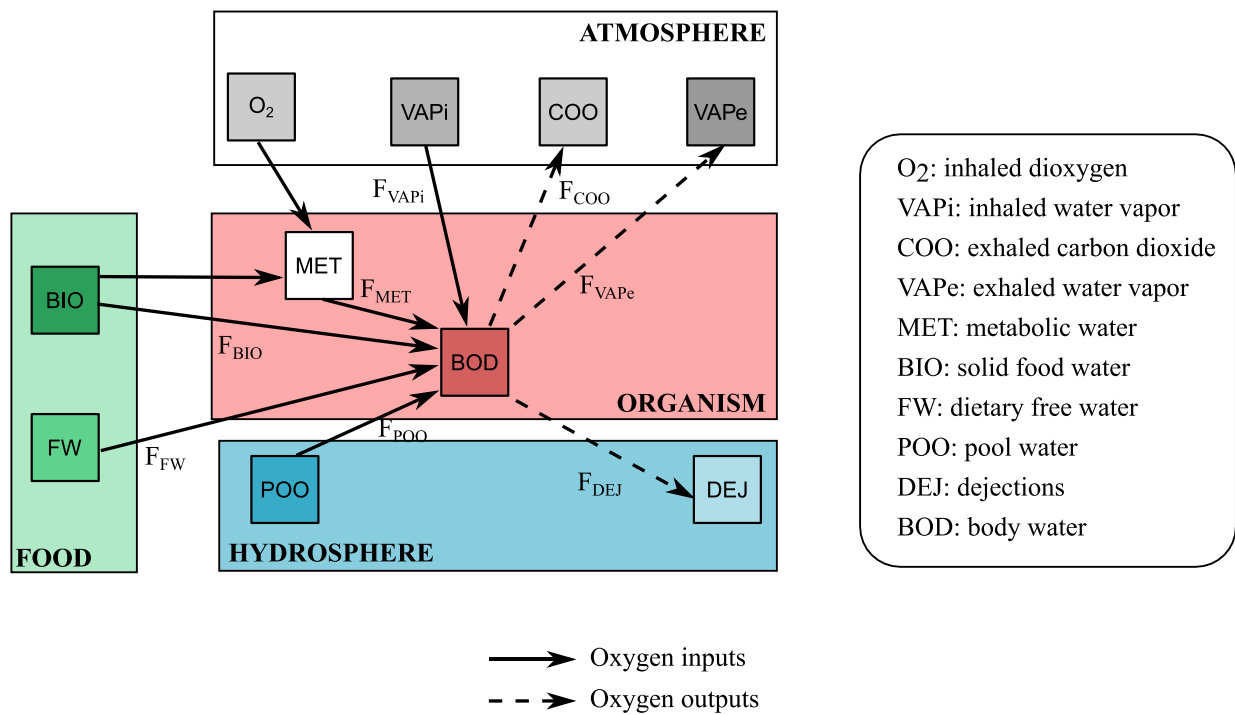


Fig. S1: Schematic representation of the boxes and oxygen fluxes defined in the box model.

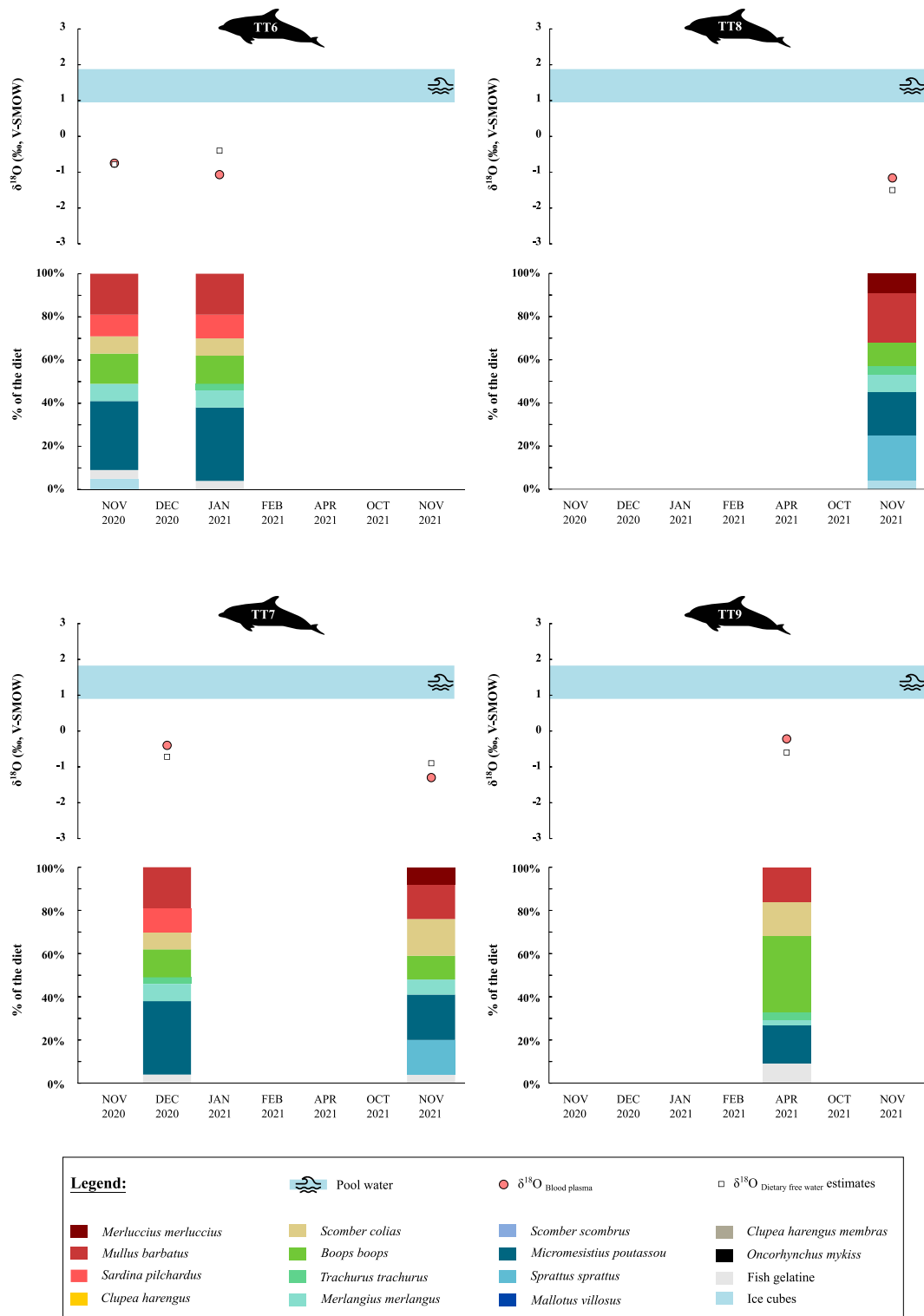


Fig. S2: Evolution of the $\delta^{18}\text{O}$ values of blood plasma and urine from the studied common bottlenose dolphins with estimated dietary free water $\delta^{18}\text{O}$ values during the experiment. Histograms represent the proportion of each fish species given to the corresponding common bottlenose dolphin each day.

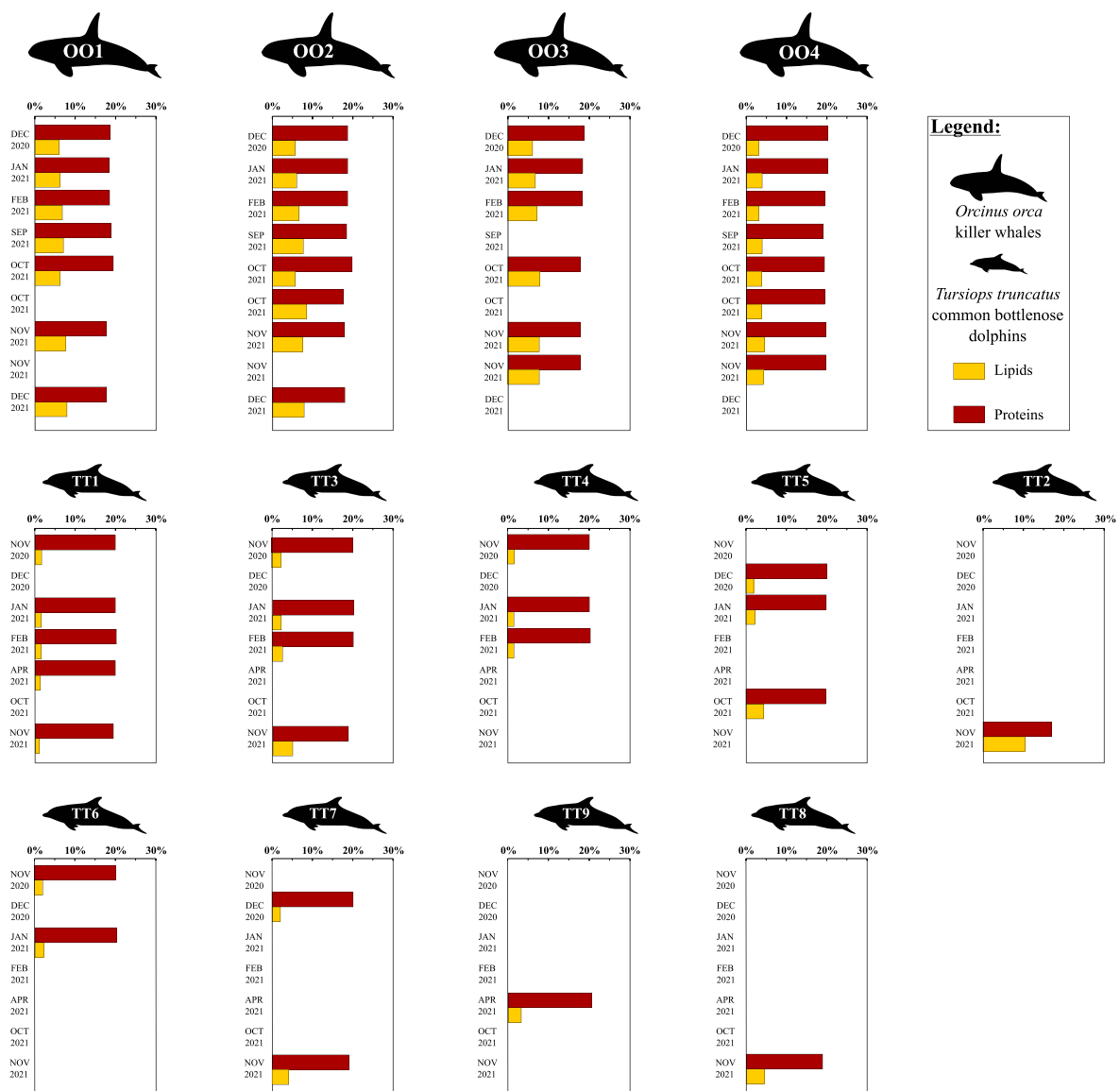


Fig. S3: Proportion of lipids and proteins in the diet of the studied killer whales and common bottlenose dolphins.

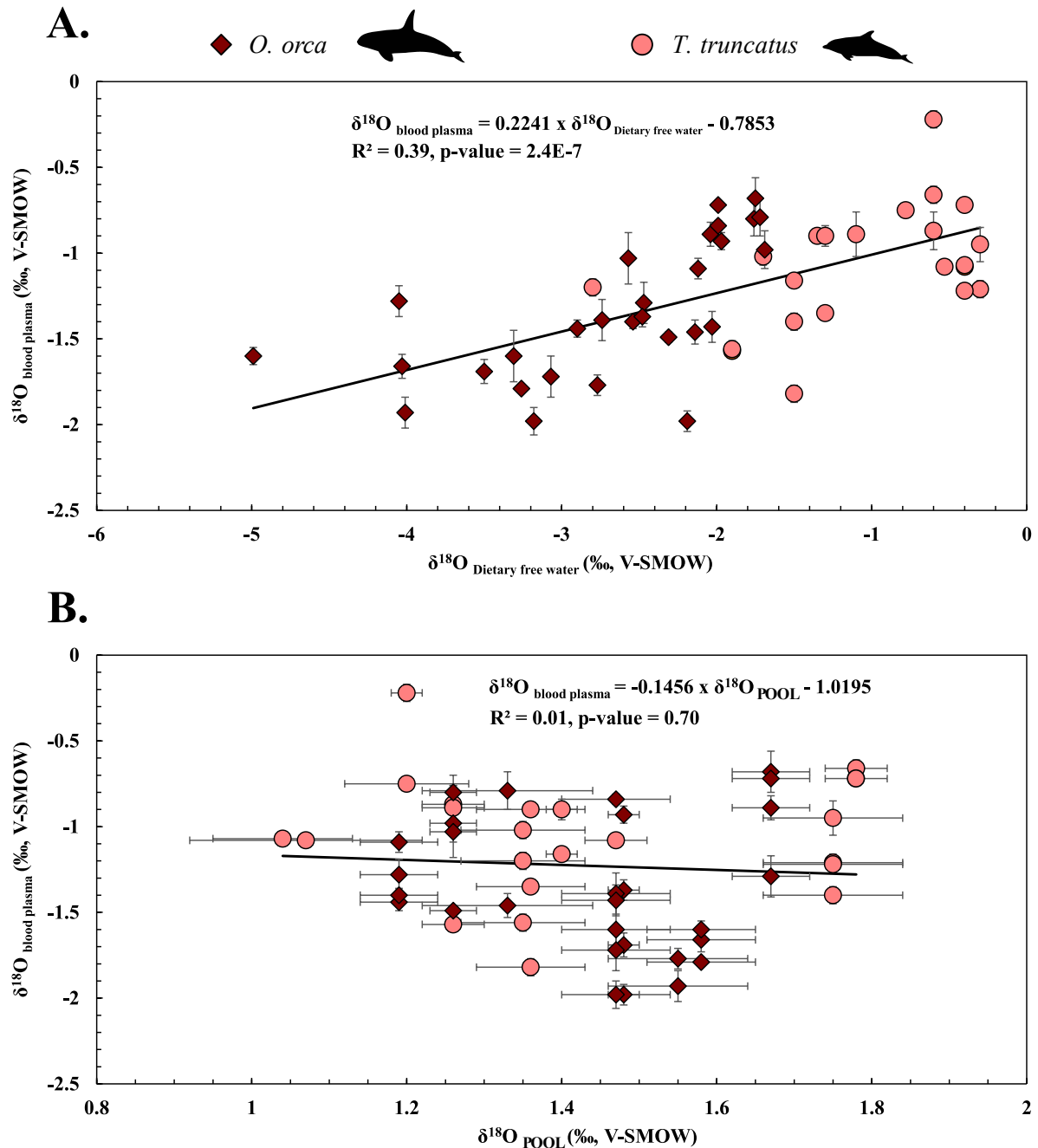


Fig. S4: **A.** $\delta^{18}\text{O}$ values of blood plasma from killer whales and common bottlenose dolphins ($\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$) as a function of dietary free water $\delta^{18}\text{O}$ values ($\delta^{18}\text{O}_{\text{Dietary free water}}$). **B.** $\delta^{18}\text{O}$ values of blood plasma from killer whales and common bottlenose dolphins ($\delta^{18}\text{O}_{\text{blood plasma}}$) as a function of pool water $\delta^{18}\text{O}$ values ($\delta^{18}\text{O}_{\text{POOL}}$).

Table S1 and Table S2 are available following the link below:

<https://drive.google.com/drive/folders/1mCGgkrQsS-XaAan0Q6cQIWITjBrZMjlt?usp=sharing>

Table S3: Water content in faeces of studied killer whales and common bottlenose dolphins.

Species	Animal ID	Water % in faeces
<i>Tursiops truncatus</i>	TT9	80.3
	TT4	90.1
	TT10	85.1
	TT8	86.8
	TT5	74.9
		71.5
	TT2	80.7
		91.7
	TT6	88.9
	TT3	87.2
	TT1	84.7
	TT7	72.1
		83.6
	Mean	82.9
	SD	6.6
	N	13
<i>Orcinus orca</i>	OO1	81.9
	OO3	92.8
		84.9
	OO4	76.9
	Mean	84.1
	SD	6.7
	N	4

5.2 Estimation de l'équilibre hydrique chez les reptiles marins du Mésozoïque

Les résultats de l'étude indiquent que, selon les groupes, le maintien de l'équilibre hydrique chez les vertébrés marins est différent. Les tortues caouannes (*C. caretta*) maintiennent leur équilibre hydrique grâce à l'ingestion de l'eau salée environnante et éliminent les ions par des processus de sécrétion au niveau des glandes à sels (Wyneken *et al.*, 2013 ; Davenport, 2017). Chez les orques (*O. orca*) et les grands dauphins communs (*T. truncatus*), qui ne disposent pas de glandes à sels, l'équilibre hydrique repose principalement sur l'eau libre de leur nourriture et l'eau métabolique (Ridgway, 1972 ; Ortiz, 2001 ; Rash et Lillywhite, 2019). La question se pose maintenant pour les reptiles marins du Mésozoïque. Comment l'équilibre hydrique de ces organismes était-il assuré ? La composition isotopique de l'oxygène de leur eau corporelle était-elle identique ou enrichie en ^{18}O par rapport à celle du milieu dans lequel ils vivaient ? Les données de l'étude présentées ci-dessus, couplées aux archives paléontologiques concernant la présence de glandes à sels et le régime alimentaire de ces organismes du Mésozoïque, offrent l'opportunité de formuler des hypothèses concernant ces questions.

5.2.1 Contribution de l'eau salée environnante au réservoir d'eau corporelle chez les reptiles marins du Mésozoïque

Dunson et Mazzotti (1989) et plus récemment Motani et Vermeij (2021) ont proposé des modèles de transition dans l'évolution de l'osmorégulation chez les reptiles marins. Ces modèles exposent les stratégies et processus évolutifs ayant permis aux reptiles de coloniser l'environnement marin. Selon ces modèles, les premiers organismes évitent les environnements salés tandis que les organismes les plus dérivés se caractérisent par la présence de glandes à sels. Les vertébrés marins à respiration pulmonaire actuels (reptiles marins et mammifères marins) disposent de différentes stratégies pour éliminer le surplus de sel de leur sang lorsqu'ils ingèrent volontairement ou involontairement de l'eau salée. Les mammifères marins (Cetacea et Pinnipedia) limitent les apports en eau salée et lorsque celle-ci est accidentellement absorbée, les sels sont excrétés par le système rénal en produisant une urine très concentrée en électrolyte (voir Ortiz, 2001 pour une compilation des connaissances). Les reptiles marins actuels quant à eux, excrètent le surplus de sels par l'intermédiaire d'organes d'osmorégulation appelées : glandes à sels. Les glandes à sels ne sont pas homologues chez les Sauropsida, (Figure 67 ;

Babonis et Brischoux, 2012), puisqu'elles sont nasales chez l'iguane marin, *Amblyrhynchus cristatus* (Schmidt-Nielsen et Fange, 1958 ; Dunson, 1969 ; Shoemaker et Nagy, 1984), sublinguales et prémaxillaires chez les serpents de mer, Hydrophiinae et Laticaudinae (Dunson *et al.*, 1971 ; Dunson et Dunson, 1979), lacrymales chez les Chelonioida (Dermochelyidae et Cheloniidae ; Reina *et al.*, 2002) et linguales chez le crocodile marin, *Crocodylus porosus* (Taplin et Grigg, 1981).

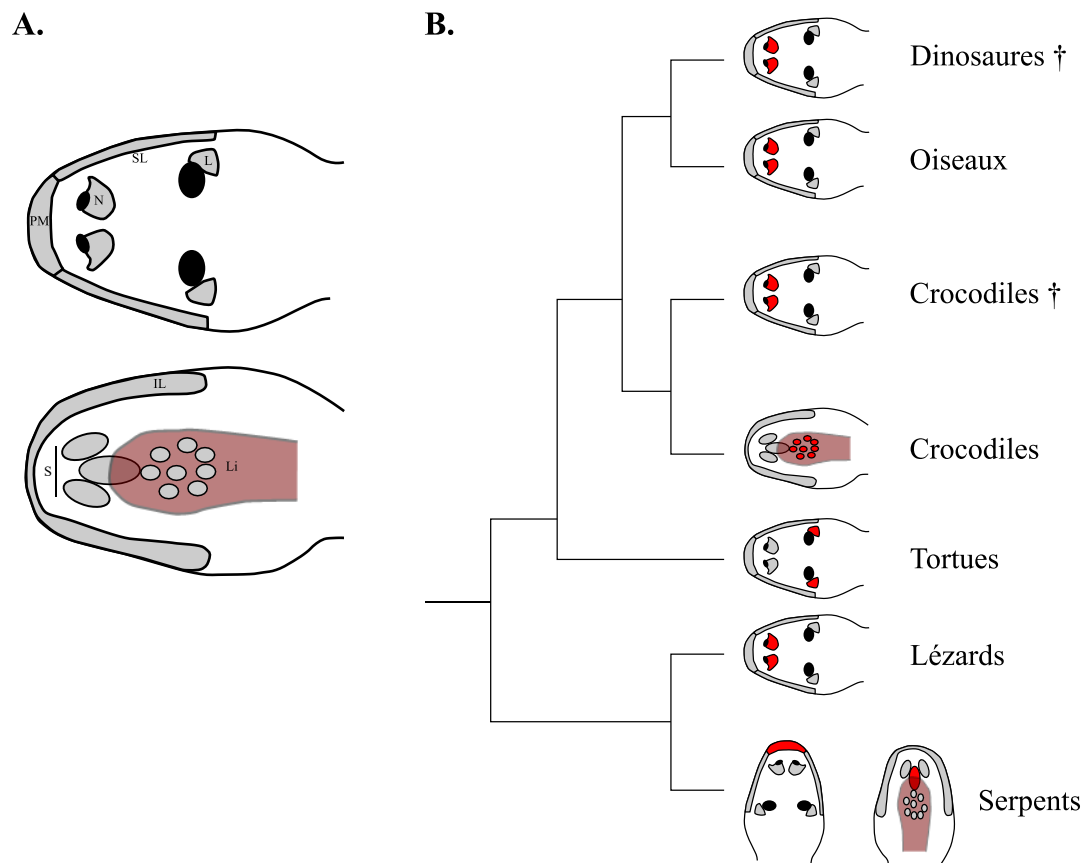


Figure 67 : **A.** Schémas indiquant la position des glandes à sels chez les vertébrés en vue dorsale (**en haut**) et en vue ventrale (**en bas**). **B.** Position des glandes à sels (en rouge) selon les taxons. **Abréviations** : IL = glande infralabiale, L = glande lachrymale, Li = glande linguale, N = glande nasale, PM = glande pré-maxillaire, S = glande(s) sublinguales, SL = glande supralabiale. La langue est représentée en bordeaux et le symbole † représente les taxons disparus. Figure extraite et modifiée d'après Babonis et Brischoux (2012).

Chez les reptiles marins du Mésozoïque, la présence de glandes à sels a été suggérée chez quelques espèces de Metriorhynchidae (Fernández et Gasparini, 2000 ; Gandola *et al.*, 2006 ; Fernández et Gasparini, 2008), d'Ichthyosauria (McGowan et Motani, 2003 ; Wahl, 2012 ; Campos *et al.*, 2020 ; Massare *et al.*, 2021) et de Plesiosauria (Buchy *et al.*, 2006 ; O'Gorman et Gasparini, 2013 ; Páramo-Fonseca *et al.*, 2019). Chez chacun des organismes étudiés, les glandes à sels semblent être positionnées au niveau du nasal mais relativement peu

d'arguments ont été avancés quant aux mécanismes d'excrétion de la solution hypersaline. La fenêtre antéorbitaire des Metriorhynchidae pourrait avoir été le lieu privilégié de drainage mais cela reste encore à prouver (Fernandez et Gasparini, 2000). Chez les Ichthyosauria, la subdivision des narines aurait permis de séparer le flux d'air et la sécrétion des sels à l'image de ce qui est observé chez l'iguane marin *Amblyrhynchus cristatus* (Campos *et al.*, 2020).

Ainsi, la présence de glandes à sels chez ces reptiles marins du Mésozoïque leur aurait permis de boire de l'eau de mer pour maintenir leur équilibre hydrique (Fernandez et Gasparini, 2000 ; Fernandez et Gasparini, 2008).

Outre l'avantage que les glandes à sels offrent aux organismes de boire de l'eau salée, ces structures rendent la consommation d'organismes isotoniques possible (invertébrés comme les céphalopodes qui possèdent une concentration en électrolytes égale à celle de leur milieu). Cette observation concorde très bien avec le régime alimentaire supposé des Metriorhynchidae, des Ichthyosauria et des Plesiosauria sur la base des morphologies dentaires (ex. : Massare, 1987 ; Hua, 1994) et des contenus stomacaux puisque des crochets de céphalopodes ont été retrouvés dans la cavité gastrique de Metriorhynchidae (Martill, 1985), d'Ichthyosauria (Pollard, 1968 ; Buchy *et al.*, 2004 ; Massare et Young, 2005 ; Lomax, 2010 ; Dick *et al.*, 2016) et de Plesiosauria (Sato et Tanabe, 1998).

Compte tenu de ces éléments, il semble raisonnable de supposer que la contribution d'eau salée environnementale était non négligeable chez les Ichthyosauria, les Plesiosauria et les Metriorhynchidae.

5.2.2 Contribution de l'eau libre des proies au réservoir d'eau corporelle chez les reptiles marins du Mésozoïque

Les reptiles marins du Mésozoïque se nourrissaient d'invertébrés isotoniques mais également de poissons (Pollard, 1968 ; Massare, 1987 ; Young et de Andrade, 2009 ; Sørensen *et al.*, 2013 ; Schulp *et al.*, 2017). Il est difficile de quantifier la ration alimentaire quotidienne de ces organismes mais au regard des estimations de taux métaboliques au repos effectuées à partir des études ostéohistologiques (Fleischle *et al.*, 2018 ; Wiemann *et al.*, 2022), il paraît raisonnable d'estimer que la quantité de nourriture ingérée par jour devait être importante et régulière, de l'ordre du kilogramme à plusieurs dizaines de kilogrammes à l'image des grands dauphins communs et orques actuels selon la masse corporelle de l'organisme.

Les poissons sont composés d'environ 70 % d'eau (**Figure 68**), par conséquent, l'apport d'eau libre issue de la nourriture devait très probablement faire partie des sources non négligeables d'eau dans le maintien de l'équilibre hydrique chez les reptiles marins du Mésozoïque. L'eau bue volontairement et l'eau libre issue des proies ne sont pas soumis à des fractionnements isotopiques. Ainsi, si ces deux sources d'eau constituaient les seuls apports d'eau permettant aux reptiles marins du Mésozoïque de maintenir leur équilibre hydrique, leur eau corporelle aurait eu une composition isotopique proche de celle de leur environnement étant donné que le $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ des poissons est estimé comme étant égal au $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ (Picard *et al.*, 1998 ; Pucéat *et al.*, 2003 ; Dera *et al.*, 2009).

Cependant, le catabolisme de la matière sèche de poissons de mers implique la production d'eau (*eau produite par « condensation »*) dont la composition isotopique de l'oxygène est différente de celle de l'eau environnante et plus positive ($\delta^{18}\text{O} = +19,2 \pm 1,3 \text{ ‰}$, V-SMOW ; Chesson *et al.*, 2011). De plus, l'oxydation des coenzymes réduites issues de la dégradation des composés organiques produits dans les mitochondries implique la production d'eau métabolique (*Eau métabolique*) dont la composition isotopique est nettement plus positive que de celle de l'eau environnante ($\delta^{18}\text{O} = +22,8 \pm 0,1 \text{ ‰}$, V-SMOW ; Epstein et Zeiri, 1988). Compte tenu des taux métaboliques estimés pour les Plesiosauria, les Ichthyosauria et dans une moindre mesure les Metriorhynchidae, il semble raisonnable de considérer que l'apport d'eau produite par le métabolisme ait eu une contribution significative sur la composition isotopique de l'oxygène de l'eau corporelle de ces organismes, avec des degrés de contribution variables selon les taxons.

5.2.3 Contribution de l'eau métabolique au réservoir d'eau corporelle chez les reptiles marins du Mésozoïque

L'étude de la composition isotopique de l'eau corporelle de vertébrés marins actuels montre que l'eau métabolique peut représenter une part non négligeable d'apport d'eau (~ 25 - 40 % ; Séon *et al.*, soumis) pour des organismes qui ont un taux métabolique élevé et dont le régime alimentaire est riche en lipides (~ 3 et 8 % du bol alimentaire journalier ; Séon *et al.*, soumis). Cet apport d'eau issue du métabolisme (*eau de condensation + eau métabolique cellulaire*) dont la composition isotopique est comprise entre $+19,2 \pm 1,3 \text{ ‰}$ et $+22,8 \pm 0,1 \text{ ‰}$, V-SMOW (Epstein et Zeiri, 1988 ; Chesson *et al.*, 2011) possède un impact non négligeable sur la valeur de la composition isotopique de l'oxygène de l'eau corporelle de l'animal en décalant les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ par rapport au $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ vers des valeurs plus positives.

Ainsi, estimer la contribution de l'apport d'eau issue du métabolisme chez les reptiles marins du Mésozoïque permet de définir à quel point les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ sont décalées vers des valeurs plus positives et donc de caractériser l'enrichissement en ^{18}O de leur eau corporelle par rapport à l'eau environnementale.

La quantité d'eau produite par le métabolisme d'un organisme est dépendante de la teneur en protéines, en glucides et en lipides de son alimentation ainsi que de sa consommation journalière d'oxygène, soit son taux métabolique. Les études ostéo-histologiques et géochimiques ont suggéré que les Ichthyosauria, les Plesiosauria et les Metriorhynchidae possédaient un taux métabolique élevé (de Buffrénil et Mazin, 1990 ; Bernard *et al.*, 2010 ; Kolb *et al.*, 2011 ; Nakajima *et al.*, 2014 ; Fleischle *et al.*, 2018 ; Anderson *et al.*, 2019 ; Séon *et al.*, 2020). Quant à leur régime alimentaire, il était, pour la grande partie des espèces, principalement constitué d'invertébrés, de poissons et plus occasionnellement d'autres reptiles marins ou d'oiseaux (Clarke et Etches, 1992 ; Martill, 1992 ; Kear *et al.*, 2003 ; Jiang *et al.*, 2020). Ces proies consommées par les reptiles marins du Mésozoïque possèdent chacune des valeurs nutritionnelles propres (Figure 68) et donc une production d'eau potentielle différente en fonction de la quantité et du type de proie ingérée.

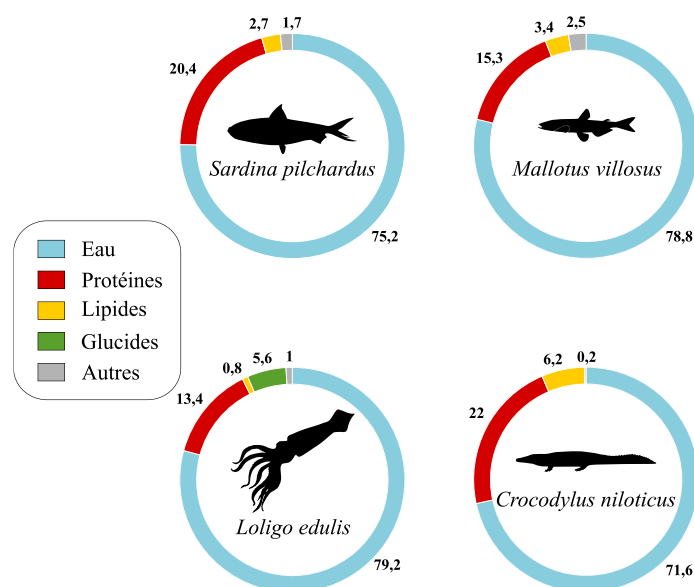


Figure 68 : Exemple de valeurs nutritionnelles (en %) des différents types de proies des Ichthyosauria, Plesiosauria et Metriorhynchidae. Les valeurs nutritionnelles de *Sardina pilchardus* WALBAUM, 1792 et *Mallotus villosus* MÜLLER, 1776 sont issues de Séon *et al.* (soumis), celles de *Loligo edulis* HOYLE, 1885 de Loppies *et al.* (2021), et celles de *Crocodylus niloticus* de Hoffman *et al.* (2000).

Enfin, il est important de mentionner que certains Ichthyosauria, Plesiosauria et Metriorhynchidae pouvaient également se nourrir occasionnellement d'autres reptiles marins dont la composition isotopique de l'oxygène de leur eau corporelle était vraisemblablement supérieure à celle de l'eau environnante. L'eau libre de ces proies aurait été une source supplémentaire d'eau enrichie en ^{18}O par rapport à l'eau environnante. De plus, notons que la couche de tissu adipeux présente chez certains Ichthyosauria (Plet *et al.*, 2017 ; Lindgren *et al.*, 2018 ; Delsett *et al.*, 2022) et Plesiosauria (Frey *et al.*, 2017) auraient pu constituer une réserve énergétique. Cette réserve énergétique aurait été particulièrement utile pour l'organisme lors des périodes de jeûne pour maintenir son équilibre hydrique *via* la production d'eau par l'intermédiaire du métabolisme mais également de sources nutritives pour les prédateurs.

5.3 Estimation de l'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle des reptiles marins du Mésozoïque

L'estimation de l'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle des reptiles marins du Mésozoïque est, pour les raisons mentionnées précédemment, assez difficile à estimer. Les études précédentes, dont le but était de déterminer leurs températures corporelles, ont opté pour un enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle par rapport à l'eau buée de 2 ‰ (Bernard *et al.*, 2010 ; Séon *et al.*, 2020 ; Leuzinger *et al.*, 2022). Cette valeur d'enrichissement a été initialement estimée par Amiot *et al.* (2007) à partir de fluides corporels de crocodiles (*Crocodylus niloticus*), et de tortues semi-aquatiques (*Chrysemys* sp. GRAY, 1844 ; Barrick *et al.*, 1999). L'écologie semi-aquatique, la masse corporelle (1,2 kg à 5 kg) et le taux métabolique relativement faible de ces espèces sont des arguments qui peuvent plaider en faveur du fait qu'un enrichissement de 2 ‰ de l'eau corporelle par rapport à l'eau environnementale n'est peut-être pas l'enrichissement idéal à considérer pour les reptiles marins du Mésozoïque.

Les compositions isotopiques de l'oxygène des fluides corporels de tortues caouannes, de grands dauphins communs et d'orques fournies par Séon *et al.* (soumis) avaient pour but de fournir de nouvelles données provenant d'organismes entièrement aquatiques et avec des taux métaboliques encadrant ceux estimés pour les reptiles marins du Mésozoïque. Les résultats indiquent que la proportion d'eau métabolique est plus importante chez les Cetacea que chez les Chelonioidea. Au sein des Cetacea, un régime alimentaire plus riche en lipides entraîne une

augmentation de la production d'eau métabolique et donc un enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle plus important (**Figure 69**).

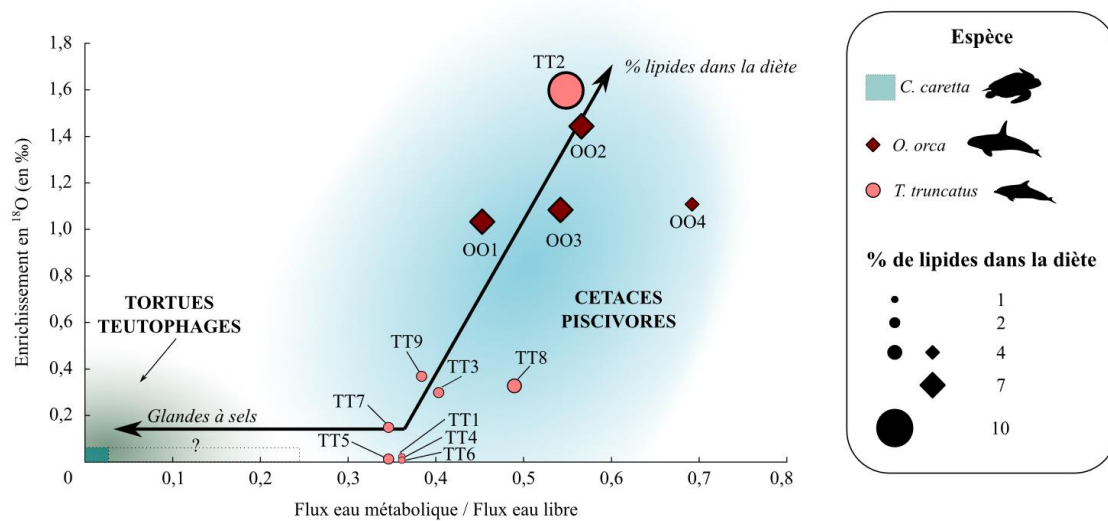


Figure 69 : Enrichissement moyen en ^{18}O des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ de l'eau corporelle par rapport au $\delta^{18}\text{O}_w$ de l'eau « bue » des vertébrés marins étudiés par Séon *et al.* (soumis), en fonction du rapport entre le flux d'eau métabolique et le flux d'eau libre et du pourcentage de lipides dans le bol alimentaire. **Abréviations** : TT = *T. truncatus*, OO = *O. orca*. Chaque chiffre associé aux espèces correspond à un individu dont les informations sont accessibles dans l'étude de Séon *et al.* (soumis).

A partir de ces résultats, plusieurs hypothèses peuvent être proposées pour tenter d'estimer l'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle des reptiles marins du Mésozoïque et ainsi mieux contraindre ce paramètre primordial pour l'estimation des paléotempératures corporelles à partir des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ de leurs restes squelettiques et dentaires (Bernard *et al.*, 2010 ; Séon *et al.*, 2020 ; Leuzinger *et al.*, 2022). Comme mentionné dans l'introduction de ce chapitre, la présence de glandes à sels, le taux métabolique et la composition du régime alimentaire sont des éléments particulièrement importants dans la détermination de l'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle par rapport à l'eau « bue ». Les reptiles marins du Mésozoïque, disposaient de :

- 1) glandes à sels comme les Chelonioida actuels.
- 2) un métabolisme vraisemblablement plus proche des Cetacea que de celui des Chelonioida.
- 3) un régime alimentaire intermédiaire entre celui des Chelonioida (céphalopodes, poissons) et des Cetacea entièrement piscivores pour les spécimens étudiés par Séon *et al.* (soumis).

Ainsi, il semble raisonnable de supposer que :

- 1) le rapport flux d'eau métabolique / eau libre des reptiles marins du Mésozoïque (eau salée environnante + eau libre des proies) était probablement inférieur à celui des grands dauphins communs et des orques puisque, munis de glandes à sels, ils pouvaient boire volontairement l'eau salée environnante. Le rapport entre les deux flux serait donc au maximum de 0,3, correspondant au ratio maximum estimé chez les Cetacea.
- 2) le rapport entre le flux d'eau métabolique et eau libre pourrait être supérieur chez les reptiles marins du Mésozoïque par rapport à celui des tortues caouannes compte tenu de leur taux métabolique plus élevé et de leur régime alimentaire plus riche en lipides.
- 3) les différences de régimes alimentaires entre les grands groupes et au sein des groupes de reptiles marins du Mésozoïque, notamment en termes de proportion d'apport en lipides au sein de l'alimentation, se traduiraient par des différences d'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle.

Ce dernier paramètre est très important à considérer compte tenu de la grande diversité de régime alimentaire présente chez les différents groupes de reptiles marins du Mésozoïque. Un organisme dont le régime alimentaire serait uniquement basé sur la consommation de céphalopodes et d'invertébrés aura en moyenne un apport en matière sèche métabolisable plus faible qu'un organisme dont le régime alimentaire repose uniquement sur des poissons (**Figure 68**). Certains Plesiosauria, Ichthyosauria ou même Metriorhynchidae se nourrissant d'Ichthyosauria entourés d'une couche de tissu adipeux (Plet *et al.*, 2017 ; Lindgren *et al.*, 2018 ; Delsett *et al.*, 2022) devaient très probablement, sur la base de ces considérations, avoir un enrichissement en ^{18}O de leur eau corporelle plus élevé que les organismes exclusivement piscivores (**Figure 70**). Ainsi, bien qu'il soit difficile de donner une valeur précise de l'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle pour chaque groupe de reptiles marins du Mésozoïque, il semble raisonnable d'estimer que celui-ci était situé entre 0 ‰ et 0,3 ‰ pour les organismes se nourrissant exclusivement de céphalopodes et d'invertébrés (= organismes teutophages), entre 0,3 ‰ et 1,8 ‰ pour les organismes exclusivement piscivores et supérieur à 1,8 ‰ pour les organismes « reptilivores » (**Figure 70**).

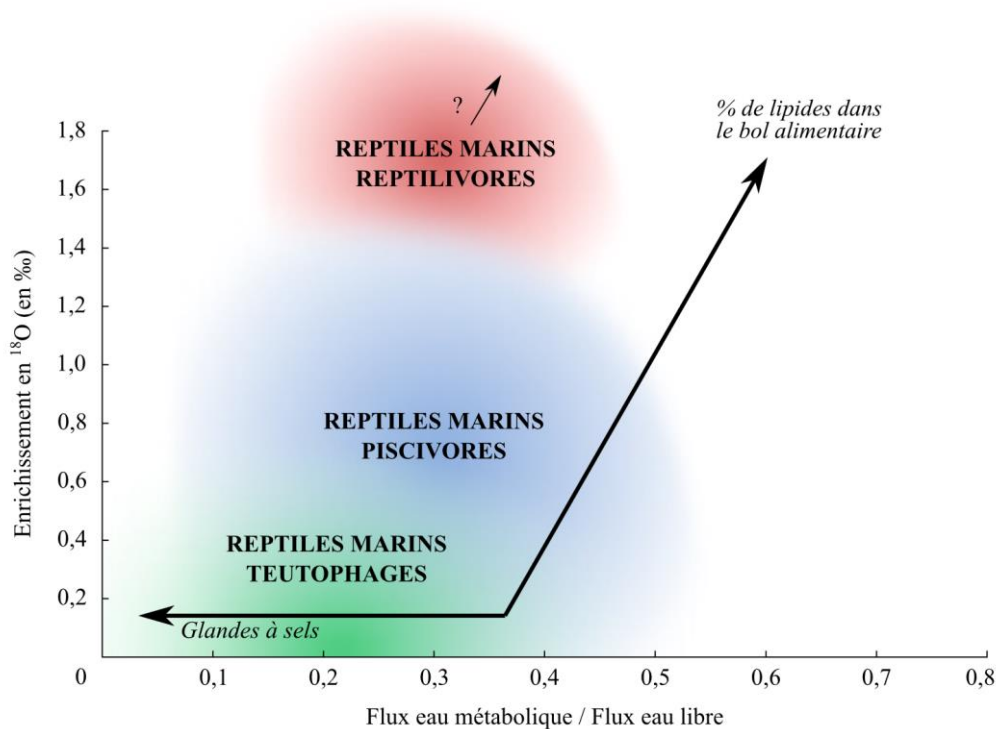


Figure 70 : Hypothèses concernant l'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle des reptiles marins du Mésozoïque par rapport au $\delta^{18}\text{O}_w$ de l'eau préformée (eau environnementale + eau des proies) en fonction : du rapport entre le flux d'eau métabolique et le flux d'eau libre et du pourcentage hypothétique de lipides dans leur diète.

5.4 Nouvelles estimations des températures corporelles des reptiles marins du Mésozoïque

Les études isotopiques de Bernard *et al.* (2010) et Séon *et al.* (2020) ont permis de réaliser les premières estimations des paléotempératures corporelles des Ichthyosauria, des Plesiosauria et des Metriorhynchidae. Ces estimations ont été réalisées à partir de l'équation de Lécuyer *et al.* (2013) et un enrichissement de l'eau corporelle en ^{18}O par rapport à l'eau environnementale de 2 ‰. Il est très probable que cet enrichissement de 2 ‰ ait été surestimé et qu'il ait plutôt été situé dans une gamme allant de 0,3 à 1,8 ‰ (moyenne environ égale à 1 ‰) pour la plupart des reptiles marins du Mésozoïque. Ainsi, les nouvelles estimations de températures corporelles sont plus basses d'environ 4 à 5 °C (Figure 71).

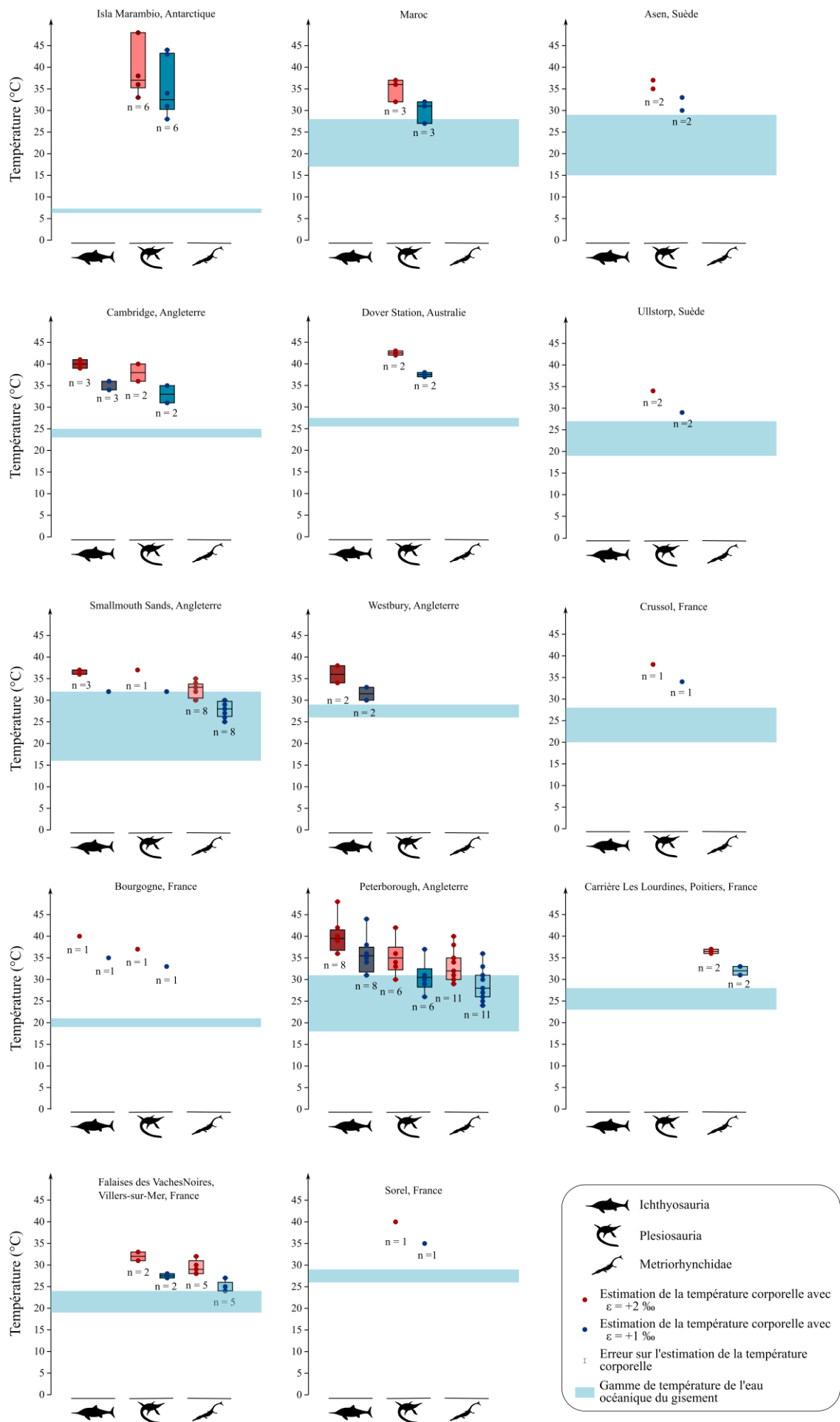


Figure 71 : Comparaison entre les anciennes et les nouvelles estimations de paléotempératures corporelles des reptiles marins du Mésozoïque (Ichthyosauria, Plesiosauria et Metriorhynchidae) au regard des estimations de températures océaniques des gisements dans lesquels ils ont été retrouvés. Les paléotempératures corporelles ainsi que les températures océaniques ont été calculées à partir de l'équation de Lécuyer *et al.* (2013), et une estimation de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}} = -0.5 \text{ ‰}$ pour tous les gisements sauf pour le gisement d'Antarctique pour lequel un $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}} = -1.25 \text{ ‰}$ a été considéré (Leuzinger *et al.*, 2022). Les données ont été compilées à partir des études de Anderson *et al.* (1994), Bernard *et al.* (2010), Séon *et al.* (2020) et Leuzinger *et al.* (2022). Les valeurs isotopiques de chaque spécimen sont disponibles dans le **Tableau A14 des Annexes**.

Malgré la diminution des estimations de températures corporelles de 4 à 5 °C, les estimations de températures corporelles des Ichthyosauria et des Plesiosauria restent tout de même quelques degrés supérieurs à celles du milieu environnant (**Figure 71**). Ces estimations témoignent une nouvelle fois de la présence d'une stratégie thermorégulatrice de type endotherme pour ces organismes. En revanche, les nouvelles estimations semblent conduire à une toute autre interprétation en termes de stratégie thermorégulatrice pour les Metriorhynchidae puisque la gamme de paléotempérature corporelle estimée recoupe ou est relativement proche de la gamme de températures océaniques (**Figure 71**) et laisse donc penser à une stratégie thermorégulatrice de type ectotherme. Cette observation rejoindrait les conclusions issues des études ostéo-histologiques définissant les Metriorhynchidae comme des organismes à taux métabolique faible et ectothermes (Hua et de Buffrénil, 1996 ; de Buffrénil *et al.*, 2021).

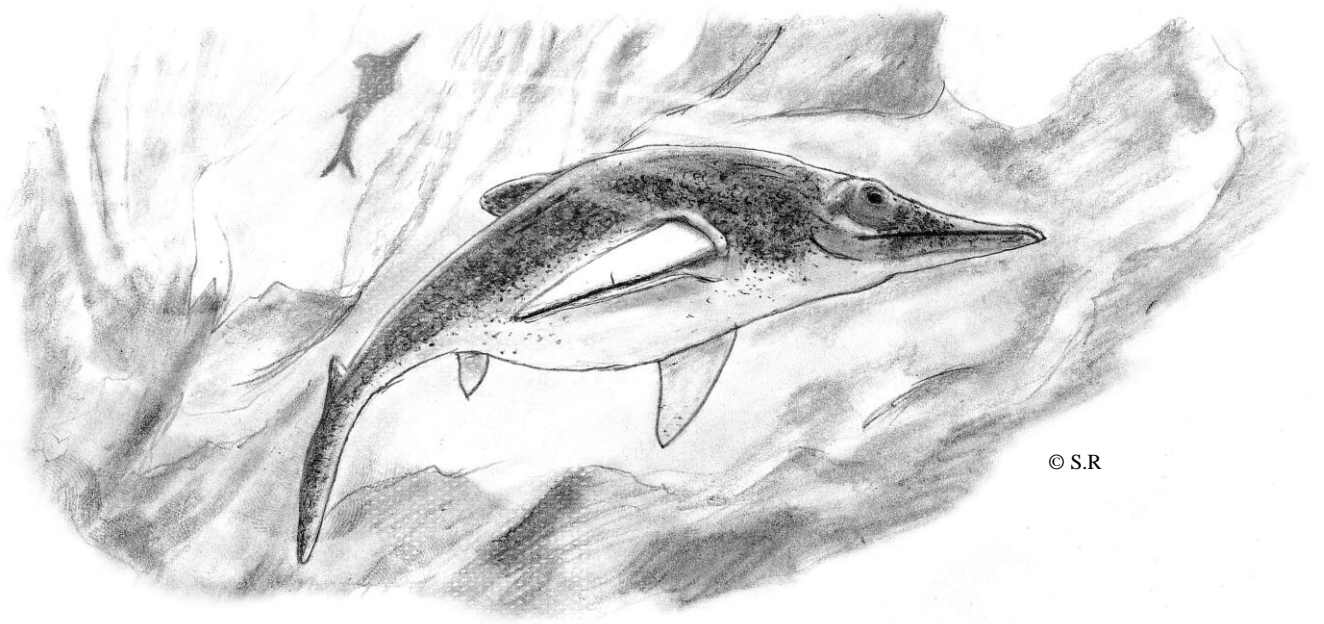
Notons toutefois que dans le cas présenté ci-dessus et pour des raisons pratiques, la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ est considérée constante pour chacun des gisements et égale à -0,5 ‰, V-SMOW (hormis le gisement Isla Marambio situé en Antarctique). Or, ces gisements représentent un éventail de paléoenvironnements dont les paramètres hydrologiques tels que le taux d'évaporation, le taux de précipitation ou encore la proximité à la côte étaient très vraisemblablement différents. La valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ n'était très probablement pas égale à -0,5 ‰, V-SMOW, pour chacun de ces gisements. Pour cet exemple, il n'est donc pas pertinent de comparer les valeurs de paléotempératures des différents groupes de reptiles marins entre les gisements, mais plutôt de discuter des différences de paléotempératures entre les groupes d'un même gisement (**Figure 71**).

5.5 Conclusions et perspectives

Pour conclure, les mesures de la composition isotopique de l'oxygène de l'eau corporelle de quatre spécimens d'une espèce de tortue marine (*C. caretta*) et de treize spécimens de Cetacea (quatre spécimens d'orque *O. orca* et neuf spécimens de grand dauphin commun *T. truncatus*) ont permis de quantifier la contribution des différentes sources d'eau disponibles pour chacun de ces taxons entièrement aquatiques. Les résultats indiquent que les proportions de chaque source d'eau sont différentes selon les adaptations physiologiques (présence ou absence de glandes à sels) et le régime alimentaire (proportions de lipides dans le bol alimentaire). Les conclusions de cette étude ont ensuite permis d'aborder l'équilibre hydrique chez les reptiles marins du Mésozoïque. Les différentes hypothèses formulées dans le cadre de ce travail estiment que les sources majeures d'apport d'eau chez les Ichthyosauria, les Plesiosauria et les Metriorhynchidae seraient l'eau salée environnante et l'eau libre de leurs proies. La production d'eau métabolique, dépendante du taux métabolique et de la valeur nutritionnelle de leur alimentation, aurait pu avoir une contribution significative au sein du réservoir d'eau corporelle selon les taxons. L'évaluation de la contribution de chacune des sources d'eau a permis d'effectuer de nouvelles estimations de l'enrichissement en ^{18}O de la composition isotopique de l'oxygène de l'eau corporelle des reptiles marins par rapport à celle de l'eau environnementale, un des paramètres clé permettant de calculer leur paléotempératures corporelles. Précédemment, l'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle des reptiles marins était estimé à 2 ‰. Grâce aux nouvelles données acquises sur des organismes plus proches d'un point de vue écologique et physiologique, il semblerait que celui-ci se trouverait plutôt aux alentours de 1 ‰. Cette nouvelle estimation d'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle des reptiles marins du Mésozoïque a conduit de nouvelles estimations de leurs températures corporelles. Ces nouvelles estimations de températures corporelles sont 4 à 5 °C inférieures aux précédentes et donnent une gamme de température corporelle allant de 25 °C à 32 °C pour les Metriorhynchidae, de 27 °C à 38 °C pour les Plesiosauria et de 31 °C à 36 °C pour les Ichthyosauria. Ces gammes de températures corporelles sont à considérer avec précautions puisqu'elles reposent sur une estimation peu robuste du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$. Néanmoins, ces nouvelles estimations de température corporelle permettent de démontrer que les Ichthyosauria et les Plesiosauria avaient vraisemblablement une température corporelle supérieure à celle de leur environnement, tandis que celle des Metriorhynchidae est relativement proche de celle de leur environnement (**Figure 71**).

En guise de perspectives, la mesure du $\Delta^{17}\text{O}$ des fluides corporels des Cetacea et Chelonioidea pourrait être une excellente alternative pour apporter de nouvelles informations sur le rapport entre le flux d'eau métabolique (eau de condensation et eau métabolique) et le flux d'eau libre (eau libre de la nourriture et eau environnementale) chez ces organismes (Whiteman *et al.*, 2019 ; Sabat *et al.*, 2021 ; Feng *et al.*, 2022).

Chapitre 6



© S.R

Chapitre VI : Caractérisation des hétérothermies régionales chez les reptiles marins du Mésozoïque

Le **Chapitre IV** démontre à quel point l'étude de la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ est un excellent moyen de caractérisation des hétérothermies régionales chez les vertébrés marins. Dans ce nouveau chapitre, la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ de plusieurs reptiles marins du Mésozoïque a été étudiée afin de déterminer de façon précise leur stratégie thermorégulatrice. Néanmoins, lorsque la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ est étudiée sur des spécimens fossiles, il est nécessaire de vérifier en amont que les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ mesurées correspondent à des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ héritées durant la vie de l'animal puisque les multiples réactions physico-chimiques ayant lieu lors la fossilisation peuvent altérer et modifier ces valeurs (Kohn *et al.*, 1999 ; Lee-Thorp et Sponheimer, 2003 ; Tütken *et al.*, 2008). Pour cette raison, la préservation de la composition isotopique originelle de l'oxygène des éléments squelettiques des spécimens étudiés a été testée, puis lorsque cette condition a été vérifiée, alors les interprétations en termes de thermophysiologie ont été réalisées.

6.1 Provenance des spécimens étudiés et contextes paléoenvironnementaux

Au cours de ce travail de thèse, quatre spécimens d'Ichthyosauria, trois spécimens de Plesiosauria et un spécimen de Metriorhynchidae ont été étudiés. Ils proviennent tous de gisements jurassiques européens (France et Svalbard, Norvège) et chacun est présenté de façon détaillée dans les sections ci-dessous. En marge des huit spécimens fossiles sub-complets, soixante-seize ($n = 76$) éléments squelettiques isolés de reptiles marins provenant de 18 gisements datés du Jurassique et du Crétacé ont été échantillonnés et analysés (**Tableau A11 des Annexes**).

6.1.1 L'Elasmosauridae de Saint-Rémy du Val

Le premier spécimen étudié (EMV2005.16.1 ; **Figure 72**), conservé au Musée d'Histoire naturelle du Mans, est un Plesiosauria adulte identifié et décrit par Vincent *et al.*, (2007) en tant qu'Elasmosauridae basal de genre et espèce indéterminés. Ce spécimen d'Elasmosauridae (EMV2005.16.1) a été retrouvé proche de Saint-Rémy du Val (Sarthe,

France) dans des sédiments sableux rouges à ciment calcaire (« Tessé Sandstones », Aalénien moyen, 174,7 à 170,9 Ma). La formation sédimentaire est découpée en trois séquences, dont chacune est recouverte par une surface durcie (hardground) à incrustations d'huîtres, témoignant d'épisodes fréquents d'exondation. Les conditions paléogéographiques locales et les indices sédimentologiques indiquent un milieu marin peu profond, supratidal à infralittoral soumis à l'action des courants de marées (Vincent *et al.*, 2007).

Le spécimen est composé d'un ensemble de vertèbres (23 cervicales, 4 pectorales, 17 dorsales, 3 sacrées et 11 caudales), de quelques fragments de côtes et de la partie proximale des deux humérus. En additionnant la longueur de chaque vertèbre préservée et en estimant le nombre de vertèbres manquantes, la longueur totale du spécimen a été estimée entre 3,5 et 4,4 m (Vincent *et al.*, 2007).

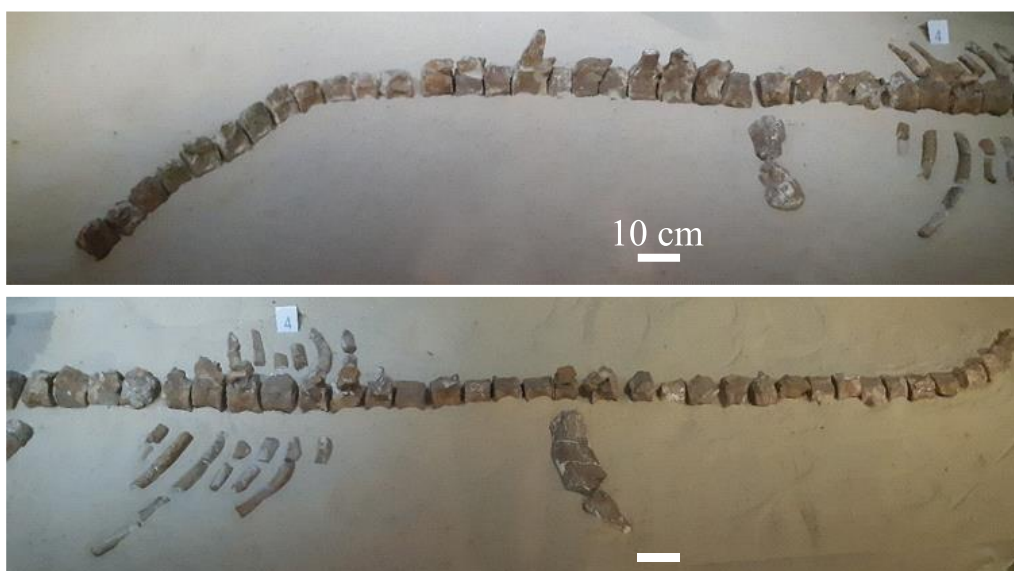


Figure 72 : Photographies de l'Elasmosauridae de Saint-Rémy du Val (EMV2005.16.1). **En haut**, la région cervicale et **en bas**, la région dorsale et caudale. © Nicolas Séon

6.1.2 Le *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* des Falaises des Vaches Noires

Le second spécimen (MPV 2010.3.610) est un *Metriorhynchidae* attribué au taxon *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* (Le Mort *et al.*, 2022 ; **Figure 73**). Il est actuellement conservé au Paléospace de Villers-sur-mer en France.



Figure 73 : Photographie du *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* (MPV 2010.3.610) étudié. La règle mesure 30 cm et fait office d'échelle. © Nicolas Séon

La position stratigraphique du fossile n'est pas connue, mais il semblerait qu'il provienne des Marnes de Dives datées du Callovien supérieur (**Figure 74** ; [Le Mort et al., 2022](#)). Les Marnes de Dives sont caractérisées par la sédimentation d'éléments terrigènes (illite, kaolinite et vermiculite ; [Poisson, 1962](#)) déposés dans un environnement calme d'un point de vue hydrodynamique ([Dugué et al., 1998](#)). Des restes d'organismes terrestres ont fréquemment été retrouvés dans ces niveaux ([Buffetaut, 1994](#) ; [Monvoisin et al., 2022](#)), et suggèrent un environnement de dépôt relativement proche des côtes. Le spécimen, sub-complet, est composé d'une portion du crâne, de la mandibule, d'un ensemble de vertèbres (4 cervicales, 13 dorsales, 2 vertèbres sacrées, 25 caudales et de l'ischion droit ; **Figure 73** ; [Le Mort et al., 2022](#)).

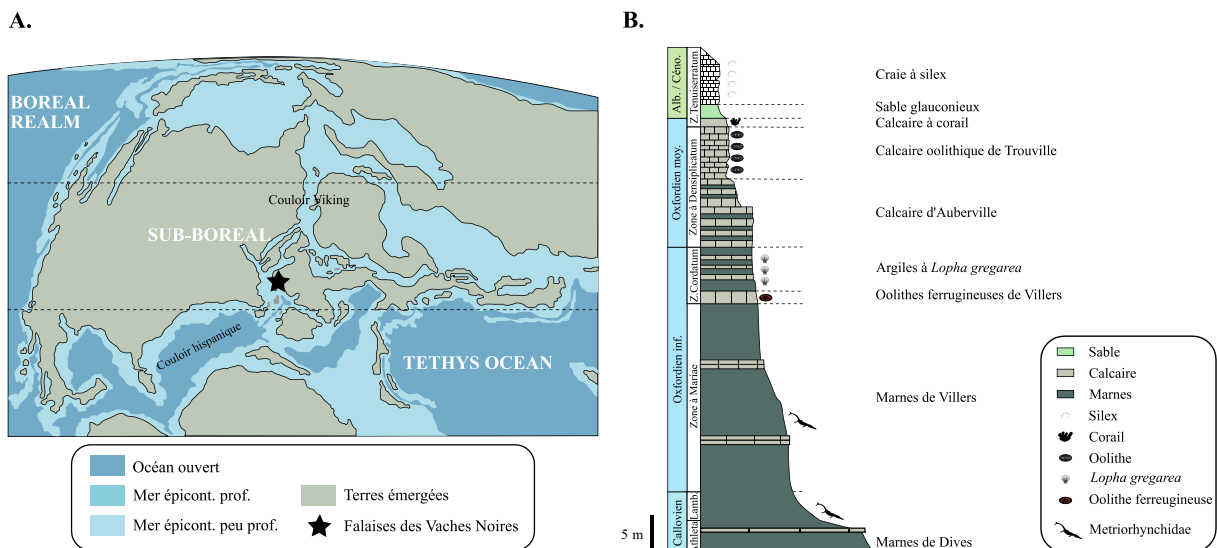


Figure 74 : **A.** Localisation du gisement des Falaises des Vaches Noires au Jurassique. **B.** Log sédimentaire synthétique des Falaises des Vaches-Noires. Figure extraite et modifiée de [Le Mort et al. \(2022\)](#).

6.1.3 L'Ichthyosaure de Coulangeron

Le troisième spécimen, ci-après nommé « Ichthyosaure de Coulangeron », a été découvert sur la commune de Coulangeron « au nord du hameau de Bleigny, lieudit « Les Ardilles », à 18 km au sud d'Auxerre ». Les relevés stratigraphiques de terrain indiquent que le spécimen se situait dans une couche de marnes datées du Kimméridgien (146 à 141 Millions d'années). L'analyse de la gangue entourant le fossile indique un âge plus précis situé entre 143 et 142 Millions ([Mazin et Pavy, 1995](#)).

L'Ichthyosaure de Coulangeron, est « composé de la partie supérieure du rostre (prémaxillaires et nasaux), de l'hémi-mandibule gauche sub-complète, d'éléments de l'hémi-mandibule droite, d'éléments crâniens fragmentaires, de 47 vertèbres (cervicales, pectorales, dorsales, sacrées et caudales), du coracoïde gauche complet et d'une partie du coracoïde droit, d'éléments squelettiques des membres antérieurs et postérieurs, ainsi que de nombreux fragments de côtes. Très peu de dents fonctionnelles sont préservées sur les mâchoires, mais plusieurs germes dentaires sont apparus lors de la préparation » (**Figure 75** ; [Mazin et Pavy, 1995](#)). A partir du rapport entre la longueur du crâne (~ 1,60 m) et la longueur du corps, la taille estimée est située entre 6,5 et 8 m de long ce qui en fait un Ichthyosauria de taille considérable.

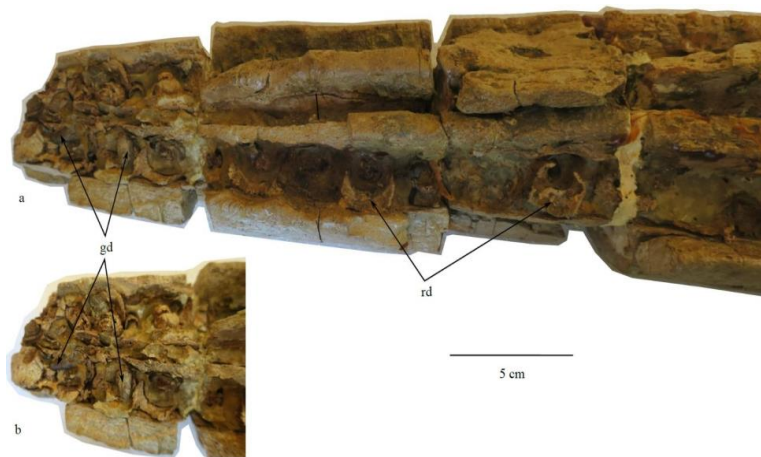
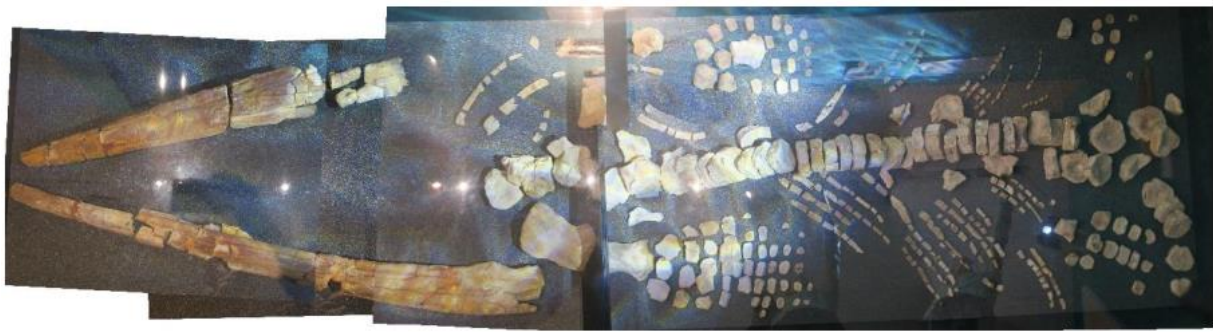


Figure 75 : **En haut**, photographie du spécimen de l'Ichthyosaure de Coulangeron. © Peggy Vincent au Muséum d'histoire Naturelle d'Auxerre. **En bas**, photographie de la vue ventrale du rostre et d'une vue sur la partie antérieure du rostre. **Abréviations :** gd = germe dentaire, rd = reste dentaire. Photographie extraite du mémoire de Master de Maxime Grosmougin. © Peggy Vincent

Enfin, l'affinité systématique de l'Ichthyosaure de Coulangeron n'a pas encore été précisément établie bien que plusieurs hypothèses aient été proposées à ce sujet (Mazin et Pavy, 1995). Le spécimen pourrait être rapporté aux genres *Grendelius* MCGOWAN, 1976 ou *Brachypterygius* VON HUENE, 1922, mais, en raison des différences morphologiques au niveau du crâne et de l'humérus, il constituerait une nouvelle espèce (Mazin et Pavy, 1995). L'autre hypothèse serait que l'Ichthyosaure de Coulangeron appartiendrait à un nouveau genre et à une nouvelle espèce. Une étude menée par P. Vincent et ses collaborateurs est en cours et devrait apporter de nouvelles réponses concernant l'identification de ce spécimen.

6.1.4 Les Ichthyosauria et les Plesiosauria du Membre Slottsmøya

Les cinq derniers spécimens étudiés font partis des plus de 40 spécimens de reptiles marins découverts au cours de huit saisons de terrain (2004 et 2006–12) au Spitzberg au Svalbard par le Spitsbergen Jurassic Research Group (SJRG ; **Figure 76**).



Figure 76 : En haut, Excavation d'un spécimen d'Ichthyosauria et en bas, d'un Plesiosauria.
© Spitsbergen Jurassic Research Group

Ces spécimens ont été retrouvés dans les schistes marins du Membre Slottsmøya (Spitzberg, Svalbard, Norvège daté du Volgien – Ryazanien ; [Delsett et al., 2016](#) ; **Figure 77**), et sont aujourd’hui conservés au Natural History Museum d’Oslo. Les sédiments du Membre Slottsmøya se sont déposés sur un plateau marin ouvert d’une profondeur d’environ 100 à 150 m ([Collignon et Hammer, 2012](#) ; [Hammer et al., 2012](#)). Ils se caractérisent par la présence de schistes et de siltstones noirs à gris avec des interlits de sidérite ([Dypvik et al., 1991](#)). Les conditions de dépôt étaient probablement légèrement dysoxiques avec une oxygénation périodique ([Collignon et Hammer, 2012](#)). L’anticorrélation d’abondance entre les bivalves et les reptiles marins soutient également l’hypothèse d’une mauvaise oxygénation des fonds océaniques contribuant au fort potentiel de conservation des squelettes (**Figure 77** ; [Delsett et al., 2016](#)).

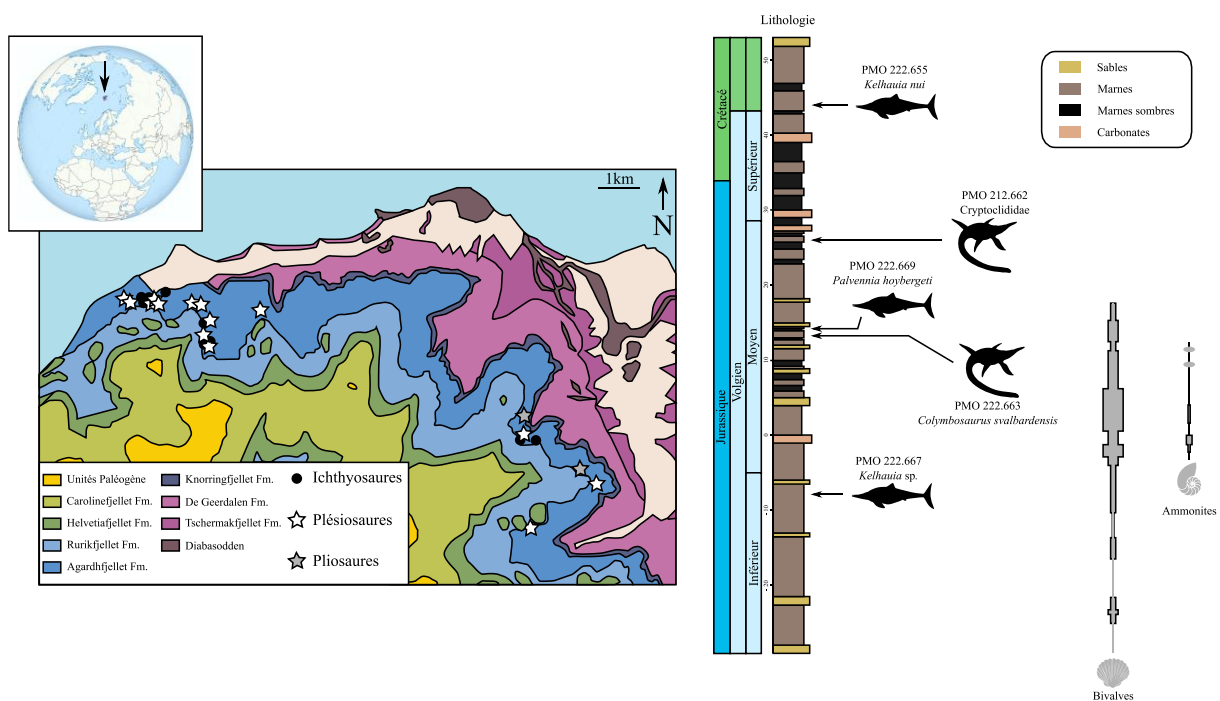


Figure 77 : **A gauche**, Localisation actuelle du Svalbard et carte géologique de la région de Janusfjellet–Knorringsfjellet. **A droite**, Log sédimentaire synthétique du Membre Slottsmøya dans la région de Janusfjellet–Knorringsfjellet. Les flèches indiquent la position stratigraphique à laquelle ont été retrouvés les spécimens étudiés. La présence et l’absence de bivalves et d’ammonites sont symbolisées par les formes grises. Figure extraite et modifiée d’après [Delsett et al. \(2016\)](#).

Trois Ichthyosauria : un spécimen appartenant à l'espèce *Kelhauia nui* DELSETT, ROBERTS, DRUCKENMILLER & HURUM, 2017 (PMO 222.655 ; [Delsett et al., 2017](#)), un au genre *Kelhauia* sp. DELSETT, ROBERTS, DRUCKENMILLER & HURUM, 2017 (PMO 222.667 ; [Delsett et al., 2019](#)) et un autre à l'espèce *Palvennia hoybergeti* DRUCKENMILLER, HURUM, KNUTSEN & NAKREM 2012 (PMO 222.669 ; [Delsett et al., 2018](#)) ; et deux Plesiosauria : un spécimen appartenant à la famille des Cryptoclididae WILLISTON, 1925 (PMO 212.662 ; en cours de description A. J. Roberts, communication personnelle 2022) et un spécimen appartenant à l'espèce *Colymbosaurus svalbardensis* PERSSON, 1962 (PMO 222.663 ; [Roberts et al., 2017](#)) ont été étudiés dans le cadre de ce travail de thèse. Chacun de ces spécimens possède un niveau de complétude différent ([Novis, 2012](#) ; [Delsett et al., 2016](#)) causé par les processus biostratigraphiques qui correspondent aux processus affectant le cadavre avant son enfouissement ([Delsett et al., 2016](#)) :

- PMO 222.655, *Kelhauia nui* : le spécimen est sub-complet et a été découvert en 2010 partiellement articulé dans un mudstone verdâtre finement stratifié situé au sommet du Membre Slottsmøya (**Figure 77**). Il est composé du rostre, de plusieurs vertèbres et arcs neuraux, de la ceinture pelvienne et de quelques os appartenant aux membres. Le rostre a été retrouvé 30 cm plus en profondeur en raison de la présence d'une petite faille ([Delsett et al., 2016](#)).
- PMO 222.667, *Kelhauia* sp. : le spécimen est sub-complet et partiellement articulé. Il a été collecté en 2011 et est composé de côtes, de vertèbres, de fragments de crâne, d'un coracoïde et d'une palette natatoire avant en partie articulée. Les fragments crâniens ont été retrouvés à quelques centimètres de la palette natatoire. Quant aux côtes et aux vertèbres, elles étaient éparpillées sur la zone de fouille ([Delsett et al., 2016](#)).
- PMO 222.669, *Palvennia hoybergeti* : le spécimen a été collecté en 2011, partiellement articulé et partiellement complet. Il est composé du crâne, de vertèbres articulées, de côtes, de la ceinture pectorale et des deux palettes natatoires antérieures dont une articulée (**Figure 78**). Le crâne a été trouvé presque en articulation avec les vertèbres cervicales ([Delsett et al., 2016](#)).



Figure 78 : Photographies du specimen PMO 222.669 (*Palvennia hoybergeti*). **A gauche**, le crâne en vue dorsale et **à droite**, les deux membres antérieurs en vue dorsale. © Nicolas Séon.

- PMO 212.662, Cryptoclididae en cours de description : le spécimen incomplet et partiellement articulé, a été collecté sur deux années (2004 et 2009). Il est composé d'un crâne, de la partie distale du cou (19 vertèbres cervicales articulées avec leur arc neural respectif), de côtes cervicales, de vertèbres dorsales (x 20) avec une quinzaine de côtes partiellement articulées et des deux palettes natatoires antérieures (**Figure 79** ; [Delsett et al., 2016](#)).



Figure 79 : **A gauche**, quelques vertèbres cervicales articulées du spécimen PMO 212.662, Cryptoclididae. Pour information, la longueur du tiroir métallique est de 1 m environ. **A droite**, éléments osseux du membre antérieur gauche en vue dorsale. La règle mesure 30 cm et fait office d'échelle. © Nicolas Séon

- PMO 222.663, *Colymbosaurus svalbardensis* : le spécimen collecté en 2010-2011 est partiellement articulé. Il se compose d'un ensemble de côtes désarticulées entourées de vertèbres, des ceintures pectorales et pelviennes et des quatre membres. Deux des membres étaient articulés, probablement les deux membres postérieurs, puisque les ilions sont situés près des deux os longs des membres qui, par conséquent, sont probablement les deux fémurs (**Figure 80**). La longueur du spécimen a été estimé entre 6 et 7 m (Delsett *et al.*, 2016).

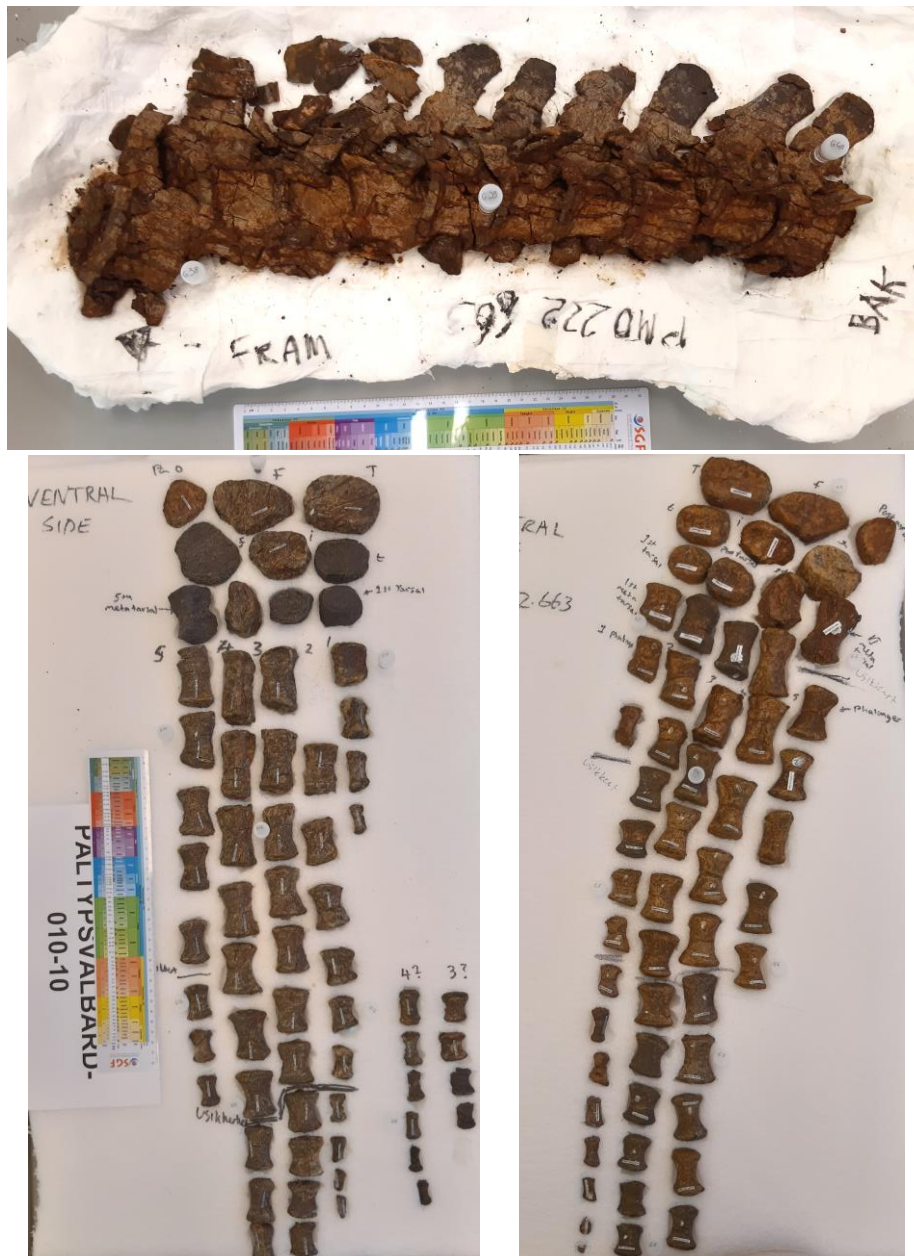


Figure 80 : En haut, ensemble de plusieurs vertèbres caudales articulées du spécimen PMO 222.663, *Colymbosaurus svalbardensis* en vue latérale gauche. En bas, éléments squelettiques du membre postérieur gauche (à gauche) et droit (à droite) en vue ventrale. Sur chacune des photographies, la règle mesure 30 cm et fait office d'échelle. © Nicolas Séon

Avant d'aller plus loin, il est important de faire un aparté concernant les conditions d'accès au matériel fossile de reptiles marins du Mésozoïque. Premièrement, il est difficile d'obtenir l'autorisation d'effectuer des prélèvements destructifs sur des spécimens sub-complets compte tenu de la rareté du matériel. Pour obtenir les autorisations, un document détaillant le projet, la procédure de prélèvement et le nombre de prélèvement souhaité a systématiquement été soumis aux responsables des collections de chacune des institutions. Ensuite, une part des spécimens étudiés sont des spécimens exposés et donc les prélèvements devaient en priorité être réalisés dans les fractures et être le plus discret possible. Chaque

spécimen de reptiles marins du Mésozoïque a été échantillonné de façon à établir la cartographie isotopique la plus complète possible en fonction des éléments disponibles et des autorisations des musées (**Figure 81**).

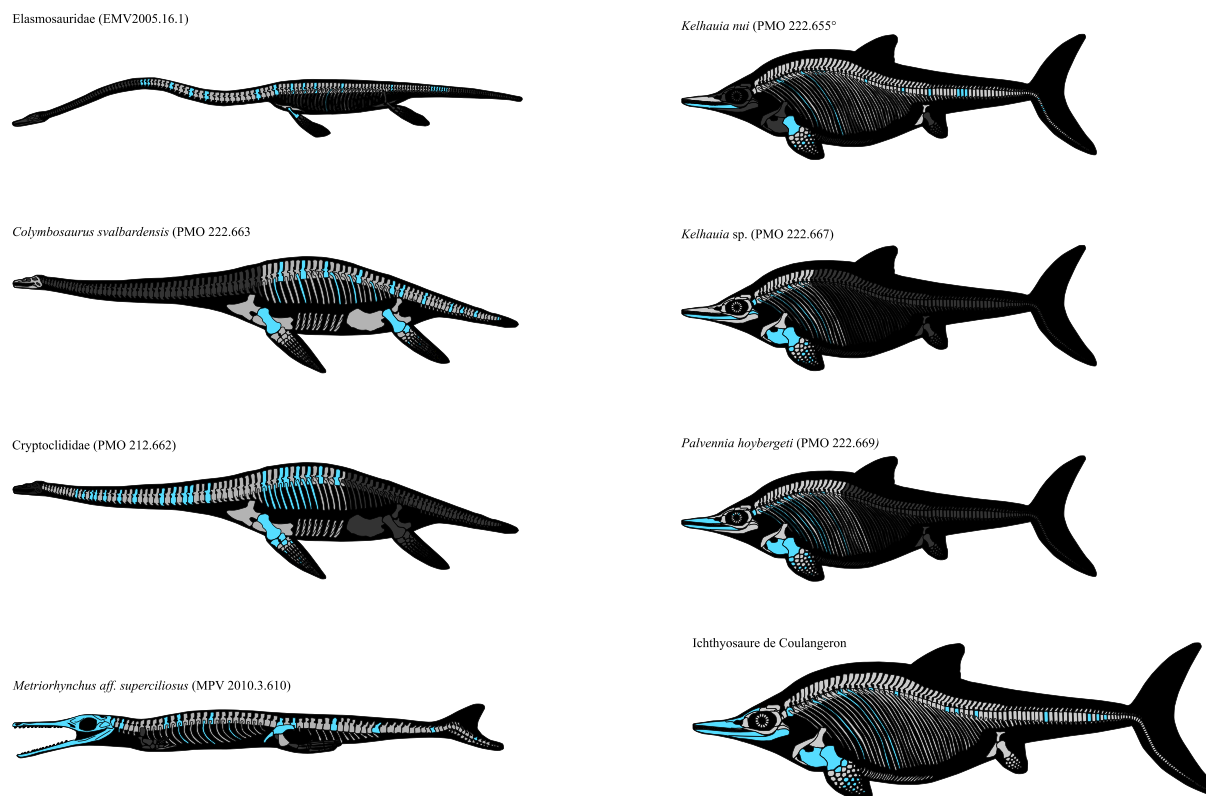


Figure 81 : Illustration des éléments squelettiques échantillonnés sur les reptiles marins du Mésozoïque étudiés. Les spécimens ne sont pas représentés à l'échelle. Les éléments bleus représentent les éléments squelettiques échantillonnés ; les gris clairs, les éléments squelettiques disponibles et les gris foncés, les éléments squelettiques manquants. Certains spécimens ayant été retrouvés désarticulés, la position exacte n'est pas toujours connue. Les os échantillonnés sur la partie droite du corps sont ici représentés sur la partie gauche.

La diversité du matériel échantillonné sur les différents groupes de reptiles marins du Mésozoïque avait pour objectif de répondre à plusieurs problématiques concernant leur thermophysologie respective. Ainsi, l'échantillonnage de l'Elasmosauridae de Saint-Rémy du Val (EMV2005.16.1) et du Cryptoclididae du Svalbard (PMO 212.662) permet d'en savoir davantage sur la régulation de la température corporelle chez les Plesiosauria à « long cou ». Le spécimen (PMO 222.663) *Colymbosaurus svalbardensis* permet de caractériser la présence, ou non, d'hétérothermies régionales au niveau des palettes natatoires chez les Plesiosauria. La diversité taxinomique, de masse corporelle et d'écologie chez les Ichthyosauria échantillonnés permet d'évaluer l'influence de ces facteurs sur la stratégie thermorégulatrice et la présence d'hétérothermies régionales. Enfin, l'étude de la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ du

spécimen MPV 2010.3.610 de *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* des Falaises des Vaches Noires aura pour objectif d'éclaircir le mystère qui gravite autour de la stratégie thermorégulatrice adoptée par les Metriorhynchidae.

Dans un second temps, la compilation de données issues de la littérature et l'ajout de nouvelles données provenant d'éléments squelettiques isolés (dent, crâne, vertèbres, os des membres) de localités et d'âges différents permettront de discuter de l'utilisation des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite des reptiles marins du Mésozoïque en tant que traceurs de la composition isotopique de l'oxygène des océans de l'époque.

6.1.5 Les éléments squelettiques isolés

Un set de soixante-seize (n = 76) éléments squelettiques isolés (**Tableau A11 des Annexes**) a été échantillonné en marge des prélèvements réalisés sur les spécimens sub-complets. Ces éléments squelettiques isolés d'Ichthyosauria, de Plesiosauria et de Metriorhynchidae proviennent de gisements principalement français du Trias, du Jurassique et du Crétacé et sont aujourd'hui stockés dans les collections du Paléospace, du Muséum d'Histoire naturelle du Mans et de celui de Toulon, ainsi que de la Réserve naturelle géologique de Haute-Provence (**Tableau A11 des Annexes ; Figure 82**). Les détails concernant l'identification des éléments squelettiques isolés et l'âge sont fournis dans le **Tableau A11 des Annexes**.

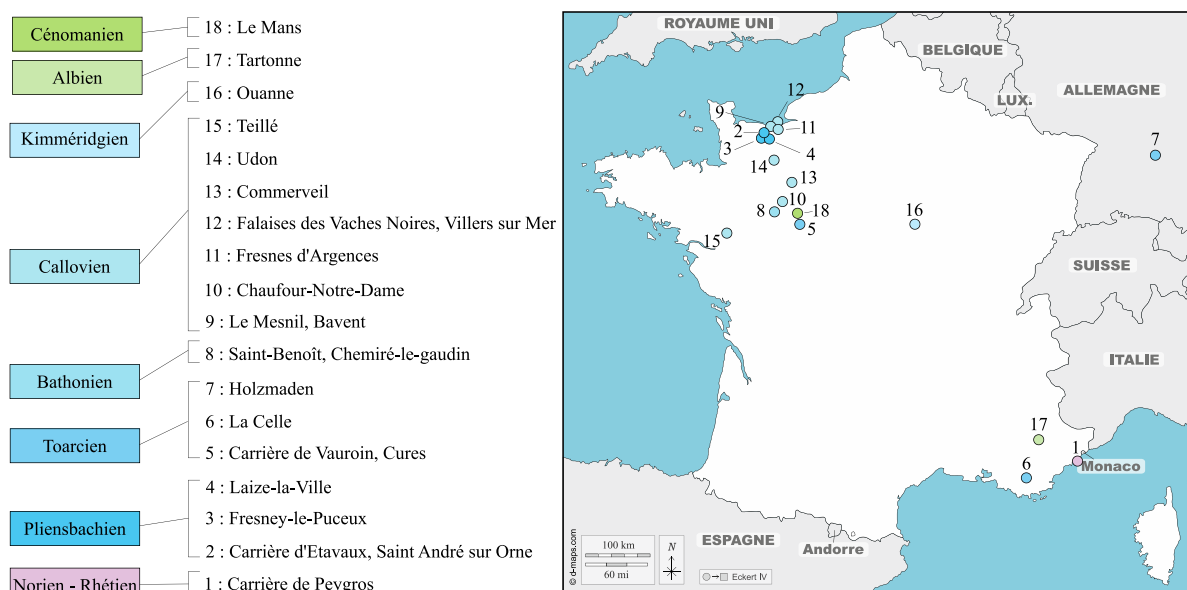


Figure 82 : Localisation géographique actuelle des gisements d'où proviennent les éléments squelettiques isolés de reptiles marins du Mésozoïque analysés.

6.2 Méthodes

Entre 20 et 40 prélèvements d'environ 20 à 30 mg ont été réalisés pour chaque spécimen selon le protocole d'échantillonnage mentionné dans la **section 3.6.2**. Pour certains éléments squelettiques, comme notamment les phalanges ou bien les dents qui figurent comme les éléments squelettiques les plus petits chez ces organismes, seulement quelques milligrammes de poudre d'os ou d'émail ont pu être prélevés.

6.2.1 Compositions isotopiques de l'oxygène ($\delta^{18}O_p$, $\delta^{18}O_c$) et du carbone ($\delta^{13}C_c$) de la bioapatite

Chacun des échantillons prélevés a été traité selon le protocole de Crowson *et al.* (1991) modifié par Lécuyer *et al.* (1993) pour mesurer la composition isotopique de l'oxygène du phosphate de la bioapatite ($\delta^{18}O_p$) ainsi que celui de Koch *et al.* (1997) pour mesurer la composition isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}O_c$) et du carbone ($\delta^{13}C_c$) du carbonate de la bioapatite. Les méthodes de préparation, l'analyse et la calibration des données sont développées dans la **section 3.6.2**.

6.2.2 Caractérisation de la composition minéralogique des échantillons

La caractérisation de la composition minéralogique des échantillons a été réalisée au Laboratoire de Géologie de Lyon (UMR 5276, Université Claude Bernard) avec un microscope Raman XploRA équipé d'un laser Nd:YAG pompé par diode à 532 nm. Pour chaque échantillon analysé, 10 spectres de 10 secondes ont été acquis au grossissement x 100.

6.3 Influence de la diagenèse sur le signal isotopique de l'oxygène

6.3.1 Schéma biostratinomique et processus diagenétiques

Contrairement aux organismes actuels, les éléments squelettiques des reptiles marins du Mésozoïque (dents et os) ont passé un temps important dans les sédiments, depuis la mort de l'animal jusqu'à la découverte des restes fossiles.

Quand un organisme nectonique marin meurt, la carcasse peut subir différentes trajectoires : elle peut instantanément couler, elle peut couler puis remonter à la surface et recouler ou elle peut flotter à la surface pendant un certain temps avant de couler et se déposer sur le fond océanique (Reisdorf *et al.*, 2012). Ces différents modèles sont dépendants de plusieurs facteurs comme la distalité par rapport à la côte à laquelle la mort de l'animal a eu lieu, la profondeur de la colonne d'eau, l'hydrodynamisme de l'environnement, etc. Un autre paramètre important est la densité de l'organisme qui détermine si sa carcasse coule ou flotte, mais la flottaison peut également être limitée par la pression hydrostatique, si la hauteur de la colonne d'eau est assez importante. Chez les Cetacea modernes, le schéma de dérive et de flottaison varie en fonction de la teneur en graisse : une carcasse de baleine à teneur en graisse élevé dérivera dans les eaux de surface immédiatement après sa mort, tandis qu'un organisme à teneur en graisse faible va d'abord couler, puis éventuellement flotter à mesure que les gaz de décomposition s'accumulent au sein de la cavité abdominale de l'animal. Ces deux scénarios sont envisageables pour les reptiles marins du Mésozoïque, en particulier pour certains taxons d'Ichthyosauria et les Plesiosauria qui possédaient une couche plus ou moins épaisse de tissu adipeux (Frey *et al.*, 2017 ; Lindgren *et al.*, 2018 ; Delsett *et al.*, 2022).

Lorsque la carcasse atteint le fond océanique, elle est ensuite enfouie dans les sédiments. A partir de ce moment et jusqu'à la découverte du fossile, la composition isotopique des restes squelettiques peut être modifiée par un ensemble de processus physico-chimiques, biotiques ou abiotiques, appelés processus diagenétiques (e.g., Stuart-Williams *et al.*, 1996 ; Trueman *et al.*, 2003). Ces modifications de la composition isotopique originelle acquise pendant la vie de l'animal se réalisent par l'intermédiaire d'échanges isotopiques, avec l'eau environnante ou le substrat et donnent lieu à la précipitation de minéraux secondaires dans les pores des tissus minéralisés et en surface, à l'adsorption d'ions à la surface et à la dissolution et recristallisation des éléments squelettiques (**Figure 83** ; Hedges, 2002 ; Keenan, 2016). L'altération chimique peut substituer différents ions dans et hors du réseau cristallin de la bioapatite par la perte de carbonate, le remplacement du calcium par d'autres ions et la substitution des ions hydroxyle

par du fluor (Kolodny *et al.*, 1996 ; Kohn *et al.*, 1999 ; Koch, 2007 ; MacFadden *et al.*, 2010). Ces réactions et processus diagenétiques sont en particulier très dépendants de l'environnement de dépôt du squelette (Nicholson, 1996 ; Tütken *et al.*, 2008 ; Kral *et al.*, 2021). Par conséquent, il est nécessaire avant toutes interprétations thermophysiques, de s'assurer que la composition isotopique originelle des éléments squelettiques de chaque organisme est préservée.

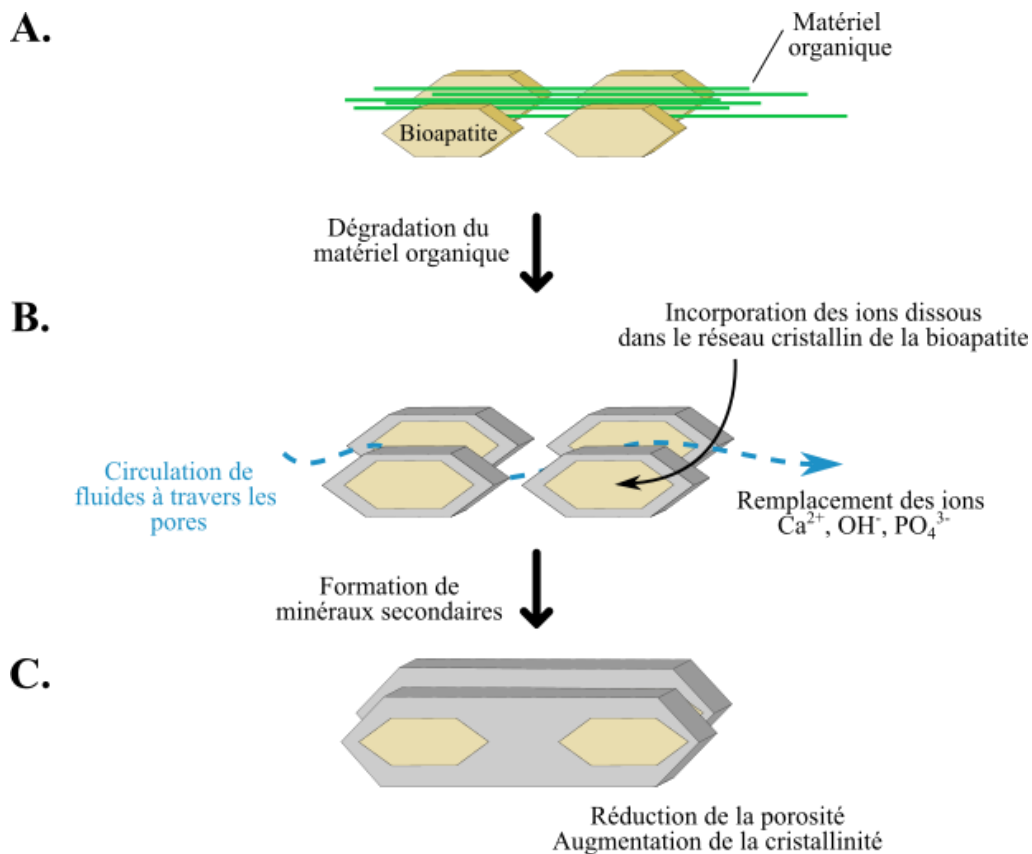


Figure 83 : Vue schématique des processus diagenétiques affectant la bioapatite. **A.** *In vivo*, la bioapatite est constituée d'une phase minérale et d'une phase organique. **B.** Au cours du temps et des changements de conditions de pression et de température, le collagène est dégradé et laisse place à des espaces poreux propices au mouvement de fluides transportant des ions dissous. **C.** La substitution d'éléments dans le réseau de bioapatite entraîne la formation de phases minérales secondaires, avec une porosité réduite et une taille de cristallite accrue. Figure extraite et modifiée d'après Keenan (2016).

Afin de limiter les effets indésirables de la diagenèse, il est dans un premier temps conseillé de travailler sur le groupement phosphate plutôt que sur le groupement carbonate de la bioapatite. Le produit de solubilité du phosphate étant inférieur à celui du carbonate, cela le rend plus robuste face aux processus diagenétiques (Zazzo *et al.*, 2004a). En effet, les énergies de liaisons dans le groupement phosphate sont plus fortes et rendent le groupement phosphate plus résistant aux échanges isotopiques à basse température. Malgré cette résistance, Blake *et*

al., (1997) et Zazzo *et al.* (2004a) ont démontré que le groupement phosphate peut-être altéré par l'activité microbienne sans pour autant que la structure cristallographique globale ne soit modifiée.

6.3.2 Les structures minéralisées vs les processus diagenétiques

Chez les vertébrés, la mesure de la composition isotopique du $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite peut être réalisée sur plusieurs matrices : émail, dentine, os et émailloïde. De par leur porosité respective et la taille des cristallites les composant, ces structures possèdent des résistances différentes face aux processus diagenétiques.

L'os est une structure poreuse (60 – 66 % de matériel inorganique ; Zylberberg, 2021) ce qui le rend assez sensible à la diagénèse. En effet, les processus de dissolution et de précipitation d'apatite secondaire ont essentiellement lieu au niveau des pores étant donné que leur présence augmente la surface d'échange entre l'élément squelettique et le milieu environnant (Keenan, 2016). De plus, la présence de matière organique dans l'os (parfois plus de 50 % ; Driessens et Verbeeck, 1990), associée à une élévation de la température lors de l'enfouissement augmente les processus liés à la dégradation, la précipitation et la recristallisation de phosphate de calcium (Kral *et al.*, 2021). Il a d'ailleurs été montré que plus un matériau est poreux et riche en matière organique, plus il est sensible à l'altération (Blake *et al.*, 1997 ; Zazzo *et al.*, 2004a ; Tütken *et al.*, 2008).

Cette observation est particulièrement importante puisqu'il est connu que les os des organismes pélagiques utilisant une nage rapide et soutenue sont allégés par l'intermédiaire de l'augmentation de la porosité. Chez de nombreuses espèces d'Ichthyosauria, de Plesiosauria et de Metriorhynchidae, les os sont très poreux, car l'os compact est remplacé par du tissu spongieux (Hua et de Buffrénil, 1996 ; Delsett et Hurum, 2012 ; Houssaye, 2013 ; Houssaye et Fish, 2016).

L'étude de la microstructure osseuse de *Temnodontosaurus*, *Stenopterygius*, *Ichthyosaurus*, *Platypterygius* et *Caypullisaurus* FERNANDEZ, 1997 (Lopuchowycz et Massare, 2002 ; Kolb *et al.*, 2011 ; Talevi et Fernández, 2012) a conduit à une estimation de la porosité aux alentours de 65 %. Toutefois, Lopuchowycz et Massare (2002) ainsi qu'Anderson *et al.* (2019), ont démontré que la porosité des os n'était pas équivalente selon l'élément squelettique considéré (vertèbres : ~ 60- 65 % et os des membres : 46 – 55 % ; **Tableau 5 et Figure 84**).

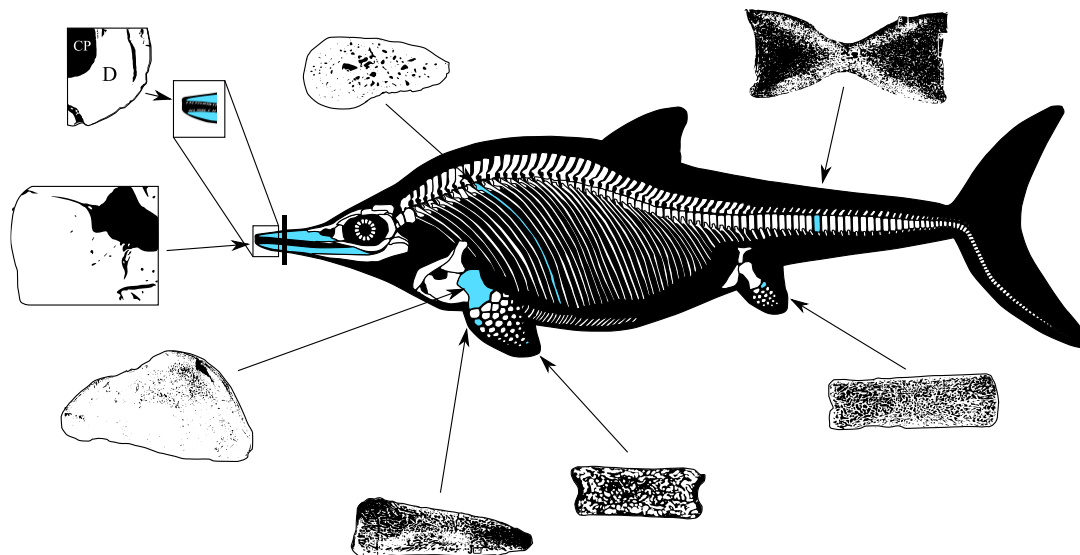


Figure 84 : Illustration de la porosité de plusieurs éléments squelettiques chez les Ichthyosauria. Figure réalisée à partir de l'étude de Anderson *et al.* (2019). Pour chaque élément squelettique, le blanc correspond à l'os et le noir correspond aux pores. **Abbréviations** : D = dent, CP = cavité pulpaire.

Les Plesiosauria disposent également d'os poreux et comme chez les Ichthyosauria, la porosité des os est variable selon l'élément squelettique considéré (Tableau 5 et Figure 85 ; Delsett et Hurum, 2012 ; Houssaye, 2013 ; Sander et Wintrich, 2021) mais également selon l'ontogénie : les os des juvéniles étant plus compact que les os des adultes (Wiffen *et al.*, 1995). Néanmoins, l'augmentation de la porosité au cours de l'ontogénie est discutée pour *Colymbosaurus svalbardensis* (Delsett et Hurum, 2012).

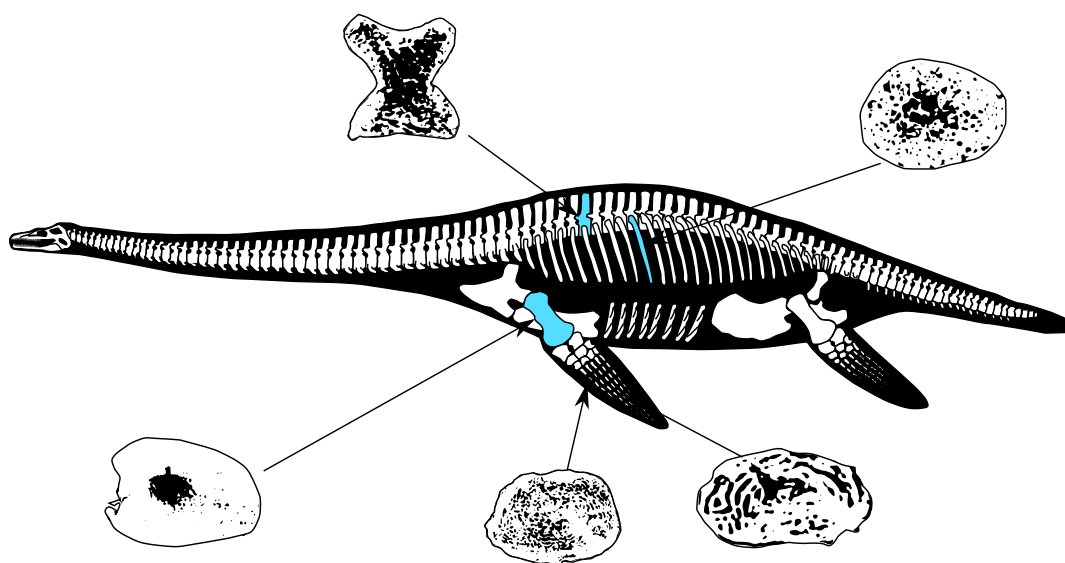


Figure 85 : Illustration de la porosité de plusieurs éléments squelettiques chez les Plesiosauria. Pour chaque élément squelettique, le blanc correspond à l'os et le noir correspond aux pores. Figure réalisée à partir de l'étude de Delsett et Hurum (2012) et Houssaye (2013).

En ce qui concerne les Metriorhynchidae, seule l'étude d'Hua et de Buffrénil (1996) s'est intéressé à la densité osseuse. Les résultats indiquent, à l'image de ceux issus des études portant sur les Ichthyosauria et les Plesiosauria, une porosité différente selon les éléments squelettiques (Tableau 5 et Figure 86).

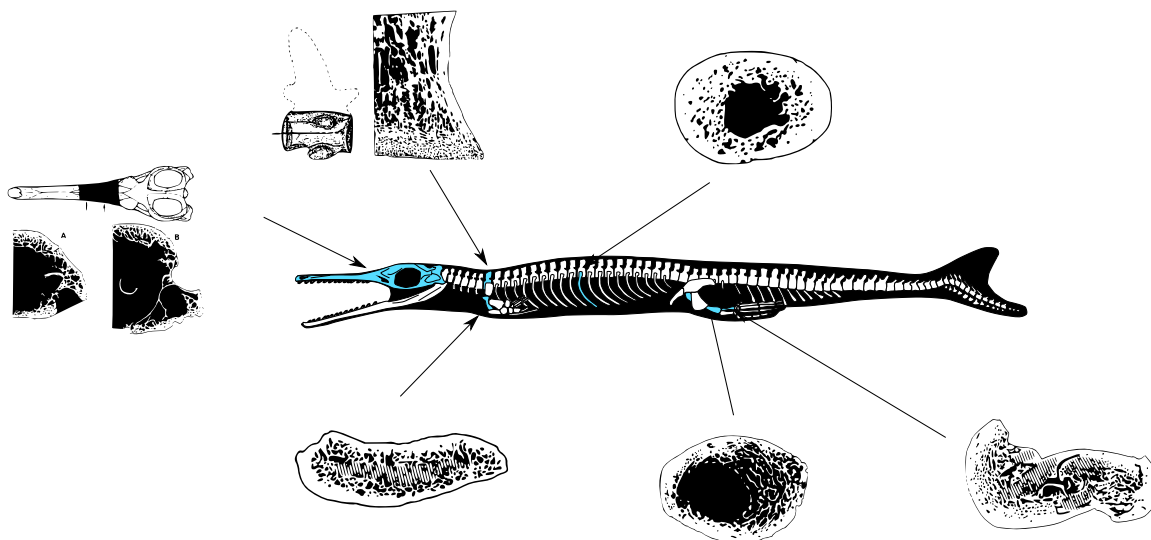


Figure 86 : Illustration de la porosité de plusieurs éléments squelettiques chez les Metriorhynchidae. Pour chaque élément squelettique, le blanc correspond à l'os et le noir correspond aux pores. Figure réalisée à partir de l'étude de Hua et de Buffrénil (1996).

Tableau 5 : Porosité relative de quelques éléments squelettiques chez les reptiles marins du Mésozoïque. Les catégories ont été définies de façon arbitraire.

	Metriorhynchidae	Ichthyosauria	Plesiosauria
Peu ou non poreux	<ul style="list-style-type: none"> - Dents - Côtes - Os long sauf fémur 	<ul style="list-style-type: none"> - Dents - Crâne - Humérus - Fémur - Côtes 	<ul style="list-style-type: none"> - Dents - Humérus - Fémur - Côtes
Moyennement poreux	<ul style="list-style-type: none"> - Fémur - Vertèbres 	<ul style="list-style-type: none"> - Métacarpes - Phalanges 	<ul style="list-style-type: none"> - Phalanges
Très poreux	<ul style="list-style-type: none"> - Crâne 	<ul style="list-style-type: none"> - Vertèbres 	<ul style="list-style-type: none"> - Vertèbres

L'émailloïde et l'émail sont les structures les plus résistantes aux processus diagenétiques (e. g. Lowenstam et Weiner, 1989 ; Sillen et LeGeros, 1991 ; Kohn *et al.*, 1999 ; Lee-Thorp et Sponheimer, 2003 ; Gehler *et al.*, 2011). L'émail possède un indice de cristallinité

élevé car il est composé à 95 % de cristaux de bioapatite. Outre cela, les cristaux de bioapatite sont plus larges et plus compacts que ceux composant l'os (Pasteris *et al.*, 2008). Ainsi, l'espace entre les cristaux est réduit et limite la circulation de fluides, l'interaction avec les organismes bactériens et microbiens ainsi que la précipitation de minéraux secondaires (Legeros, 1981 ; Driessens et Verbeeck, 1990).

6.3.3 Méthodes d'évaluation de la diagenèse

L'évaluation des processus diagenétiques et donc de la préservation du signal isotopique biologique des restes minéralisés est une étape indispensable pour les études fondées sur la composition isotopique de restes fossiles. Ainsi, pour évaluer le degré d'altération du signal isotopique de la bioapatite de nombreuses méthodes ont été développées (ex. : Shemesh, 1990 ; Kohn *et al.*, 1999 ; Reynard *et al.*, 1999 ; Pucéat *et al.*, 2004 ; Trueman *et al.*, 2008). Toutefois, ces méthodes, bien qu'elles soient un indicateur du degré d'altération, ne permettent pas de définir avec certitudes si l'enregistrement isotopique d'un élément squelettique est totalement altéré ou non (e. g. Trueman *et al.*, 2008). De plus, chaque groupement chimique possède une sensibilité face aux processus diagenétiques qui lui est propre, ce qui signifie que la signature isotopique d'un groupement chimique peut être altérée sans pour autant que celle d'un autre ne le soit. La sous-section présentée ci-dessous n'a pas pour vocation de détailler toutes les méthodes disponibles pour évaluer la diagenèse, seules les méthodes les plus utilisées dans la littérature et celles utilisées dans le cadre de cette étude sont détaillées ici.

Les teneurs en Terres Rares (REE, *Rare Earth Element*) sont un indicateur d'altération du signal isotopique originel (Lécuyer *et al.*, 2004 ; Reynard et Balter, 2014 ; Chen *et al.*, 2015). Par l'intermédiaire de cette méthode, l'utilisateur mesure les teneurs en Terres Rares et les compare au substrat, ou dans le cas de fossiles marins, les confronte aux teneurs des eaux océaniques. Généralement, un enrichissement en Terres Rares intermédiaires est lié à une altération du signal isotopique. Toutefois, cet indicateur ne semble pas être à lui seul un très bon critère d'évaluation de la diagenèse puisqu'il est préférable de le coupler à d'autres méthodes (Tütken *et al.*, 2008). Cette méthode d'évaluation des processus diagenétiques n'a pas été utilisée dans le cadre de ce travail de thèse.

En plus des changements dans la composition élémentaire, l'altération diagenétique peut produire une modification de la cristallinité de la bioapatite (par exemple, une modification de la taille des cristaux ou l'apparition de défauts dans le réseau cristallin). Shemesh (1990) a

suggéré que le changement de la composition isotopique de l'oxygène de la bioapatite, par rapport à leur composition originelle, pourrait être lié à des changements de cristallinité. Ainsi, diverses techniques ont été utilisées pour définir la cristallinité d'un élément squelettique. La spectroscopie infrarouge à transformées de Fourier (FT-IR) fournit un indice basé sur la vibration des énergies de liaison de l'orthophosphate dans la structure de la bioapatite (Shemesh, 1990), tandis que la diffractométrie des rayons X utilise la réflexion des rayons X (Person *et al.*, 1995). La mesure de l'indice de cristallinité des éléments minéralisés peut également être réalisée par la spectroscopie Raman (Pucéat *et al.*, 2004) à partir de la largeur du pic PO_4^{3-} à mi-hauteur. Cependant, il semblerait selon Pucéat *et al.* (2004) que l'indice de cristallinité soit également difficile à utiliser pour déterminer si un échantillon a été altéré puisque la composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate de la bioapatite ($\delta^{18}\text{O}_p$) peut être préservée sur de longues périodes indépendamment de l'indice de cristallinité.

La préservation du signal originel du $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite peut également être évaluée à partir de la composition isotopique de l'oxygène du carbonate de la bioapatite ($\delta^{18}\text{O}_c$) et des teneurs en carbonate de l'élément squelettique sur lequel le $\delta^{18}\text{O}_p$ est mesuré. Le groupement carbonate qui vient en substitution du groupement phosphate dans la structure cristalline de la bioapatite possède un produit de solubilité supérieur à celui du phosphate et est donc plus facilement remobilisé lors des processus diagenétiques (Zazzo *et al.*, 2004a). La recristallisation de cristaux suite à la remobilisation des ions carbonates en solution aboutit à la formation de nouveaux cristaux plus stables, et caractérisés par une cristallinité et une teneur en carbonate plus élevée (Kendall *et al.*, 2018). Ainsi, un élément squelettique altéré présentera des teneurs en carbonate plus élevées qu'un élément squelettique non altéré dont les teneurs se situent entre 2 et 13 % (Brudevold et Soremark, 1967 ; Vennemann *et al.*, 2001).

Enfin, au sein des tissus squelettiques modernes des vertébrés, le carbonate et le phosphate précipitent proche de l'équilibre à partir de l'eau corporelle selon des fractionnements isotopiques différents. Il est donc attendu qu'il y ait une corrélation positive entre le $\delta^{18}\text{O}_p$ et le $\delta^{18}\text{O}_c$ ainsi qu'un décalage constant entre ces deux valeurs (Bryant *et al.*, 1996 ; Iacumin *et al.*, 1996 ; Zazzo *et al.*, 2004b ; Lécuyer *et al.*, 2010 ; Pellegrini *et al.*, 2011 ; Chenery *et al.*, 2012 ; Sisma-Ventura *et al.*, 2019). Compte tenu des différences des taux d'échanges isotopiques entre l'eau et ces deux groupements, l'altération d'un élément squelettique produira un décalage entre les valeurs isotopiques de l'oxygène des deux groupements, et la relation entre le $\delta^{18}\text{O}_p$ et le $\delta^{18}\text{O}_c$ aura donc une pente différente de la pente théorique de 1.

Comme mentionné au début de cette section, ces méthodes permettent d'évaluer le degré d'altération et sont un indicateur du degré de confiance que l'on peut accorder aux mesures

isotopiques et aux interprétations paléobiologiques qui en découlent. Toutefois, c'est l'interprétation des données isotopiques et leur réalité biologique qui permettent d'évaluer si la composition est, ou est en partie, originelle (ex. : [Amiot et al., 2006, 2010b](#) ; [Goedert et al., 2017](#) ; [Séon et al., 2020](#)) ou si elle est totalement altérée (e. g. [Lécuyer et al., 2003](#)). Dans le cadre de cette étude, la préservation du signal isotopique de l'oxygène du groupement phosphate a été réalisée à partir de la spectroscopie Raman, de la teneur en carbonates des éléments squelettiques et de la composition isotopique de l'oxygène du carbonate de la bioapatite.

6.4 Résultats

Au total, deux cent seize ($n = 216$) valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ et cinquante ($n = 50$) valeurs de $\delta^{18}\text{O}_c$ ont été obtenues sur les spécimens sub-complets. Pour chacun d'entre eux, les éléments squelettiques et les mesures de $\delta^{18}\text{O}_p$ associées ont été regroupées par région squelettique définie comme suit :

- Dents
- Crâne
- Région cervicale = vertèbres cervicales. Pour les Ichthyosauria et le *Metriorhynchus* aff. *superciliosus*, la région cervicale est regroupée avec la région dorsale compte tenu de la morphologie globale de ces organismes.
- Région dorsale = vertèbres dorsales + éléments squelettiques des ceintures pectorales et pelviennes.
- Côtes
- Membres = humérus, fémur, radius, ulna, tibia, fibula, métacarpes, métatarses, phalanges et les éléments osseux accessoires que l'on peut retrouver chez ces organismes. A noter que pour le spécimen de *Colymbosaurus svalbardensis*, les membres ont été séparés en membre antérieur gauche (MAG), droit (MAD) et membre postérieur gauche (MPG) et droit (MPD).
- Région caudale = vertèbres caudales

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ de l'Elasmosauridae de Saint-Rémy du Val sont reportées dans le **Tableau A2 des Annexes** et illustrées sur la **Figure 87**. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ se répartissent de 17,5 ‰ à 18,5 ‰, V-SMOW. Les valeurs moyennes de la région cervicale, dorsale et caudale

sont respectivement égales à $18,2 \pm 0,2 \text{ ‰}$, V-SMOW (1SEM, n = 6), $18,1 \pm 0,3 \text{ ‰}$, V-SMOW (1SEM, n = 6) et $18,1 \pm 0,3 \text{ ‰}$, V-SMOW (1SEM, n = 7) et sont présentées dans le **Tableau 6**. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des fragments d'humérus sont égales à $18,3 \pm 0,1 \text{ ‰}$ (1SD, n = 1) et $18,5 \pm 0,0 \text{ ‰}$, V-SMOW (1SD, n = 1) alors que celle du fragment de côte est égale à $18,3 \pm 0,1 \text{ ‰}$ (1SD, n = 1).

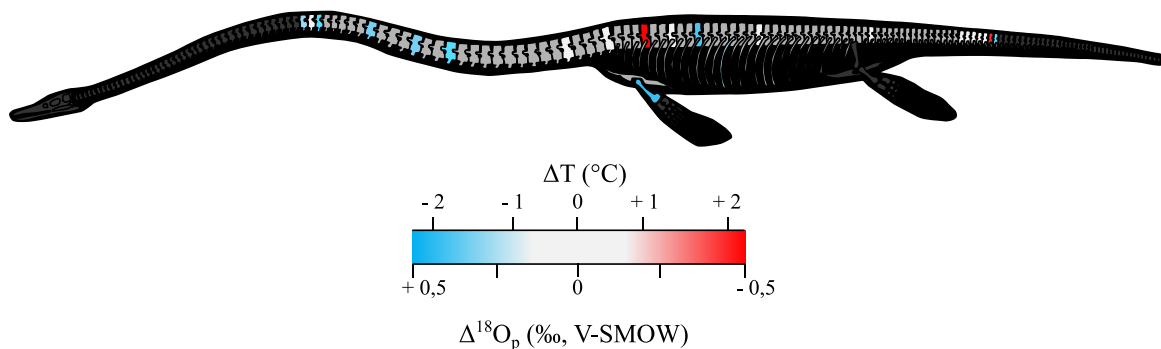


Figure 87 : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez l'Elasmosauridae de Saint-Rémy du Val (EMV2005.16.1). Lorsque les éléments squelettiques gauches et droits ont été échantillonnés, la moyenne est illustrée sur l'élément squelettique gauche.

Les mesures de $\delta^{18}\text{O}_p$ et de $\delta^{18}\text{O}_c$ du spécimen MPV 2010.3.610 de *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* sont reportées dans le **Tableau A3 des Annexes**. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ se répartissent de $19,3 \text{ ‰}$ à $20,3 \text{ ‰}$ V-SMOW. La variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ est illustrée en **Figure 88**. Les valeurs moyennes du crâne, des côtes, de la région cervico-dorsale et de la région caudale sont respectivement égales à $19,7 \pm 0,3 \text{ ‰}$, V-SMOW (1SEM, n = 3), $19,7 \pm 0,4 \text{ ‰}$, V-SMOW (1SEM, n = 3), $20,0 \pm 0,3 \text{ ‰}$, V-SMOW (1SEM, n = 9) et $19,9 \pm 0,1 \text{ ‰}$, V-SMOW (1SEM, n = 5) et sont présentées dans le **Tableau 6**. Une mesure de $\delta^{18}\text{O}_c$ a été réalisée sur l'échantillon M21 et est respectivement égale à $27,3 \pm 0,2 \text{ ‰}$, V-SMOW. La teneur en carbonate a également été calculée et est égale à 8 ‰ .

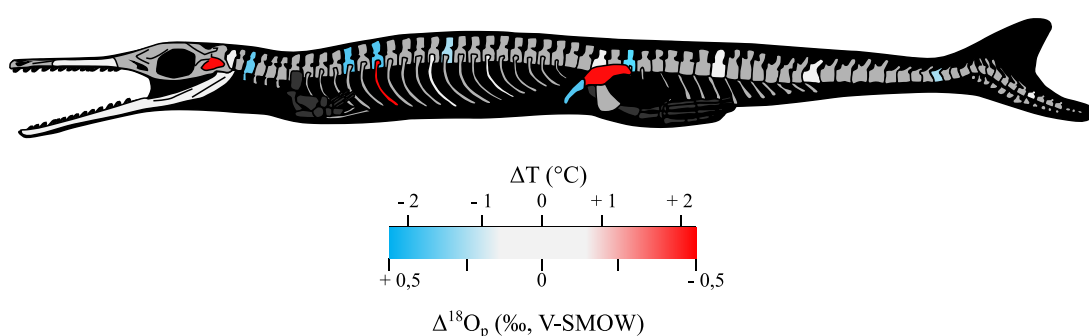


Figure 88 : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez le spécimen MPV 2010.3.610 *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* des Falaises des Vaches Noires.

Les mesures de $\delta^{18}\text{O}_p$ et de $\delta^{18}\text{O}_c$ de l'Ichthyosaure de Coulangeron sont reportées dans le **Tableau A4 des Annexes**. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ se répartissent dans une gamme allant de 16,1 ‰ à 20,2 ‰ V-SMOW. La variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ est illustrée en **Figure 89**. Les valeurs moyennes du crâne, des côtes, de la région cervico-dorsale, caudale et des membres sont respectivement égales à $18,0 \pm 0,3$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 6), $18,2 \pm 1,0$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 3), $18,6 \pm 1,3$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 10), $17,8 \pm 0,9$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 5) et $18,1 \pm 0,2$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 11) et sont présentées dans le **Tableau 6**. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_c$ se répartissent de 24,1 ‰ à 28,3 ‰ V-SMOW. La teneur en carbonate varie quant à elle de 3 à 40 % (**Tableau A5 des Annexes**).

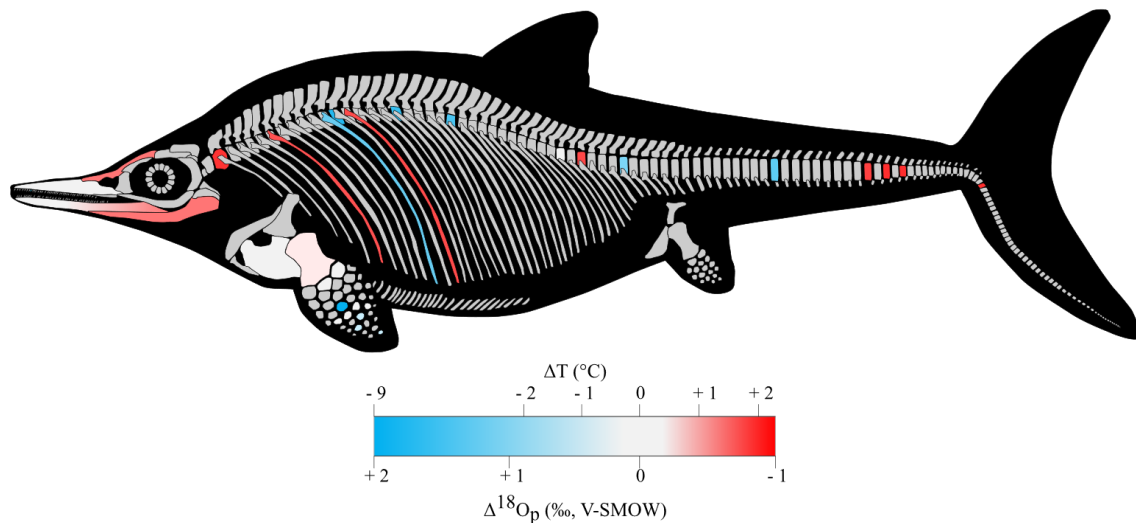


Figure 89 : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez l'Ichthyosaure de Coulangeron. La valeur issue de l'échantillon ICK8 n'a pas été prise en compte pour l'élaboration de la figure.

Tableau 6 : Valeur moyenne du $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite par région squelettique du spécimen EMV2005.16.1 d'Elasmosauridae, du spécimen MPV 2010.3.610 *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* et de l'Ichthyosaure de Coulangeron. Le $\Delta \delta^{18}\text{O}_p$ est égale à la différence entre la valeur maximale et la valeur minimale de $\delta^{18}\text{O}_p$. Les valeurs sont exprimées en ‰, V-SMOW.

Taxon	Elasmosauridae		<i>Metriorhynchus</i> aff. <i>superciliosus</i>		Ichthyosaure de Coulangeron	
N° de collection	EMV2005.16.1		MPV 2010.3.610		-	
	n	Moy. ± SEM	n	Moy. ± SEM	n	Moy. ± SEM
Global	22	$18,2 \pm 0,3$	20	$19,9 \pm 0,3$	36	$18,2 \pm 0,8$

Dents				1	18,3 ± 0,2
Crâne		3	19,7 ± 0,3	6	18,0 ± 0,3
Région cervicale	6	18,2 ± 0,2			
Région dorsale	6	18,1 ± 0,3	9	20,0 ± 0,3	10
Côtes	1	18,4 ± 0,1	3	19,7 ± 0,4	3
Membres	2	18,4 ± 0,1			11
Région caudale	7	18,1 ± 0,3	5	19,9 ± 0,1	5
<hr/>					
Max. $\delta^{18}\text{O}_p$		18,5		20,3	20,2
Min. $\delta^{18}\text{O}_p$		17,5		19,3	16,1
Mid-range		18,0		19,8	18,1
$\Delta\delta^{18}\text{O}_p$		1,0		1,1	4,1

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ du spécimen PMO 222.655 de *Kelhauia nui* sont reportées dans le **Tableau A6 des Annexes** et se répartissent de 13,1 ‰ à 15,7 ‰ V-SMOW. Sur les 24 échantillons traités et préparés en chimie, seulement 7 ont donné suffisamment de phosphate d'argent pour que les analyses puissent être réalisées.

Les mesures de $\delta^{18}\text{O}_p$ et de $\delta^{18}\text{O}_c$ du spécimen PMO 222.667 *Kelhauia* sp. sont reportées dans le **Tableau A7 des Annexes** et se répartissent de 12,8 ‰ à 15,1 ‰ V-SMOW. Les valeurs moyennes des dents, du crâne, des côtes, de la région cervico-dorsale et des membres sont respectivement égales à 14,9 ± 0,2 ‰, V-SMOW (1SEM, n = 3), 14,0 ± 0,3 ‰, V-SMOW (1SEM, n = 2), 14,2 ± 0,5 ‰, V-SMOW (1SEM, n = 5), 13,4 ± 1,2 ‰, V-SMOW (1SEM, n = 5) et 13,9 ± 0,4 ‰, V-SMOW (1SEM, n = 10) et sont présentées dans le **Tableau 7**. Quelques mesures (n = 3) ont également été acquises sur le carbonate de la bioapatite. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_c$ se répartissent de 17,5 ‰ à 18,4 ‰ V-SMOW. La teneur en carbonate varie quant à elle de 4 à 8 % (**Tableau A13 des Annexes**).

Les mesures de $\delta^{18}\text{O}_p$ et de $\delta^{18}\text{O}_c$ du spécimen PMO 222.669 de *Palvennia hoybergeti* sont reportées dans le **Tableau A8 des Annexes** et se répartissent de 14,1 ‰ à 15,9 ‰ V-SMOW. Les valeurs moyennes des dents, du crâne, des côtes, de la région cervico-dorsale et des membres sont respectivement égales à 15,7 ± 0,2 ‰, V-SMOW (1SEM, n = 4), 14,7 ± 0,8 ‰, V-SMOW (1SEM, n = 2), 15,2 ± 0,5 ‰, V-SMOW (1SEM, n = 7), 15,3 ± 0,6 ‰, V-SMOW (1SEM, n = 4) et 14,9 ± 0,5 ‰, V-SMOW (1SEM, n = 10) et sont présentées dans le **Tableau 7**. Quelques mesures (n = 5) ont également été acquises sur le carbonate de la bioapatite. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_c$ se répartissent de 18,2 ‰ à 19,1 ‰ V-SMOW. La teneur en carbonate correspondante varie quant à elle de 4 à 8 % (**Tableau A13 des Annexes**).

Les mesures de $\delta^{18}\text{O}_p$ et de $\delta^{18}\text{O}_c$ du spécimen PMO 212.662 de *Cryptoclididae* sont reportées dans le **Tableau A9 des Annexes**. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ se répartissent de 15,8 ‰ à 17,1 ‰ V-SMOW. Les valeurs moyennes de la région cervicale, des côtes, de la région dorsale et des membres sont respectivement égales à $16,4 \pm 0,4$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 12), $16,4 \pm 0,4$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 8), $16,6 \pm 0,2$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 8) et $16,6 \pm 0,4$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 10) et sont présentées dans le **Tableau 7**. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_c$ se répartissent de 16,2 ‰ à 20,0 ‰ V-SMOW (n = 20). La teneur en carbonate correspondante varie quant à elle de 4 à 15 % (n = 20 ; **Tableau A13 des Annexes**).

Les mesures de $\delta^{18}\text{O}_p$ et de $\delta^{18}\text{O}_c$ du spécimen PMO 222.663 de *Colymbosaurus svalbardensis* sont reportées dans le **Tableau A10 des Annexes**. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ se répartissent de 13,1 ‰ à 15,9 ‰ V-SMOW. Les valeurs moyennes des côtes, de la région cervicale, de la région dorsale, de la région caudale, des membres antérieurs et des membres postérieurs sont respectivement égales à $14,8 \pm 0,8$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 5), $14,7 \pm 1,1$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 6), $13,8 \pm 0,4$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 5), $14,9 \pm 0,5$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 6) et $13,8 \pm 0,4$ ‰, V-SMOW (1SEM, n = 17) et sont présentées dans le **Tableau 7**. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_c$ se répartissent de 17,8 ‰ à 19,5 ‰ V-SMOW (n = 9) alors que celles de $\delta^{13}\text{C}_c$ se répartissent de -10,0 ‰ à -7,9 ‰ V-PDB (n = 9). La teneur en carbonate correspondante varie quant à elle de 4 à 6 % (n = 9).

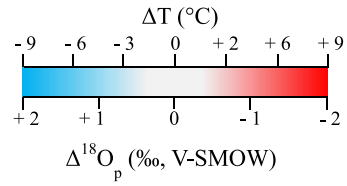
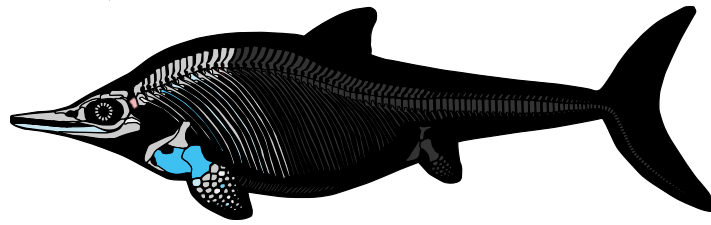
La variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ du *Kelhauia* sp., du *Palvennia hoybergeti*, du *Cryptoclididae* et du *Colymbosaurus svalbardensis* est illustrée en **Figure 90**.

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ et de $\delta^{18}\text{O}_c$ des éléments squelettiques isolés sont reportées dans les **Tableaux A12 et A13 des Annexes**.

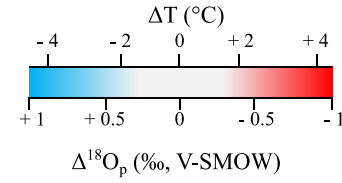
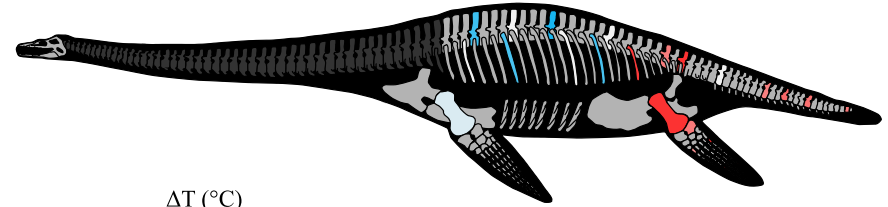
Tableau 7 : Valeur moyenne du $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite par région squelettique du spécimen PMO 222.667 de *Kelhauia* sp., du spécimen PMO 222.669 de *Palvennia hoybergeti*, du spécimen PMO 212.662 de Cryptoclididae et du spécimen PMO 222.663 de *Colymbosaurus svalbardensis*. Le $\Delta \delta^{18}\text{O}_p$ est égale à la différence entre la valeur maximale et la valeur minimale de $\delta^{18}\text{O}_p$. Les valeurs sont exprimées en ‰, V-SMOW.

Taxon	<i>Kelhauia</i> sp.		<i>P. hoybergeti</i>		Cryptoclididae		<i>C. svalbardensis</i>	
	PMO 222.667		PMO 222.669		PMO 212.662		PMO 222.663	
N° de collection	n	Moy. \pm SEM	n	Moy. \pm SEM	n	Moy. \pm SEM	n	Moy. \pm SEM
Global	25	14,0 \pm 0,8	27	15,1 \pm 0,5	38	16,5 \pm 0,4	40	14,3 \pm 0,8
Dents	3	14,9 \pm 0,2	4	15,7 \pm 0,2				
Crâne	2	14,0 \pm 0,3	2	14,7 \pm 0,8				
Région cervicale					12	16,4 \pm 0,4		
Région dorsale	5	13,4 \pm 1,2	4	15,3 \pm 0,6	8	16,6 \pm 0,2	7	14,7 \pm 1 1
Côtes	5	14,2 \pm 0,5	7	15,2 \pm 0,5	8	16,4 \pm 0,4	4	14,8 \pm 0,8
Membres antérieurs	10	13,9 \pm 0,4	10	14,9 \pm 0,5			6	14,9 \pm 0,5
Membres postérieurs					10	16,6 \pm 0,4	17	13,8 \pm 0,4
Région caudale							5	13,8 \pm 0,4
Max. $\delta^{18}\text{O}_p$		15,1		15,9		17,1		15,9
Min. $\delta^{18}\text{O}_p$		11,8		14,1		15,8		13,1
Mid-range		13,5		15,0		16,5		14,5
$\Delta\delta^{18}\text{O}_p$		3,3		1,8		1,3		2,8

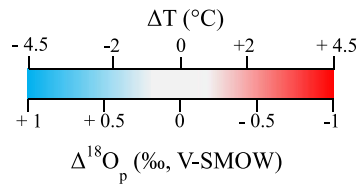
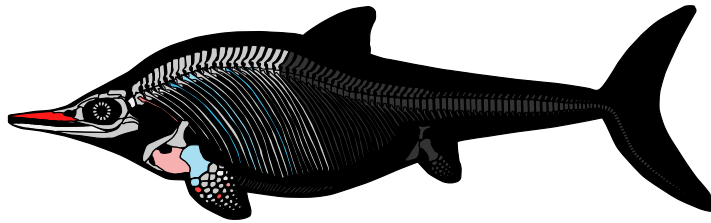
Kelhauia sp. (PMO 222.667)



Colymbosaurus svalbardensis (PMO 222.663)



Palvennia hoybergeti (PMO 222.669)



Cryptoclididae (PMO 212.662)

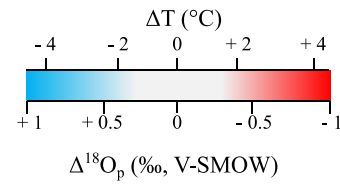
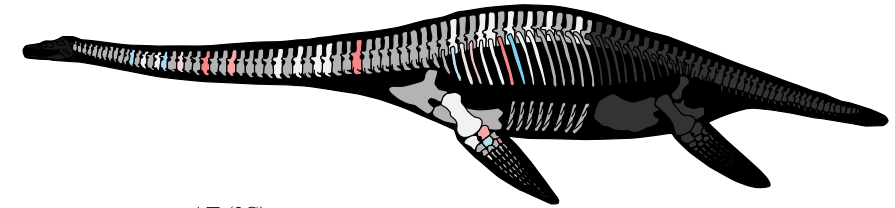


Figure 90 : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}O_p$ des spécimens d'Ichthyosauria et de Plesiosauria du Membre Slottsmøya du Volgien (Svalbard, Norvège).

La normalité et l'homoscédasticité (l'uniformité de l'erreur associée à la variance pour chacune des valeurs) des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ n'ont pu être vérifiées. Le test non-paramétrique de Mann–Whitney–Wilcoxon a donc été utilisé pour comparer les valeurs médianes entre deux séries d'observation correspondant chacune à une région squelettique. Les tests statistiques ont été réalisés à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2017) avec un seuil de significativité fixé à $p\text{-value} < 0,05$. Pour les Ichthyosauria, l'Elasmosauridae de Saint-Rémy du Val et le spécimen PMO 212.662 de Cryptoclididae, aucune différence significative n'a été observée entre les différentes régions squelettiques lorsque le test statistique a pu être appliqué ($n \geq 5$; **Figure 91**). En revanche, des différences significatives de $\delta^{18}\text{O}_p$ entre les régions squelettiques sont observées chez le spécimen PMO 222.663 de *Colymbosaurus svalbardensis* (**Figure 91**). On distingue clairement grâce à la cartographie isotopique (**Figure 91**) et aux boîtes à moustaches (**Figure 91**) que les éléments squelettiques de la partie antérieure du squelette (région dorsale, côtes, membres antérieures gauche et droit) ont des valeurs plus élevées que les éléments squelettiques de la partie postérieure (membres postérieurs gauche et droit et vertèbres caudales).

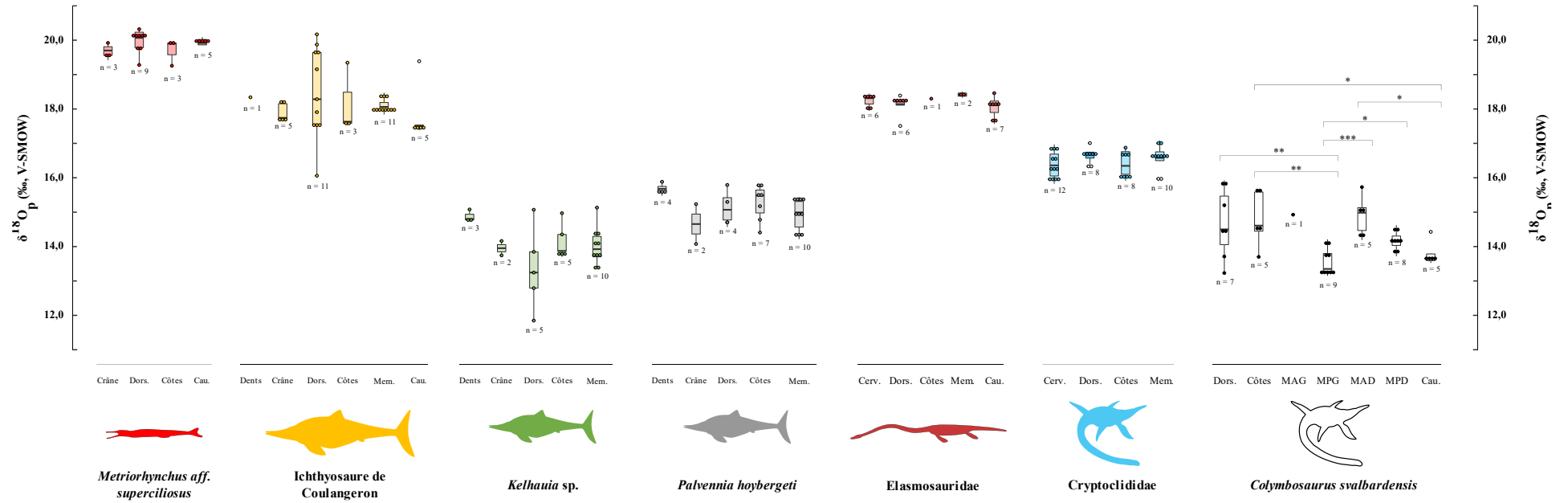


Figure 91 : Boîtes à moustaches illustrant les valeurs de $\delta^{18}O_p$ mesurées par région squelettique selon les différents reptiles marins du Mésozoïque étudiés. Les astérisques indiquent la significativité des différences observées entre deux séries d'observation : * pour p -value < 0,05, ** pour p -value < 0,01, *** pour p -value < 0,001. Les valeurs aberrantes (outliers) sont représentées par les cercles blancs. **Abbréviations :** Dors. = région dorsale, Mem. = membres, MAG = membre antérieur gauche, MPG = membre postérieur gauche, MAD = membre antérieur droit, MPD = membre postérieur droit et Cau. = région caudale.

6.5 Préservation du signal isotopique biologique

6.5.1 Etat de préservation des spécimens sub-complets et minéralogie des éléments squelettiques

L'état de préservation d'un organisme fossile dépend de plusieurs paramètres tels que le temps entre la mort de l'organisme et son enfouissement, l'hydrodynamisme de l'environnement de dépôt, les conditions physico-chimiques d'enfouissement, etc. Ainsi, l'état de préservation de chaque spécimen fossile est différent. Les reptiles marins du Mésozoïque étudiés dans le cadre de ce travail de thèse, ne dérogent pas à la règle et possèdent un état de préservation variable selon le gisement fossilifère. Il a également été observé des différences de préservation entre les différents éléments squelettiques appartenant à un même spécimen (voir la **section 6.1**).

L'Ichthyosaure de Coulangeron, par exemple, apparaît légèrement déformé et marqué de nombreuses fractures secondairement remplies de calcite (Mazin et Pavy, 1995). Les restes squelettiques du *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* des falaises des Vaches Noires semblent quant à eux avoir été peu affectés par la compaction sauf au niveau du crâne qui présente quelques fissures avec des recristallisations en surface (Le Mort *et al.*, 2022).

Les Ichthyosauria et les Plesiosauria du Membre Slottsmøya sont quant à eux en partie érodés, probablement par l'action des particules et sédiments en suspension transportés par les courants de fond (Martill, 1985 ; Reisdorf *et al.*, 2012), et présentent des recristallisations de calcite et de barite dans les pores des éléments squelettiques (Kihle *et al.*, 2012). Les restes squelettiques sont également pour la plupart très fracturés (**Figures 92 & 93**), en partie à cause des failles présentes au sein du gisement mais également à cause de la gélivation (= processus périglaciaires de dégradation liés aux cycles de gel-dégel de l'eau contenue dans les sols ou les roches).

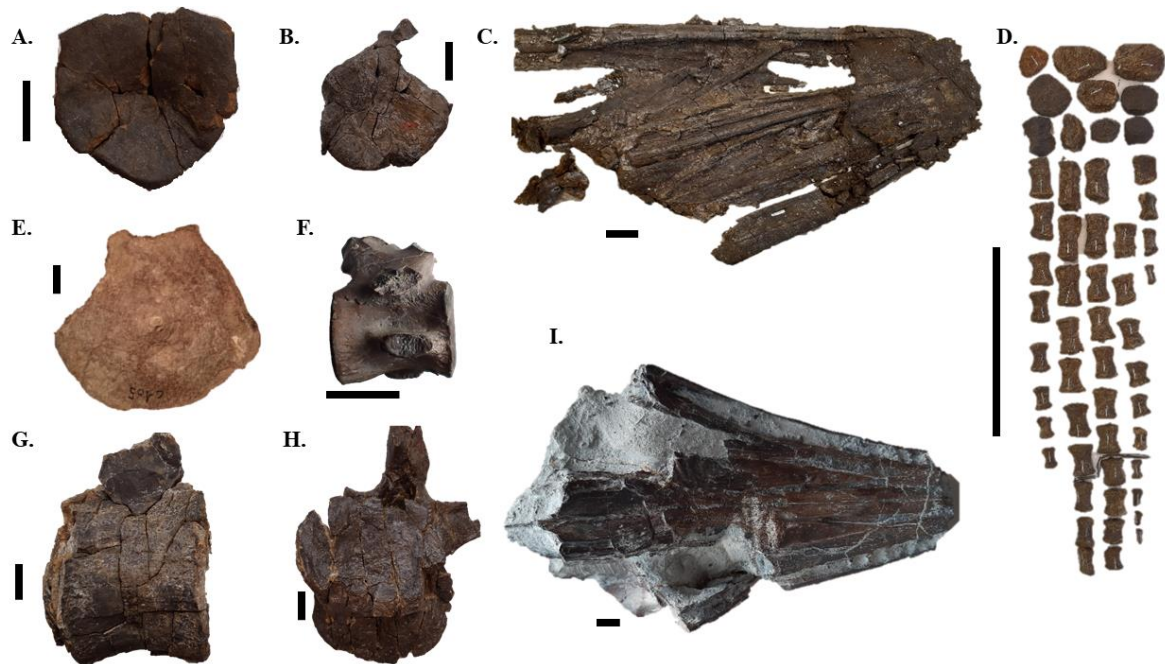


Figure 92 : Photographies de quelques éléments squelettiques échantillonnés et de leur état de préservation. **A.** Échantillon K18, vertèbre présacrée du spécimen PMO 222.667 *Kelhauia* sp. en vue antérieure ; **B.** Échantillon PH16, atlas-axis du spécimen PMO 222.669 *Palvennia hoybergeti* en vue antérieure ; **C.** Échantillons PH14 & PH15, crâne du spécimen PMO 222.669 *Palvennia hoybergeti* ; **D.** Échantillons G1 à G8, membre postérieur droit du spécimen PMO 222.663 *Colymbosaurus svalbardensis*, en vue ventrale ; **E.** Échantillon ICK15, vertèbre caudale de l'Ichthyosaure de Coulangeron en vue antérieure ; **F.** Échantillons M18 & M19, vertèbre cervicale du spécimen MPV 2010.3.610 de *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* en vue latérale droite ; **G.** Échantillon SS4, vertèbre dorsale du spécimen PMO 212.662 de Cryptoclididae en vue latérale ; **H.** Échantillon G20, vertèbre dorsale du spécimen PMO 222.663 de *Colymbosaurus svalbardensis* en vue antérieure ; **I.** Échantillon M1, crâne du spécimen MPV 2010.3.610 de *Metriorhynchus* aff. *superciliosus*, en vue ventrale. Barre d'échelle = 2 cm sauf pour D où la barre d'échelle = 30 cm.

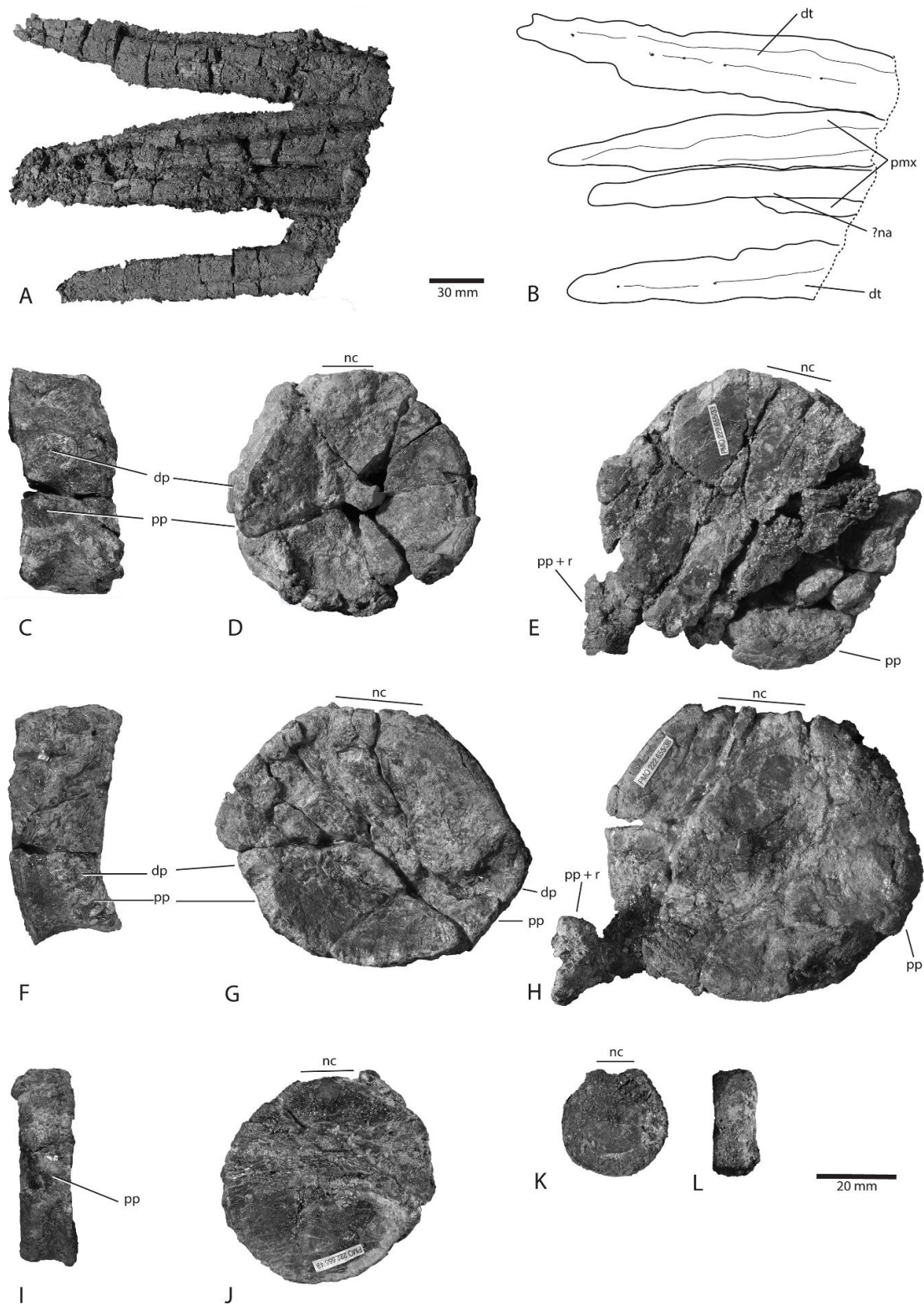


Figure 93 : Planche photographique du rostre (dentaires + prémaxillaires) et des vertèbres dorsales et caudales du spécimen de *Kelhauia nui* (PMO 222.655). **A et B :** dentaires en vue latérale et prémaxillaire en vue ventrale. Vertèbre dorsale antérieure en vue latéral gauche (**C**) et postérieure (**D**) ; vertèbre sacrée ? en vue antérieure (**E**) ; vertèbre dorsale postérieure en vue latérale droite (**F**) et antérieure (**G**) ; vertèbre caudale antérieure en vue antérieure (**H**) ; vertèbre caudale en vue latérale et antérieure ? (**J**) ; vertèbre caudale distale en vue antérieure ou postérieure (**K**) et latérale (**L**). Abréviations : dp = diapophyses, dt = dentaire, na = nasal, nc = canal neural, pmx = prémaxillaire, pp = parapophyses, r = côte. Planche photographique extraite de Delsett *et al.* (2017).

Sur le terrain, le spécimen de *Kelhauia nui* (PMO 222.655) était traversé par trois fractures (Delsett *et al.*, 2017). Ses éléments squelettiques sont particulièrement fracturés et ont un aspect sableux (Figure 93). Cet état d'altération pourrait en particulier expliquer pourquoi si peu de cristaux de phosphate d'argent ont été récupérés en fin de chimie lors de la préparation des échantillons. Les rendements de chimie plus faibles pourraient indiquer que les teneurs en phosphate soient plus faibles pour ce spécimen, probablement à cause des phénomènes de dissolution lors de la fossilisation.

Trente poudres d'os ont été analysés par spectroscopie Raman et comparés à des restes squelettiques et dentaires de vertébrés actuels afin de caractériser les éventuels effets de l'altération chimique au cours de la fossilisation (Thomas *et al.*, 2007, 2011 ; Halcrow *et al.*, 2014). Selon les travaux de Thomas *et al.* (2007, 2011), les échantillons altérés par les processus diagénétiques ont des largeurs de pics (FWHM pour *Full Width at Half Maximum height*) de ν_1 - PO_4^{3-} à mi-hauteur inférieures à 9 cm^{-1} et des positions de bande de ν_1 - PO_4^{3-} supérieures à $964,7 \text{ cm}^{-1}$. Les résultats sont présentés dans le **Tableau 8**. Parmi les échantillons analysés, seuls quelques éléments présentent des paramètres qui pourraient laisser penser qu'ils sont diagénétisés. Il s'agit des échantillons provenant du spécimen PMO 222.655 de *Kelhauia nui* pour lequel très peu de phosphates d'argent ont été récupérés à la suite du protocole d'extraction des phosphates et de l'échantillon PH15 qui comme le montre la photo du crâne du spécimen PMO 222.669 (Figure 92) semble très altéré.

De plus, il est possible grâce à la spectroscopie Raman d'identifier les éventuelles substitutions (CO_3^{2-} , Sr^{2+} , F^-) qui ont eu lieu au sein de la bioapatite (Figure 94 ; Thomas *et al.*, 2007, 2011). Il semblerait que la majorité des substitutions ioniques des échantillons soit des substitutions des groupements phosphates par des groupements carbonates.

Tableau 8 : Synthèse des données de spectroscopie Raman.

Spécimen	Echantillon	Type de tissu	Position	
			$\nu_1\text{-PO}_4^{3-}$ (cm ⁻¹)	$\nu_1\text{-PO}_4^{3-}$ FWHM (cm ⁻¹)
<i>Delphinus delphis delphis</i> (M.1162)	DD7	Vert. Thoracique	961,4	15,0
	DD32	Côte	961,4	19,8
	DD35	Côte	959,7	18,2
	DD46	Dent	959,7	18,2
		Moyenne	960,6	17,8
	SEM	1,0	2,0	
<i>Phoca vitulina vitulina</i> (MNHN-ZMAC-1894-524)	PV6	Vert. Caudale	959,7	18,2
	PV40	Phalange	959,7	18,2
	PV41	Mandibule	959,7	16,5
	PV42	Dent	964,7	14,9
		Moyenne	961,0	16,9
	SEM	2,5	1,6	
Elasmosauridae (EMV2005.16.1)	EL4	Vert. Cervicale	959,7	18,2
	EL22	Vert. Caudale	961,4	14,9
		Moyenne	960,6	16,5
	SEM	1,2	2,3	
Ichthyosaure de Coulangeron	ICK11		949,5	21,6
<i>Kelhaulia nui</i> (PMO 222.655)	Mi2	Vert. Dorsale	997,6	26,3
	Mi23	Côte	1004,2	11,5
		Moyenne	1000,9	18,9
	SEM	4,6	10,5	
<i>Palvennia hoybergeti</i> (PMO 222.669)	PH15	Prémaxillaire	972,8	26,5
<i>Kelhaulia</i> sp. (PMO 222.667)	K3	Dent	961,4	18,2
	K24	Côte	954,8	19,8
	K25	Coracoïde	951,47	28,2
		Moyenne	955,6	22,1
		SEM	4,7	5,4
<i>Colymbosaurus svalbardensis</i> (PMO 222.663)	G1	Fibula droit	961,4	14,8
	G22	Humérus gauche	949	11,5
	G23	Humérus droit	959,7	9,9
	G38	Vert. Caudale	959,7	11,6
	G41	Côte	949,8	26,5
		Moyenne	955,9	14,9
	SEM	6,0	6,7	
Cryptoclididae (PMO 212.662)	SS9	Propode	951,5	24,8
	SS11	Côte	959,7	16,5
	SS23	Vert. Cervicale	958,1	23,2
	SS23	Vert. Cervicale	961,4	18,2
	SS24	Côte	958,1	18,2
	SS26	Vert. Dorsale	958,1	13,2
	SS28	Côte	961,4	14,9
	SS31	Radius	951,4	26,5
		Moyenne	957,5	19,4
	SEM	4,0	4,8	

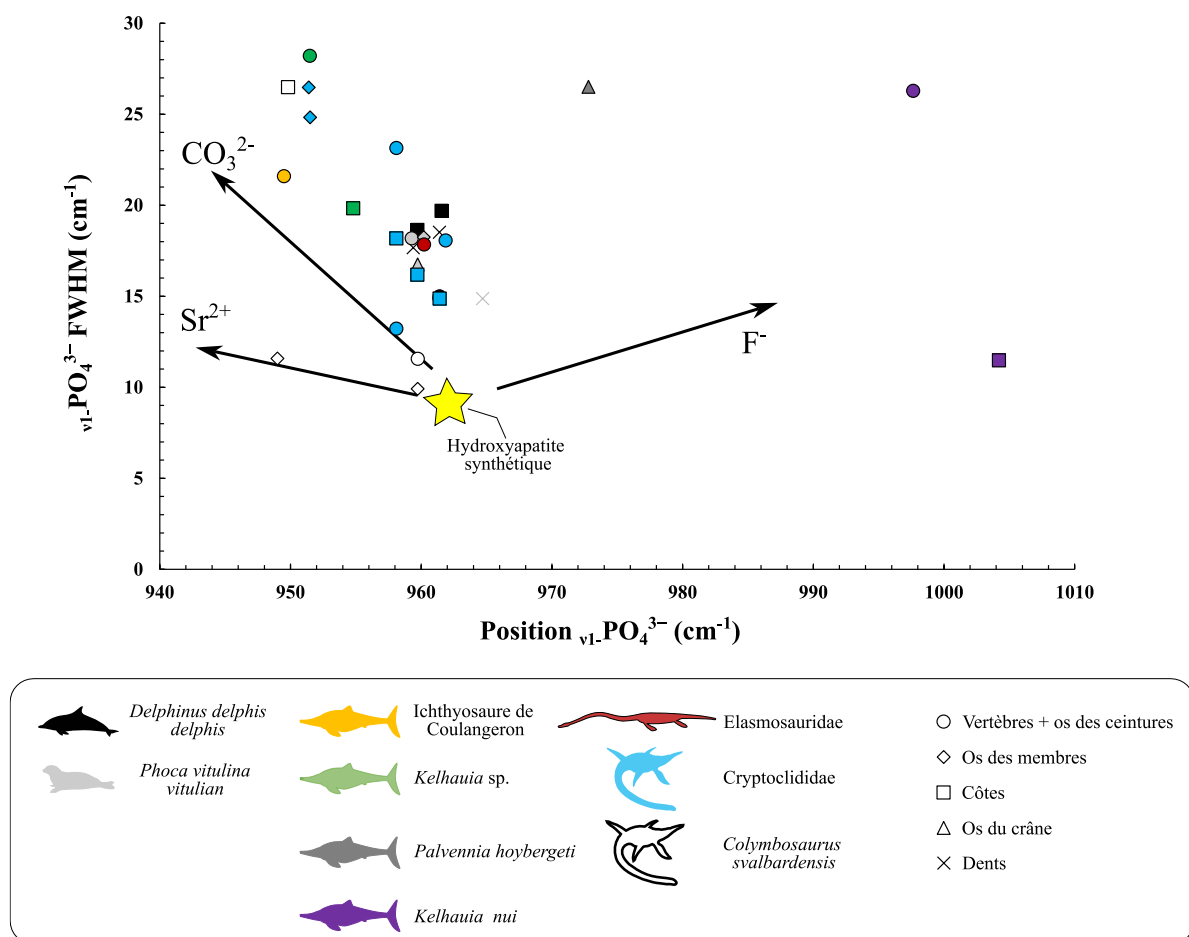


Figure 94 : Illustration des paramètres spectraux Raman des échantillons de vertébrés actuels et fossiles analysés

Enfin, un échantillon prélevé au sein des recristallisations observées dans les pores des restes squelettique de l'Ichthyosaure de Coulangeron lors des prélèvements d'os indique qu'il s'agit de recristallisations de calcite. A noter également que les sédiments de chaque gisement ont été soumis au protocole d'extraction des ions phosphates et qu'aucun d'entre eux n'a donné de phosphates d'argent. Ceci montre que les sédiments ne contenaient pas de phosphates qui auraient pu contaminer les données issues des os des reptiles marins du Mésozoïque étudiés.

6.5.2 Teneurs en carbonate de la bioapatite et indices isotopiques

Les teneurs en carbonate estimées pour l'ensemble des échantillons des spécimens sub-complets sont comprises entre 3 % et 40 % et sont variables selon les spécimens et les éléments squelettiques (n = 58 ; **Tableaux A5 et A13 des Annexes**). Les teneurs en carbonate minimales, maximales et moyennes de chaque spécimen sub-complet sont reportées dans le **Tableau 9**.

Tableau 9 : Teneurs en carbonate (% wt CO₃) des spécimens étudiés.

Spécimen	N	%wt CO ₃		
		Min.	Moy. ± SEM	Max.
Ichthyosaure de Coulangeron	21	3	14 ± 10	40
<i>Kelhauia</i> sp. (PMO 222.667)	3	3	5 ± 2	8
<i>Palvennia hoybergeti</i> (PMO 222.669)	5	4	6 ± 2	8
Cryptoclididae (PMO 212.662)	20	4	9 ± 3	15
<i>Colymbosaurus svalbardensis</i> (PMO 222.663)	9	4	5 ± 1	6

Pour évaluer l'intensité des processus diagenétiques à partir des compositions isotopiques de l'oxygène des groupements phosphates ($\delta^{18}\text{O}_p$) et carbonates ($\delta^{18}\text{O}_c$), il est usuel de représenter la différence entre le $\delta^{18}\text{O}_c$ (V-SMOW) et le $\delta^{18}\text{O}_p$ en fonction de la teneur en carbonates (% wt CO₃). En effet, on considère généralement que :

- si la teneur en carbonates est supérieure à 13,4 % (Brudevold et Soremark, 1967 ; Vennemann *et al.*, 2001 ; McElderry *et al.*, 2013 ; Wingender *et al.*, 2021), alors, il est probable que l'élément squelettique dispose de minéraux carbonatés secondaires (**Figure 95**).
- la différence entre le $\delta^{18}\text{O}_c$ et le $\delta^{18}\text{O}_p$ doit être inférieure à 10,6 ‰ (Iacumin *et al.*, 1996 ; Pellegrini *et al.*, 2011) dans le cas d'une bioapatite non altérée (**Figure 95**). En effet, il a été démontré de façon empirique que l'altération microbienne sur le groupement phosphate de la bioapatite entraîne une augmentation de la différence entre le $\delta^{18}\text{O}_c$ et le $\delta^{18}\text{O}_p$ (Zazzo *et al.*, 2004a, 2004b).

La teneur moyenne en carbonate des éléments squelettiques des Ichthyosauria et des Plesiosauria du Membre Slotsmøya sont dans la gamme de valeurs attendues pour des éléments squelettique non-altérés, hormis deux vertèbres appartenant au spécimen de Cryptoclididae (SS12 et SS13 ; **Figure 95B**). Les éléments squelettiques de l'Ichthyosaure de Coulangeron semblent en revanche avoir une teneur moyenne en carbonate plus élevée (**Tableau 9** ; **Figure 95C** ; **Tableau 5 des Annexes**). Ceci rejoint les observations effectuées lors des prélèvements durant lesquelles des recristallisations de calcite avaient été observées (**Figure 95C**). Le $\delta^{18}\text{O}_c$ des recristallisations de calcite est égal à $24,2 \pm 0,1$ ‰, V-SMOW. En estimant

que la dent, dont l'émail est plus robuste face aux processus diagenétiques (Kohn *et al.*, 1999 ; Lee-Thorp et Sponheimer, 2003), ait préservée sa signature isotopique originelle, il est possible de tracer une droite de mélange entre la valeur de la dent et celle de la recristallisation de calcite, qui formerait le pôle diagenétique (Figure 95C). Une relation est observée entre les teneurs en carbonate et les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_c$ et témoigne de l'impact des processus diagenétiques sur les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_c$ des éléments squelettiques appartenant à l'Ichthyosaure de Coulangeron.

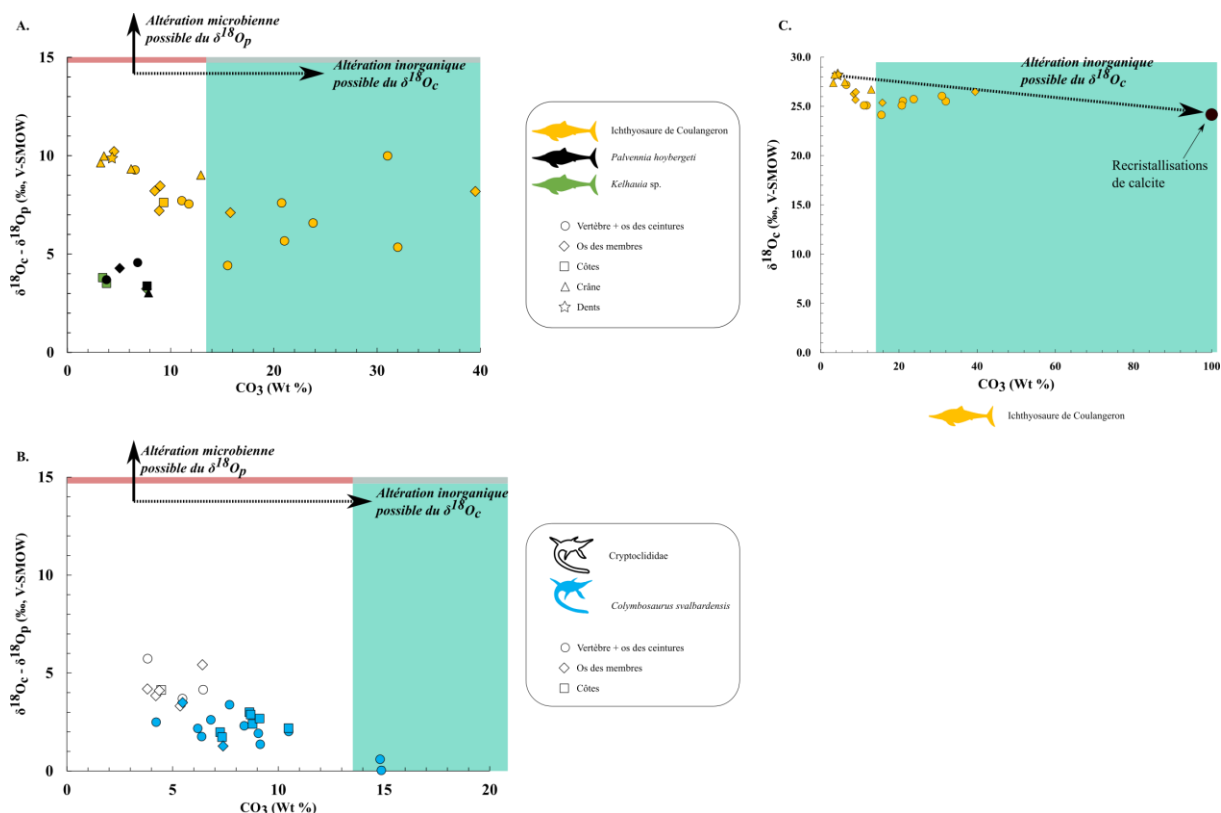


Figure 95 : Evaluation de la préservation de la composition isotopique de l'oxygène des éléments squelettiques et des dents des reptiles marins du Mésozoïque étudiés en fonction de sa nature pour les Ichthyosauria (A.) et les Plesiosauria (B.). C. Composition isotopique de l'oxygène du groupement carbonate de la bioapatite des éléments squelettiques et des dents de l'Ichthyosaure de Coulangeron comparée à celle des recristallisations de calcite présente dans les fractures. Les aires de couleurs indiquent les valeurs pour lesquelles il est suggéré que la composition isotopique originelle de l'oxygène n'est pas préservée, soit par altération microbienne (rouge), soit par altération inorganique (bleue turquoise).

Parmi l'ensemble des éléments squelettiques analysés, dix (n = 10) éléments squelettiques possèdent des teneurs élevées en carbonate, huit (n = 8) d'entre eux sont des vertèbres et les deux (n = 2) autres sont des os des membres (Figure 95). Ces éléments squelettiques sont parmi les os qui ont les porosités les plus élevées au sein des Ichthyosauria et des Plesiosauria (Tableau 5 et Figure 95). La nature de l'élément squelettique est donc un

paramètre important à considérer concernant la préservation de la composition isotopique originelle de l'oxygène face aux processus diagenétiques.

Les teneurs en carbonate estimées pour l'ensemble des échantillons des restes squelettiques et dentaires isolés de reptiles marins du Mésozoïque sont comprises entre 3 % et 79 % et sont variables selon les spécimens et les éléments squelettiques (n = 44 ; **Figure 93 et Tableau A12 des Annexes**). Les éléments squelettiques ayant des teneurs en carbonate élevées sont de différentes natures (vertèbres, côtes, membres ; **Figure 96 et Tableau A12 des Annexes**).

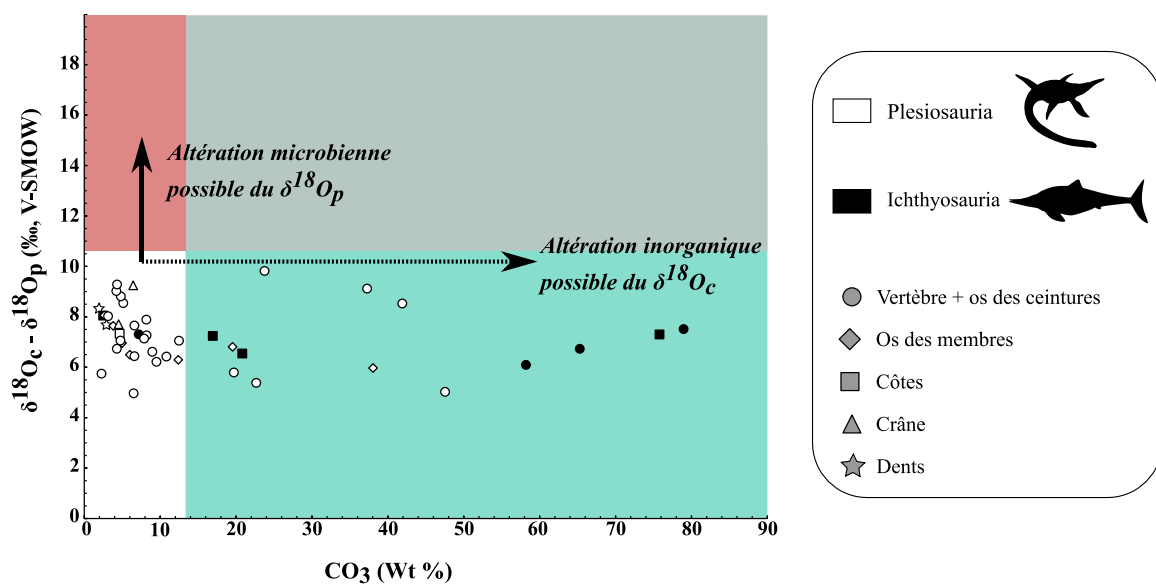


Figure 96 : Evaluation de la préservation de la composition isotopique de l'oxygène des éléments squelettiques isolés des reptiles marins du Mésozoïque étudiés. Les aires de couleurs indiquent les valeurs pour lesquelles il est suggéré que la composition isotopique originelle de l'oxygène n'est pas préservée, soit par altération microbienne (rouge), soit par altération inorganique (bleue turquoise).

6.5.3 $\delta^{18}O_p$ vs porosité

La précipitation de cristaux secondaires carbonatés semble en partie être liée à la porosité de l'os puisque les éléments squelettiques les plus poreux sont plus susceptibles d'afficher des teneurs en carbonate élevée. Toutefois, cela ne signifie pas nécessairement que le groupement phosphate de la bioapatite ait lui aussi été affecté par ces processus diagenétiques. Afin d'évaluer la présence ou non de processus diagenétiques sur les groupements phosphates, le $\delta^{18}O_p$ en fonction de la porosité de l'os a été représenté en **Figure 97**.

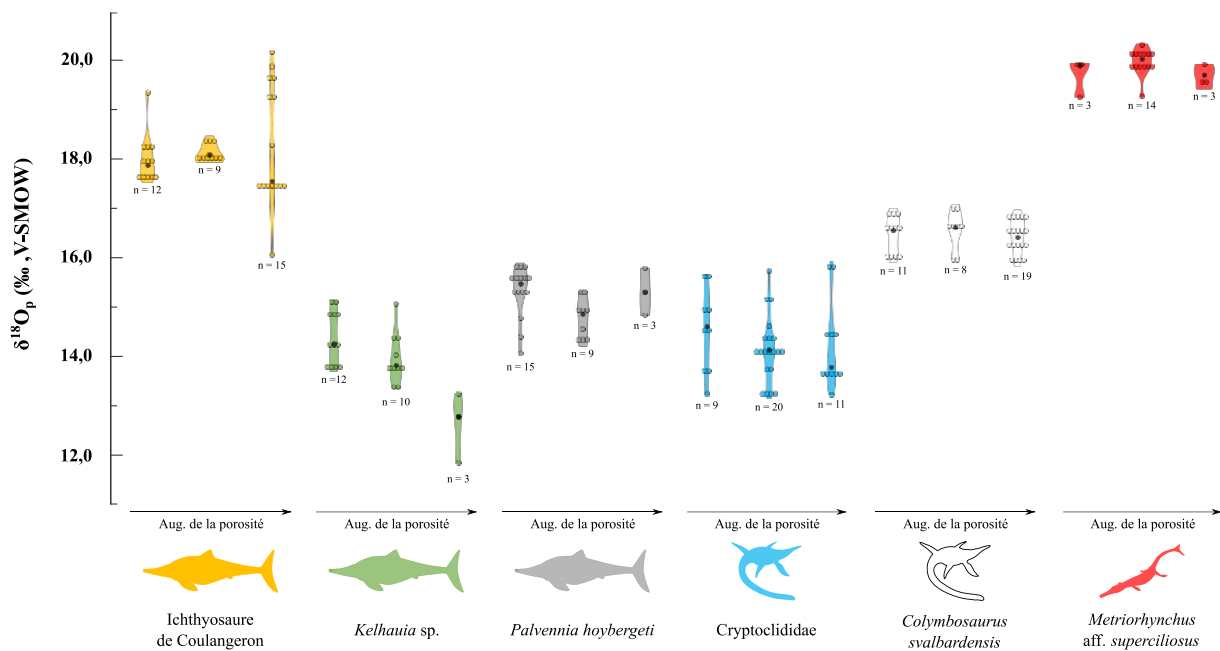


Figure 97 : Composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate de la bioapatite ($\delta^{18}\text{O}_p$) en fonction de la porosité des éléments squelettiques. Le gradient de porosité correspond au gradient de porosité arbitraire du **Tableau 5**. Les cercles noirs correspondent à la médiane de chaque groupe de valeurs.

Il semblerait qu'au premier ordre, aucune relation entre la porosité et la composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate n'existe (**Figure 97**). Cependant, la gamme de valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des éléments squelettiques les plus poreux chez l'Ichthyosaure de Coulangeron, allant de 16,1 ‰ à 20,2 ‰ V-SMOW ($\Delta\delta^{18}\text{O}_p = 4,2$ ‰, $n = 15$), est plus large que celle des éléments faiblement poreux (de 17,6 ‰ à 19,3 ‰ V-SMOW ; $\Delta\delta^{18}\text{O}_p = 1,7$ ‰, $n = 12$) et moyennement poreux (de 17,9 ‰ à 18,5 ‰ V-SMOW ; $\Delta\delta^{18}\text{O}_p = 0,6$ ‰, $n = 9$). Pour les autres reptiles marins, il est difficile de raisonner de la même façon puisque le nombre de mesures pour chaque groupe est plus variable et quelques fois très petit ($n < 5$) mais, il semblerait qu'il n'y ait pas de relation observable entre la gamme de valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ et la porosité.

La préservation globale, les teneurs en carbonate et les indices isotopiques indiquent que les reptiles marins du Mésozoïque sub-complets étudiés possèdent une préservation de la composition isotopique de l'oxygène du phosphate de la bioapatite différente selon leur provenance et la porosité des éléments squelettiques. Pour l'ensemble des organismes, hormis l'Ichthyosaure de Coulangeron et quelques éléments isolés dont la teneur en carbonate est

élevée (> 13,4 %), la composition isotopique originelle de l'oxygène du phosphate de la bioapatite semble être en partie conservée. Ainsi, la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ peut être utilisée pour aborder la thermophysologie des reptiles marins du Mésozoïque et ainsi déterminer la présence éventuelle d'hétérothermies régionales.

6.6 Caractérisation des hétérothermies régionales chez les reptiles marins du Mésozoïque

6.6.1 Temps d'incorporation de l'oxygène dans la bioapatite et variations du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ au cours du temps

La variabilité intra-squelettique des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ chez les reptiles marins du Mésozoïque peut résulter de deux facteurs, (1) de différences de température de minéralisation des os à travers le squelette ; et (2) de variations du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ de l'animal au cours du temps.

Pour comparer les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des éléments squelettiques, et ainsi localiser les éventuelles hétérothermies régionales associées, il est nécessaire de définir la période de temps d'incorporation de l'oxygène dans la bioapatite des différents éléments squelettiques. Effectivement, pour être comparés, les éléments squelettiques et les dents doivent avoir minéralisé à partir de la même eau corporelle puisque le $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ peut varier au cours du temps, ce qui peut avoir des conséquences non-négligeables sur la variabilité intra-squelettique des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ (Séon *et al.*, soumis ; voir **la section 5.1**).

Les reptiles marins du Mésozoïque comme la majorité des reptiles étaient polyphyodontes et possédaient donc un remplacement continu de leur dentition. À partir du comptage des lignes de croissance journalières de Von Ebner présentes dans la dentine, il a été estimé que le temps de minéralisation de la dent et donc la période de temps enregistrée était au maximum de 2 à 3 ans pour les Plesiosauria (Kear *et al.*, 2017), et de l'ordre de l'année pour les Ichthyosauria (Maxwell *et al.* 2011a, 2011b, 2012). Aucune information n'est, à ce jour, connue concernant les Metriorhynchidae mais il paraît raisonnable d'estimer que le temps de renouvellement des dents soit plus ou moins similaire à celui des crocodylomorphes actuels et donc de l'ordre de l'année. Chez les Ichthyosauria et les Plesiosauria, les os sont régulièrement remodelés au cours de la vie de l'organisme (Kolb *et al.*, 2011 ; Delsett et Hurum, 2012 ;

Houssaye *et al.*, 2014 ; O’Keefe *et al.*, 2019). Ainsi, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des dents et des os des Ichthyosauria, des Plesiosauria et des Metriorhynchidae peuvent être comparées entre elles puisque ces deux tissus enregistrent une période de temps de l’ordre de l’année.

Chez les vertébrés, la variation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ est causée par la variation du $\delta^{18}\text{O}$ de l’eau préformée (eau de l’environnement et eau des proies) consommée et du rapport eau métabolique / eau préformée. L’équilibre hydrique chez les reptiles marins du Mésozoïque reposait vraisemblablement sur la consommation d’eau préformée et dans une moindre mesure sur l’eau produite par le métabolisme. Bernard (2010) et Wierzbowski *et al.* (2019) ont respectivement mesuré la variabilité des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ le long de l’axe de croissance de dents de Plesiosauria et d’Ichthyosauria, dont la croissance est incrémentale (Kear *et al.*, 2017), pour estimer son homogénéité au cours du temps pour un même tissu minéralisé (Figure 98).

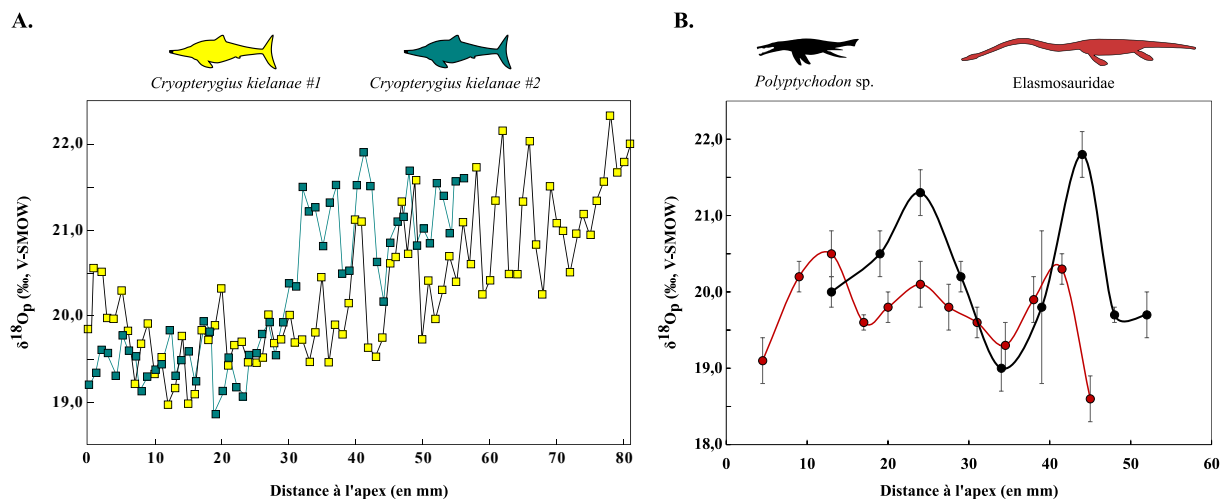


Figure 98 : Variabilité du $\delta^{18}\text{O}_p$ le long de l’axe de croissance de dents d’Ichthyosauria (A.) et de Plesiosauria (B.). Données extraites de Bernard (2010) et de Wierzbowski *et al.* (2019).

Dans les deux cas présentés dans la Figure 98 et si nous faisons l’hypothèse que la dent minéralise à température constante, la variabilité de $\delta^{18}\text{O}_p$ à l’échelle de la dent, de l’ordre de 2 à 3 ‰, pourrait être liée :

- soit à des changements saisonniers locaux du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$, et donc du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$, de l’ordre de 1 à 2 ‰ (+ 1 ‰ dû à la production d’eau métabolique), en considérant que les taxons étudiés étaient également des organismes sédentaires.
- soit à la migration entre deux régions dont l’écart de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ est de l’ordre de 1 à 2 ‰ (migrations latitudinales saisonnières ? Migrations entre des environnements pélagiques et néritiques ?). Le comportement migratoire des Ichthyosauria et des

Plesiosauria est un sujet assez peu développé dans la littérature, néanmoins, cette hypothèse apparaît tout à fait plausible puisque certains de ces organismes étaient vraisemblablement capables de nager sur de longues distances (de Buffrénil et Mazin, 1990 ; Angst et Bardet, 2016 ; Allemand *et al.*, 2017 ; Vincent *et al.*, 2017 ; Gutarra *et al.*, 2019). Notons néanmoins que l'écologie des taxons utilisés dans la **Figure 98** est à l'heure actuelle encore assez peu connue. Il est donc difficile d'admettre que ces taxons étaient capables ou non d'effectuer des migrations sur de longues distances.

Les deux hypothèses formulées ci-dessus reposent sur le fait que les dents d'Ichthyosauria et de Plesiosauria minéralisent à température constante. Dans le cas d'un maintien de la température corporelle imparfait, les variations de température de minéralisation joueraient également un rôle non négligeable dans cette variabilité de 2 à 3 ‰.

En résumé, il est possible de comparer la composition isotopique de l'oxygène de la bioapatite des os et des dents puisque ces deux structures minéralisées enregistrent une période de temps de l'ordre de l'année. Pour ce qui est de la variation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ au cours du temps, il semble raisonnable d'estimer que sur une période d'environ un an, la valeur du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ des Ichthyosauria et des Plesiosauria variait de l'ordre de 2 à 3 ‰.

6.6.2 Tentative d'interprétation de la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ d'un point de vue thermophysologique

Dans cette section, seules les données issues des cartographies du spécimen EMV2005.16.1 d'Elasmosauridae de Saint-Rémy du Val, du spécimen MPV 2010.3.610 *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* et des reptiles marins du Membre Slottsmøya sont traitées. Les valeurs issues de l'Ichthyosaure de Coulangeron, étant très probablement en partie altérées par les processus diagenétiques, ne sont pas traitées d'un point de vue thermophysologique. Pour l'ensemble des spécimens, les données issues des cartographies et la comparaison entre les différentes régions squelettiques ne permettent pas, au premier ordre, de caractériser la présence d'hétérothermies chez les reptiles marins du Mésozoïque.

Pour le spécimen MPV 2010.3.610 de *Metriorhynchus* aff. *superciliosus*, la gamme de valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ est restreinte (de 19,3 à 20,3 ‰, V-SMOW ; $\Delta^{18}\text{O}_p = 1,0$ ‰, V-SMOW) et aucune tendance ne semble se dégager en termes de différences de $\delta^{18}\text{O}_p$ entre le crâne, la région cervico-dorsale, les côtes et la région caudale (**Figures 88 & 91**). D'un point de vue thermophysologique, cette gamme restreinte de valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ souligne un maintien de la

température corporelle dans une gamme de l'ordre de 4 à 5 °C en considérant que la composition isotopique de l'eau corporelle est constante.

Pour les spécimens d'Ichthyosauria exploitables (PMO 222.667 & PMO 222.669), bien qu'il n'y ait aucune différence significative entre les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ entre les différentes régions squelettiques, une tendance semble se dégager chez le spécimen PMO 222.667 de *Kelhauia* sp. et le spécimen PMO 222.669 de *Palvennia hoybergeti* chez qui les dents ont des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ globalement plus élevées que celles des os composant le squelette et en particulier ceux du crâne, la région squelettique la plus proche d'un point de vue anatomique (**Figure 91**). Cette observation pourrait s'expliquer par une différence de température de minéralisation au niveau du rostre, mais le nombre réduit de valeurs disponibles pour chacune de ces séries d'observation nous oblige à être prudents quant à ces considérations.

Pour les spécimens de Plesiosauria étudiés, les différences de valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ entre les régions squelettiques ne semblent pas mettre en lumière la présence d'hétérothermies régionales que ce soit au niveau des membres, de la queue ou bien de la région cervicale (**Figures 87, 90 & 91**). En effet, il n'existe aucune différence significative des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ entre les différentes régions squelettiques des organismes étudiés hormis chez le spécimen de *Colymbosaurus svalbardensis* (**Figure 91**). Sur ce dernier spécimen, les éléments squelettiques de la partie antérieure du squelette (région dorsale, côtes, membres antérieures gauche et droit) ont des valeurs significativement plus élevées ($p\text{-value} < 0,05$; test de Mann-Whitney-Wilcoxon) que celles des éléments squelettiques de la partie postérieure (membres postérieurs gauche et droit et vertèbres caudales). Ces différences significatives de $\delta^{18}\text{O}_p$ semblent n'avoir aucune réalité biologique en termes de stratégies thermorégulatrices et pourraient être la résultante d'un différentiel de préservation entre les éléments squelettiques de la partie antérieure et ceux de la partie postérieure du spécimen plus altérés (**Figure 80** ; [Delsett et al., 2016](#)). La gamme de valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ de l'ensemble des éléments squelettique est variable selon les spécimens : 1,0 ‰ pour le spécimen EMV2005.16.1 d'Elasmosauridae de Saint-Rémy du Val, 1,3 ‰ pour le spécimen PMO 212.662 de Cryptoclididae et 2,8 ‰ pour le spécimen PMO 222.663 de *Colymbosaurus svalbardensis* (**Tableaux 6 & 7**).

Certaines régions squelettiques des spécimens de Plesiosauria ont été retrouvés en connexion anatomique ([Vincent et al., 2007](#) ; [Delsett et al., 2016](#)), par conséquent, une cartographie précise des membres et de la région cervicale a pu être réalisée. En admettant que la signature isotopique originelle du $\delta^{18}\text{O}_p$ est préservée, il semblerait qu'il n'y ait aucune relation entre le $\delta^{18}\text{O}_p$ et la position des vertèbres (**Figure 99**).

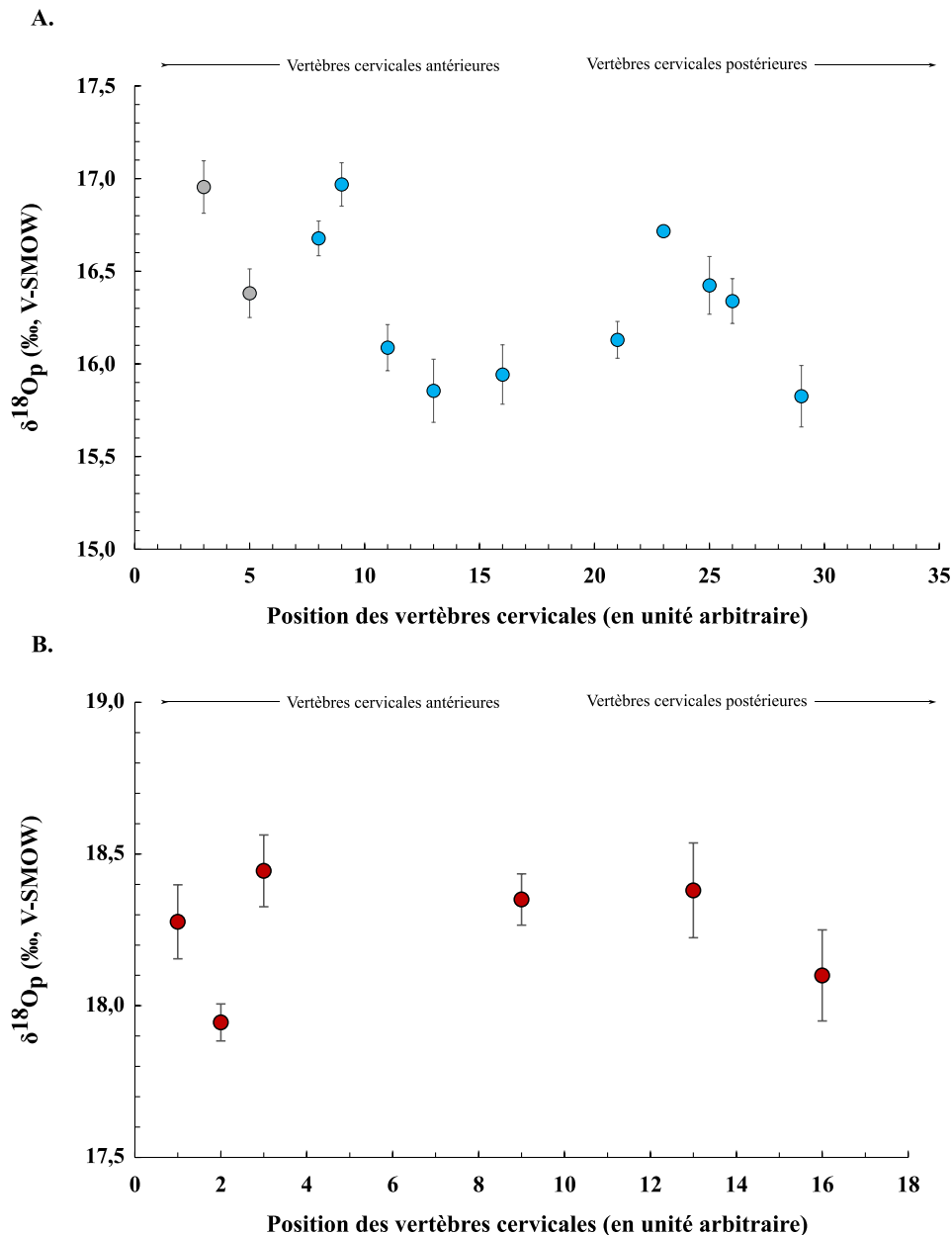


Figure 99 : A. variabilité du $\delta^{18}\text{O}_p$ des vertèbres cervicales du spécimen PMO 212.662 de Cryptoclididae selon la position anatomique au sein de la région cervicale. Les symboles grisés représentent les éléments squelettiques disposant de teneurs en carbonates élevées (% wt $\text{CO}_3 > 13,4\%$). **B.** Variabilité du $\delta^{18}\text{O}_p$ des vertèbres cervicales du spécimen EMV2005.16.1 d'Elasmosauridae de Saint-Rémy du Val selon la position anatomique au sein de la région cervicale.

A propos des membres des Plesiosauria, l'étude ostéo-histologique réalisée par Delsett et Hurum (2012) sur plusieurs éléments osseux des membres de deux spécimens de *Colymbosaurus svalbardensis* indique que les os des membres les plus distaux affichent des stries de croissance résultant peut-être d'une croissance cyclique. Dans cette étude, il ne semble pas qu'il y ait de relation entre les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ et la position de l'élément squelettique au sein du membre (**Figure 100**). L'absence de relation, laisse supposer que les différences de températures de minéralisation étaient probablement minimales entre les éléments squelettiques

proximaux et distaux et que ces stries seraient peut-être dues à la saisonnalité, la migration ou l'ontogénèse.

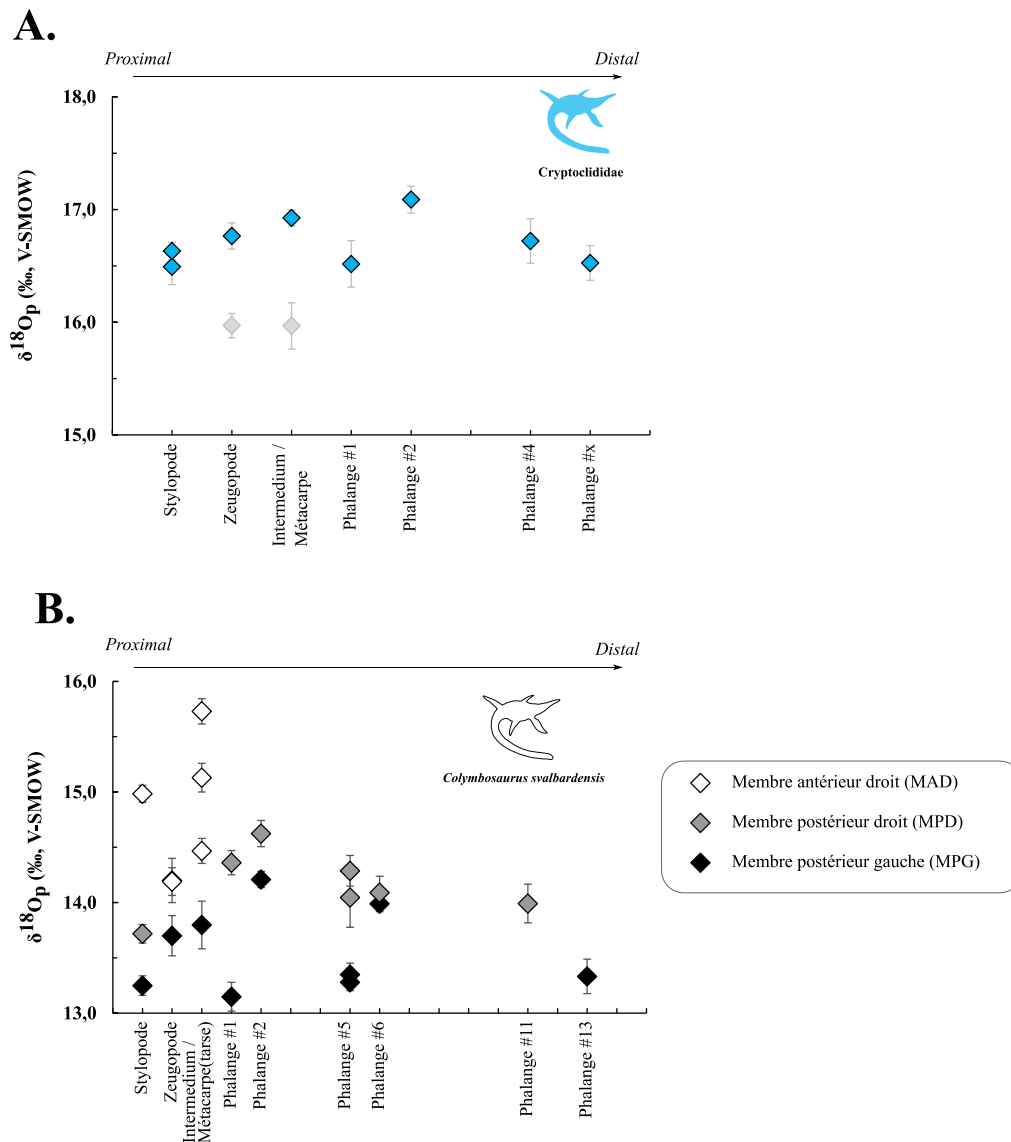


Figure 100 : Variabilité du $\delta^{18}\text{O}_p$ des éléments du membre antérieur gauche du spécimen PMO 212.662 de *Cryptoclididae* (A.) et des membres du spécimen PMO 222.663 *Colymbosaurus svalbardensis* (B.). Les symboles grisés en (A.) représentent les éléments squelettiques disposant de teneurs en carbonates élevées (% wt $\text{CO}_3 > 13,4\%$).

6.6.3 Estimation de la température de minéralisation des dents d'*Ichthyosauria*

L'émail dentaire est considéré comme le tissu minéralisé le plus robuste face aux processus diagenétiques (faible porosité ; *Kohn et al., 1999 ; Lee-Thorp et Sponheimer, 2003*), il est donc possible d'estimer la température de minéralisation et donc la température corporelle de l'organisme dont elle est issue. Le gisement où ont été retrouvés les spécimens de *Kelhauia*

sp. et de *Palvennia hoybergeti* était au Jurassique supérieur à une paléolatititude d'environ 63 - 66 °N (Torsvik *et al.*, 2012). Ce gisement offre le cadre paléoenvironnemental idéal pour caractériser la thermophysologie des Ichthyosauria puisque si ces organismes sont endothermes alors leur température corporelle devrait être nettement plus élevée que celle de leur milieu. Il a été estimé qu'à cette latitude et à cette époque, la température océanique des masses d'eau profondes était comprise entre 10 et 14 °C (Hammer *et al.*, 2011 ; Letulle *et al.*, 2022). La composition isotopique de l'eau de mer a, quant à elle, été estimée entre - 4 et - 2 ‰, V-SMOW, à partir de la mesure conjointe des « *clumped isotopes* » et du $\delta^{18}\text{O}$ de la coquille d'invertébrés du Jurassique (Letulle *et al.*, 2022). En appliquant la relation mathématique qui lie le $\delta^{18}\text{O}_p$ et la température de Lécuyer *et al.* (2013), et en prenant un enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle compris entre 0 et 1,5 ‰ (voir la **section 5.3**), la température corporelle estimée des deux spécimens d'Ichthyosauria du Membre Slottsmøya est systématiquement supérieure à celle du milieu environnant (**Tableau 10**). Cette observation confirme que les Ichthyosauria possédaient une température corporelle élevée et étaient donc capables de produire de la chaleur métabolique : ils étaient donc bel et bien endothermes.

Un cheminement de réflexion identique peut être appliqué pour l'Ichthyosaure de Coulangeron pour lequel une dent d'*Hypsocormus* sp. WAGNER, 1863 (Pachycormidae WOODWARD, 1895, Osteichthyes) retrouvée dans les mêmes couches du gisement (~ 30 °N, Torsvik *et al.*, 2012) a été analysée et permet de faire une estimation de la température océanique de l'époque. La composition isotopique de l'eau de mer à cette latitude au Kimméridgien est estimée à environ -1 ‰, V-SMOW, (Letulle *et al.*, 2022). La température océanique estimée à partir de l'équation de Lécuyer *et al.* (2013) et de la valeur de $\delta^{18}\text{O}_p$ mesurée de la dent d'*Hypsocormus* sp. ($\delta^{18}\text{O}_p = 18,1 \pm 0,2$ ‰, V-SMOW) est égale à 31 °C, tandis que la température corporelle de l'Ichthyosaure estimée à partir d'une de ses dents (n = 1) et avec différents enrichissements aurait été de 31 à 38 °C (**Tableau 10**).

Au regard de ces résultats, il semble tout à fait raisonnable de considérer que les Ichthyosauria étaient des organismes endothermes.

Tableau 10 : Estimation de la température de minéralisation des dents des deux spécimens d'Ichthyosauria du Membre Slottsmøya et de l'Ichthyosaure de Coulangeron à partir du $\delta^{18}\text{O}_p$ des dents.

$\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ (‰, V-SMOW)	- 3 ‰				-1 ‰			
	0	+ 0,5	+ 1	+ 1,5	0	+ 0,5	+ 1	+ 1,5
Enrichissement (en ‰)								
<i>Kelhaia</i> sp. $\delta^{18}\text{O}_p = 14,9 \pm 0,2$ ‰ (1SEM, n = 3)	37	39	41	44				
<i>Palvennia hoybergeti</i> $\delta^{18}\text{O}_p = 15,7 \pm 0,2$ ‰ (1SEM, n = 4)	33	36	38	40				
Ichthyosaure de Coulangeron $\delta^{18}\text{O}_p = 18,7 \pm 0,2$ ‰ (1SD, n = 1)					31	34	36	38

6.6.4 Gamme de température de minéralisation des éléments squelettiques chez les reptiles marins du Mésozoïque

Bien que la caractérisation des hétérothermies régionales soit difficile à réaliser à partir de la variabilité intra-squelettique des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ chez les reptiles marins du Mésozoïque, il est possible de raisonner en termes de gamme de température de minéralisation en faisant l'hypothèse que les variations en termes temporelles de composition isotopique de l'oxygène de l'eau corporelle des reptiles marins est négligeable vis-à-vis du temps de minéralisation de l'élément squelettique. Ainsi, une gamme d'environ 10 °C de température de minéralisation est obtenue pour les Ichthyosauria et les Plesiosauria, et de l'ordre de 4 à 5 °C chez *Metriorhynchus* aff. *superciliosus*. Chez les vertébrés actuels marins endothermes, il a été estimé que la gamme de température de minéralisation des éléments squelettiques est d'environ 8 °C pour les Cetacea, de 10 °C pour le thon rouge de l'Atlantique et de 15 °C pour l'espadon (Séon *et al.*, 2022) alors que chez les ectothermes elle est estimée à ~10 °C pour les crocodiles (Markwick, 1998) et les tortues (Dunham *et al.*, 1989).

En effet, la gamme de température de minéralisation des tissus minéralisés des Ichthyosauria et des Plesiosauria indiquerait un maintien de la température corporelle même s'il est imparfait au dessus de la température environnementale. En revanche, la gamme restreinte de température de minéralisation des os des Metriorhynchidae laisse sous-entendre que le maintien de la température corporelle, qu'il soit physiologique ou comportemental aurait permis à ces organismes de maintenir une température corporelle plus ou moins constante probablement proche de la gamme supérieure des températures environnementales (**Figure 71**). Signalons toutefois, que ces estimations de températures corporelles pour le spécimen de

Metriorhynchus aff. *superciliosus* ne sont fondées que sur les os du squelette axial et qu'il se peut que la gamme de température de minéralisation soit plus étendue si les os des membres étaient ajoutés.

Pour conclure, les nouvelles données issues des spécimens d'Ichthyosauria de hautes latitudes et l'estimation de la gamme de température de minéralisation des spécimens d'Ichthyosauria, de Plesiosauria et de Metriorhynchidae fournissent de nouveaux arguments concernant leur stratégie thermorégulatrice respective. Les Ichthyosauria possédaient une température corporelle supérieure à celle de leur environnement, cependant la gamme étendue (~10 °C) de température de minéralisation des éléments squelettiques laisse supposer que le maintien de la température corporelle n'était probablement pas optimal : il pourrait donc s'agir d'organismes endothermes poïkilothermes à l'image des thons actuels. Pour les Plesiosauria, l'absence de dents analysés au cours de ce travail ne permet pas d'être aussi affirmatif que pour les Ichthyosauria, mais au regard des données et de l'écologie de ces organismes il semble raisonnable de penser que leur stratégie thermorégulatrice était proche de celle des Ichthyosauria. Les Metriorhynchidae ont quant à eux une température estimée proche de celle de leur environnement suite aux nouvelles estimations d'enrichissement en ^{18}O de leur eau corporelle (voir la **section 5.4**). De plus, la gamme de température semblerait, contrairement aux Ichthyosauria et aux Plesiosauria, restreinte comme les crocodiles et les tortues marines actuels : une stratégie thermorégulatrice ectotherme poïkilotherme pourrait donc leur être attribuée. Ces hypothèses concernant la thermorégulation des Ichthyosauria, des Plesiosauria et des Metriorhynchidae formulées à partir de la géochimie isotopique seraient cohérentes avec les travaux ostéo-histologiques publiés précédemment.

6.7 Utilisation des reptiles marins du Mésozoïque comme traceurs du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des océans du Mésozoïque

La compilation et l'acquisition de nouvelles données de $\delta^{18}\text{O}_p$ de restes isolés d'Ichthyosauria et de Plesiosauria de gisements d'âge et de localité variés permettent d'étudier la variabilité du $\delta^{18}\text{O}_p$ des reptiles marins du Mésozoïque selon un transect latitudinal (**Figure 101A** ; [Anderson et al., 1994](#) ; [Bernard et al., 2010](#) ; [Wierzbowski et al., 2019](#) ; [Séon et al., 2020](#) ; [Leuzinger et al., 2022](#) ; [P. Vincent, données non-publiées](#)). Mentionnons toutefois que les interprétations réalisées dans la section ci-dessous sont à considérer avec précautions puisque

les gisements ne sont pas tous contemporains (**Tableau A11 des Annexes** pour plus de détails concernant les âges).

En faisant l'hypothèse que les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des Ichthyosauria, des Plesiosauria et des Metriorhynchidae est un bon traceur des variations des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ et selon les mécanismes et les processus physiques qui entraînent des gradients de $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ dans les océans (voir la **section 3.2.2**), il est attendu que :

- les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des reptiles marins de basses latitudes soient supérieures à celles des reptiles marins de hautes ;
- les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des reptiles marins vivant dans des environnements restreints, soumis à l'apport d'eau douce, soient inférieures à celles des reptiles marins vivant dans les environnements ouverts de mêmes latitudes.

Lorsque l'on compile les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des reptiles marins en fonction de la paléolatitudes des gisements dans lesquels leurs restes ont été retrouvés, on observe au premier ordre que les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des restes squelettiques et dentaires d'Ichthyosauria et de Plesiosauria de basses latitudes sont plus élevées d'environ 4 ‰ par rapport à celles mesurées sur les restes minéralisés de spécimens de hautes latitudes au Jurassique dans l'hémisphère nord (**Figure 101A**). On observe également une certaine variabilité au niveau des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ à une paléolatitudes donnée comme par exemple à environ 30°N où les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ de dents et d'os d'Ichthyosauria d'Holzmaden en Allemagne sont nettement inférieures aux valeurs mesurées sur des spécimens d'autres gisements.

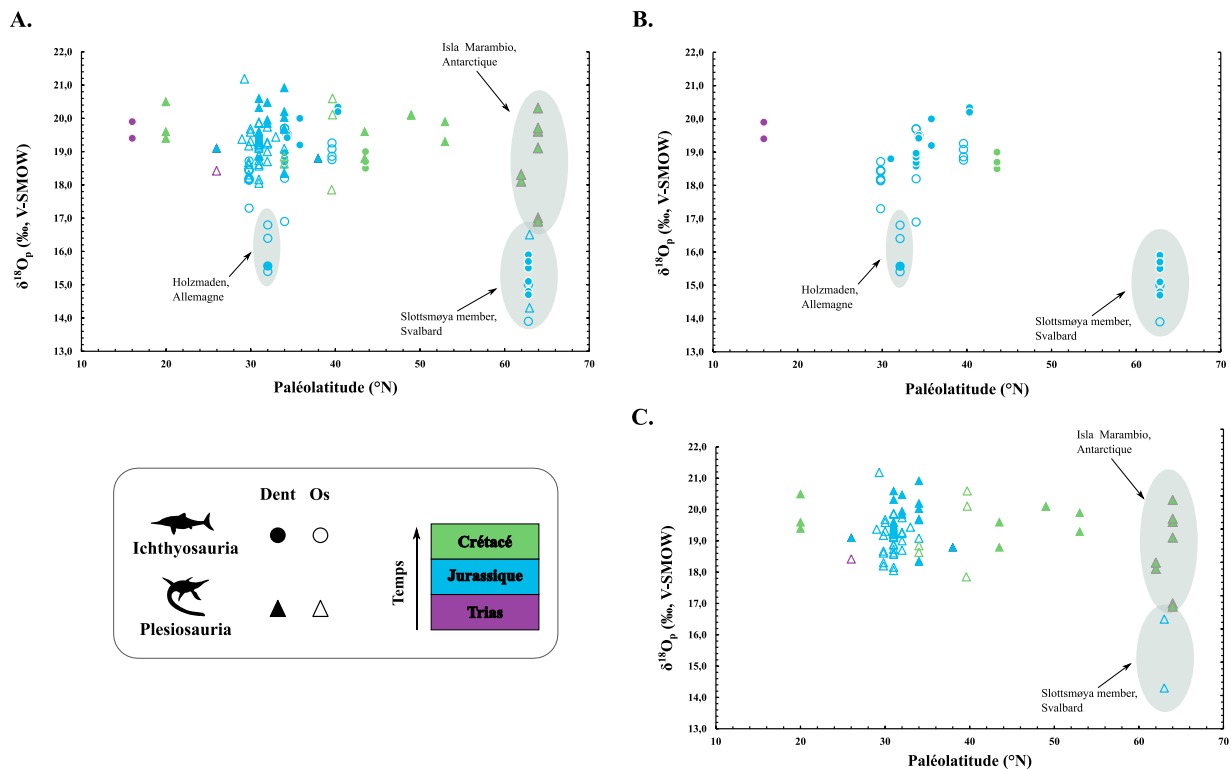


Figure 101 : **A.** Composition isotopique de l’oxygène du groupement phosphate de la bioapatite des Ichthyosauria et des Plesiosauria en fonction de la paléolatitude. En **B.** et **C.** sont respectivement représentées les données des Ichthyosauria et des Plesiosauria. Les points violets correspondent aux reptiles marins du Trias, les points bleus aux reptiles marins du Jurassique et les points verts aux reptiles marins du Crétacé. Les symboles aux bordures grises correspondent aux données issues de gisements de l’hémisphère sud. Les données de $\delta^{18}\text{O}_p$ utilisées sont issues de cette étude ainsi que des études de Anderson *et al.* (1994), Bernard *et al.* (2010), Séon *et al.* (2020) et Leuzinger *et al.* (2022).

L’environnement de dépôt du gisement d’Holzmaden est connu pour être un environnement restreint et impacté par des apports réguliers et importants d’eau douce (Röhl *et al.*, 2001 ; Beardmore *et al.*, 2012). L’apport d’eau douce conduit à un décalage des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ vers des valeurs plus négatives et qui semble être enregistrée dans la bioapatite des dents et des os de *Stenopterygius quadriscissus* QUENSTEDT, 1856 avec des valeurs $\delta^{18}\text{O}_p$ plus basses (P. Vincent, données non-publiées), que celles enregistrées par des organismes de paléolatitudes identiques. Le parallèle entre les gisements du Toarcien de la Carrière de Vauroin à Cures (Sarthe, France) et d’Holzmaden (Allemagne) offrent l’opportunité de déterminer à quel point les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des Ichthyosauria peuvent être un excellent biotraceur des variations de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$. En effet, ces deux gisements toarciens étaient approximativement à la même paléolatitude (~ 30 °N). Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ de la Carrière de Vauroin a été estimé à $1,05 \pm 1,08$ ‰, V-SMOW à partir de la mesure couplée des « *clumped isotopes* » et du $\delta^{18}\text{O}$ de coquilles de brachiopodes (Letulle *et al.*, in prep), mais celui-ci serait très probablement surestimé et d’après les auteurs le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ devait plutôt être proche de 0 ‰. Les mesures réalisées sur des vertèbres et des fragments de côtes d’Ichthyosauria de la Carrière de Vauroin indiquent un $\delta^{18}\text{O}_p$ de

$18,4 \pm 0,2$ ‰, V-SMOW (1SEM, $n = 6$). Ces valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ sont 2 à 3 ‰ supérieures à celles obtenues pour les deux spécimens adultes de *Stenopterygius quadriscissus* d'Holzmaden (P. Vincent, données non-publiées). Ainsi, en estimant que la température corporelle des spécimens d'Ichthyosauria de la Carrière de Vauroin et d'Holzmaden et que leurs valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ étaient proches, la différence de $\delta^{18}\text{O}_p$ est le reflet d'une différence de 2 à 3 ‰ de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ entre les deux gisements. En prenant un $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ entre -3 et -2 ‰ pour le gisement d'Holzmaden (0‰ de la Carrière de Vauroin – le décalage observé entre les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des spécimens d'Ichthyosauria de chaque gisement) et en utilisant les données de $\delta^{18}\text{O}_p$ d'Osteichthyes retrouvés en association avec les *Stenopterygius quadriscissus* (~ 16,4 ‰, V-SMOW, P. Vincent, données non-publiées), la température de l'eau à l'époque est estimée entre 30 et 35 °C. Ces valeurs sont relativement proches des estimations de température réalisées par un autre proxy de température, le TEX₈₆, un proxy de température organique (entre 25 et 35 °C, Ruebsam *et al.*, 2020).

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des dents de Plesiosauria du Crétacé d'Antarctique mesurées par Leuzinger *et al.* (2022) semblent indiquer peu de différences entre les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ de reptiles marins de basses et de hautes latitudes (**Figure 101C**). Plusieurs éléments pourraient expliquer ces différences comme la localité (comparaison entre l'hémisphère sud et nord) ou la présence d'un gradient latitudinal de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ plus faible au Crétacé supérieur par rapport au Jurassique supérieur. Cette hypothèse n'est pas aberrante puisqu'actuellement les gradients latitudinaux de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ sont très différents entre l'hémisphère nord et l'hémisphère sud (Letulle *et al.*, 2022). L'acquisition de nouvelles données est nécessaire pour compléter le corpus de disponibles et ainsi définir si les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des restes dentaires et osseux de Plesiosauria sont de bons traceurs des variations des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$.

Enfin, la variabilité des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des Metriorhynchidae selon la paléolatititude ne peut être étudiée avec la compilation et l'ajout des nouvelles données présentées dans ce travail compte tenu du nombre trop faible de valeurs. Néanmoins, quelques propositions d'utilisation de ces organismes en tant que traceurs du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ peuvent être formulées. Les nouvelles données fournies au cours de ce travail de thèse sur l'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle des reptiles marins du Mésozoïque et les nouvelles estimations de températures corporelles, semblent indiquer que la minéralisation des éléments squelettiques, du moins du crâne et du squelette axial des Metriorhynchidae, a lieu dans une gamme restreinte de température. Il est donc raisonnable de supposer que les variations de $\delta^{18}\text{O}_p$ de Metriorhynchidae entre des gisements de localités différentes seraient la résultante de différences du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des masses d'eau dans lesquelles vivaient ces organismes, à condition que tous les Metriorhynchidae

possédaient la même stratégie thermorégulatrice. De ce point de vue, les Metriorhynchidae pourraient également être de bons traceurs de la composition isotopique de l'oxygène des masses d'eau européennes au Jurassique où ils sont retrouvés de façon importante. Des travaux portant sur le sujet dans les années à venir permettront de tester cette nouvelle hypothèse.

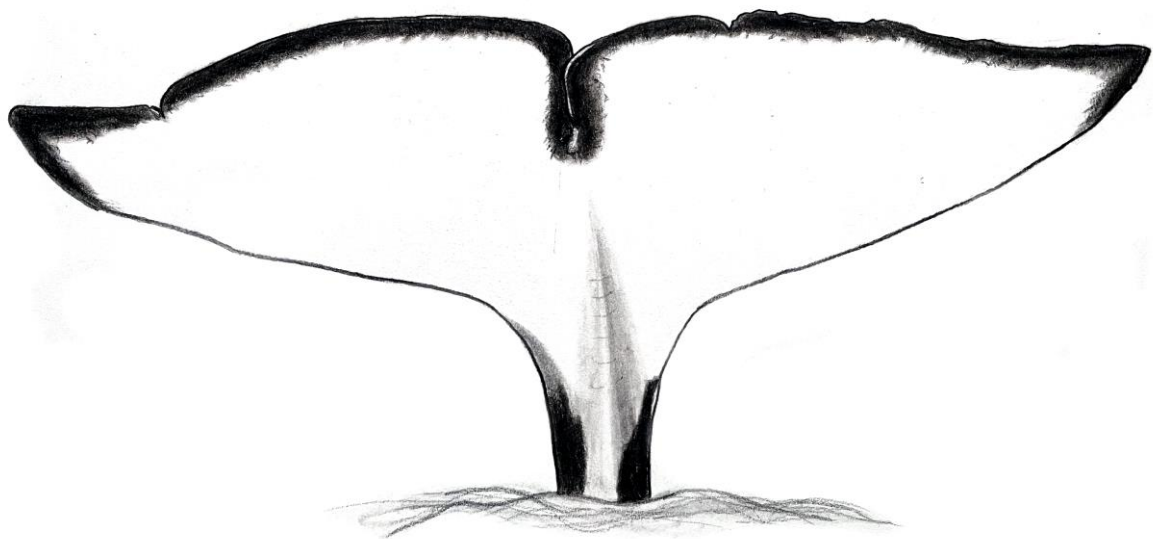
6.8 Conclusions

En conclusion, la variabilité spatiale intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ étudiée chez plusieurs spécimens de reptiles marins du Mésozoïque (quatre spécimens d'Ichthyosauria, trois spécimens de Plesiosauria et un spécimen de Metriorhynchidae) ne permet pas de caractériser les hétérothermies régionales chez ces organismes. Soit ceci est la preuve que les reptiles marins n'en possédaient pas, soit cette incapacité est la conséquence du manque d'informations concernant l'écologie et les migrations (latitudinales ou de l'océan ouvert vers les environnements estuariens) ainsi qu'à l'évaluation de l'impact des processus diagenétiques sur la composition isotopique originelle de l'oxygène de la bioapatite. Malgré cela, les estimations de température corporelle réalisées à partir des dents de spécimens d'Ichthyosauria de hautes latitudes permettent d'affirmer que ces organismes possédaient bel et bien des températures corporelles supérieures à celles de leur milieu de vie. Ils étaient donc très probablement endothermes. Pour les Plesiosauria, il semblerait qu'ils aient également été endothermes bien que cela n'a pas pu être démontrée de façon claire dans ce travail à cause de l'absence de données de $\delta^{18}\text{O}_p$ de dents de spécimens de hautes latitudes. De plus, au regard des cartographies et des gammes de températures de minéralisation des os, le maintien de la température corporelle chez les Ichthyosauria et les Plesiosauria ne semble pas optimal contrairement aux Metriorhynchidae qui auraient pu réguler leur température corporelle soit par des processus physiologiques soit par une régulation comportementale.

Enfin, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des restes dentaires et osseux d'Ichthyosauria semblent enregistrer les variations latitudinales et locales de $\delta^{18}\text{O}_{sw}$. Elles apparaissent donc comme de bons traceurs des variations spatiales et temporelles de la composition isotopique de l'oxygène des océans du Mésozoïque. Toutefois, les signaux liés à la physiologie et à l'environnement étant difficile à découpler, il n'est pas possible de déterminer à partir seulement d'une valeur de $\delta^{18}\text{O}_p$ d'Ichthyosauria, une estimation robuste de la valeur du $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ local. Pour les Plesiosauria, l'acquisition de nouvelles données de $\delta^{18}\text{O}_p$ de restes dentaires et osseux provenant

d'organismes de haute latitude (entre 40° et 60 °N) permettrait d'évaluer le potentiel de leurs valeurs en $\delta^{18}\text{O}_p$ en tant que traceurs des variations spatio-temporelles du $\delta^{18}\text{O}_{sw}$.

Conclusion générale et perspectives



© S.R

Conclusion générale et perspectives

La composition isotopique de l'oxygène de la bioapatite ($\delta^{18}\text{O}_p$) des vertébrés marins est depuis plusieurs décennies utilisée comme un proxy des variations des paramètres océaniques tels que la température et la composition isotopique de l'eau des océans ($\delta^{18}\text{O}_{sw}$). Ce biomarqueur fournit d'importantes informations sur la dynamique des océans du passé et constitue une archive précieuse pour la compréhension du réchauffement climatique actuel et ses conséquences sur le climat ainsi que la biodiversité. Grâce à l'étude du cycle de l'oxygène chez les vertébrés marins actuels, et l'étude de la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez les vertébrés marins actuels et fossiles, ce travail de thèse a permis d'apporter de nouvelles données sur l'impact des stratégies thermorégulatrices sur l'homogénéité du $\delta^{18}\text{O}_p$ à l'échelle intra-squelettique et ses implications sur l'estimation des paramètres physico-chimiques tels que la température et la composition isotopique de l'oxygène de l'eau des océans.

La réalisation de cartographies isotopiques de six spécimens de vertébrés marins actuels (trois spécimens de Cetacea, deux spécimens d'Osteichthyes et un spécimen de Pinnipedia) ayant des stratégies thermorégulatrices différentes, a révélé que la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ était calquée sur les hétérothermies régionales connues chez ces organismes grâce aux méthodes traditionnelles de thermométrie. Ce résultat, constituant le résultat majeur de ce travail de thèse, ouvre de nouvelles perspectives quant à la détermination des stratégies de thermorégulation des vertébrés marins actuels pour lesquels les méthodes classiques de mesure de la température corporelle sont difficilement applicables ; mais aussi concernant la détermination des stratégies thermorégulatrices des vertébrés disparus puisque la composition isotopique de l'oxygène du phosphate de la bioapatite peut être conservée dans les archives fossiles en raison de sa bonne résistance aux processus chimiques qui ont lieu lors de l'enfouissement et de la fossilisation.

Ensuite, l'étude de la composition isotopique de l'oxygène de fluides corporels de vertébrés marins (tortues caouannes, grands dauphins communs et orques) a permis d'éclaircir le lien existant entre les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ et $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ chez les vertébrés aquatiques à respiration pulmonaire en démontrant que les stratégies utilisées par ces organismes pour maintenir leur équilibre hydrique jouait un rôle prépondérant. La présence de glandes à sels et la composition lipidique de l'alimentation sont des paramètres importants à prendre en compte au même titre que le taux métabolique pour expliquer l'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle observé chez certains vertébrés marins par rapport à l'eau dans laquelle ils vivent.

Cette conclusion a, dans un second temps, impliqué une reconsidération des valeurs d'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle des reptiles marins du Mésozoïque. En effet, il a fréquemment été admis que les reptiles marins du Mésozoïque possédaient un enrichissement de 2 ‰. Cette valeur, au regard de leur adaptation physiologique au milieu marin (e.g. glandes à sels) et de leur régime alimentaire, est très probablement surestimée et serait plutôt de l'ordre de 1 ‰. Ainsi, de nouvelles estimations de températures corporelles pour les Ichthyosauria (31 °C à 36 °C), les Plesiosauria (27 °C à 38 °C) et les Metriorhynchidae (25 °C à 32 °C) ont été proposées au cours de ce travail. Ces estimations sont environ 4 à 5 °C inférieures à celles précédemment estimées mais restent, pour les Ichthyosauria et les Plesiosauria, supérieures à celle du milieu dans lequel ces organismes évoluaient, témoignant de leur caractère endotherme. En revanche, avec ces nouvelles estimations de températures corporelles, les Metriorhynchidae auraient très probablement eu une température corporelle proche de celle de leur milieu et seraient plutôt ectothermes. Une meilleure connaissance concernant le développement et le fonctionnement des glandes à sels chez les Ichthyosauria et les Plesiosauria pourrait permettre d'affiner les estimations de l'enrichissement en ^{18}O de leur eau corporelle par rapport à l'eau environnante et, de ce fait, améliorer les estimations de température corporelle de ces organismes.

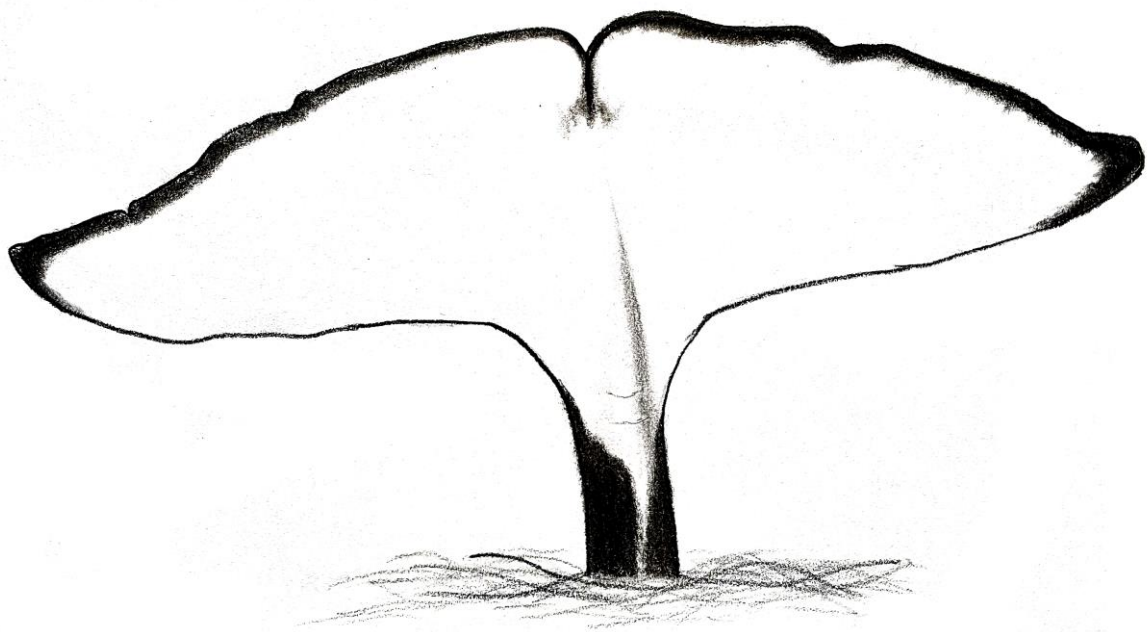
La variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ de huit reptiles marins du Mésozoïque sub-complets (quatre spécimen d'Ichthyosauria, trois spécimens de Plesiosauria et un spécimen de *Metriorhynchus* aff. *superciliosus*) a été étudié afin de déterminer la distribution de leur température corporelle et localiser les éventuelles hétérothermies régionales présentes chez ces organismes. Les conclusions issues de cette étude sont nettement moins claires que celles de l'étude portant sur les vertébrés marins actuels pour plusieurs raisons. La première est due à la présence de processus diagenétiques qui semblent impacter les éléments squelettiques de façon différente selon leur porosité. La seconde est liée à la difficulté encore actuelle à découpler le signal physiologique du signal environnemental à cause du manque d'informations concernant les comportements migratoires (latitudinaux ou entre océan ouvert et environnements plus restreints proche des côtes) des Ichthyosauria et des Plesiosauria. Cet axe de recherche permettrait d'avoir une idée de la gamme de $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ rencontrée au cours de la vie de l'animal et pourrait apporter de nouveaux éléments de réponse à propos de la variabilité intra-squelettique des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ chez les reptiles marins du Mésozoïque. Bien que la caractérisation des hétérothermies régionales soit compliquée à réaliser chez les reptiles marins du Mésozoïque, il est très probable que les Ichthyosauria et les Plesiosauria aient été endothermes et les Metriorhynchidae ectothermes. L'estimation de la gamme de température de minéralisation

réalisée grâce aux cartographies laisse supposer que les Ichthyosauria et les Plesiosauria ne régulaient probablement pas leur température corporelle de façon optimale (poïkilothermes ?), tandis qu'au contraire les Metriorhynchidae semblaient posséder un bon contrôle.

Concernant la reconstitution des paramètres océaniques, la variabilité spatiale intra-squelettique des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$, causée par la présence d'hétérothermies régionales ou à la période d'incorporation du signal isotopique de l'oxygène au cours de la vie de l'animal, possède un impact non négligeable sur l'estimation des paramètres océaniques tels que la température et le $\delta^{18}\text{O}_{sw}$. En effet, l'utilisation des dents et des éléments osseux du squelette appendiculaire des Cetacea entraîne une surestimation du $\delta^{18}\text{O}_{sw}$, tandis que l'utilisation des éléments squelettiques proches des organes producteurs de chaleur chez les Osteichthyens endothermes poïkilothermes comme le thon rouge de l'Atlantique ou l'espadon surestime les températures océaniques. Ainsi, en fonction du paramètre océanique visant à être estimé, l'élément squelettique sur lequel le $\delta^{18}\text{O}_p$ est mesuré doit être sélectionné de façon judicieuse en fonction de sa température de minéralisation et de sa période d'enregistrement.

Enfin, la compilation et l'acquisition de nouvelles valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ d'Ichthyosauria et de Plesiosauria de gisements d'âges et de localités variés a permis de mettre en lumière le réel potentiel des Ichthyosauria et vraisemblablement des Plesiosauria pour retracer les variations de valeurs du $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ des océans du Mésozoïque. Cependant, pour réaliser des estimations robustes du $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ des océans du Mésozoïque, il est nécessaire de démêler les signaux physiologiques et environnementaux contenus dans la composition isotopique de l'oxygène de la bioapatite chez ces organismes. Pour parvenir à découpler ces deux signaux enregistrés au sein de la signature isotopique de l'oxygène de la bioapatite des vertébrés, la mesure conjointe des clumped isotopes (Δ_{47}), qui permet d'avoir une estimation de la température de minéralisation de la bioapatite et donc de la température corporelle (Eagle *et al.*, 2010) et du $\delta^{18}\text{O}_p$ semble être une solution prometteuse. Idéalement, ces mesures sont à réaliser sur l'émail dentaire puisque ce tissu minéralisé est considéré comme le tissu le plus robuste face au processus diagénetiques. Une collaboration est actuellement en cours et les résultats permettront, s'ils sont positifs, de mieux contraindre la relation existante entre le $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite et le $\delta^{18}\text{O}_w$ de l'eau environnementale.

Références bibliographiques



© S.R

Références bibliographiques

- Abeni, F., Petrera, F., Capelletti, M., Dal Prà, A., Bontempo, L., Tonon, A., Camin, F., 2015.** Hydrogen and oxygen stable isotope fractionation in body fluid compartments of dairy cattle according to season, farm, breed, and reproductive stage. *PLoS One* **10**, e0127391.
- Abraham, J.P., Baringer, M., Bindoff, N.L., Boyer, T., Cheng, L.J., Church, J.A., Conroy, J.L., Domingues, C.M., Fasullo, J.T., Gilson, J., 2013.** A review of global ocean temperature observations: Implications for ocean heat content estimates and climate change. *Rev. Geophys.* **51**, 450–483.
- Alberti, M., Fürsich, F.T., Abdelhady, A.A., Andersen, N., 2017.** Middle to Late Jurassic equatorial seawater temperatures and latitudinal temperature gradients based on stable isotopes of brachiopods and oysters from Gebel Maghara, Egypt. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **468**, 301–313.
- Alberti, M., Leshno, Y., Fürsich, F.T., Edelman-Furstenberg, Y., Andersen, N., Garbe-Schönberg, D., 2020.** Stress in the tropics? Impact of a latitudinal seawater $\delta^{18}\text{O}$ gradient on Middle Jurassic temperature reconstructions at low latitudes. *Geology* **48**, 1210–1215.
- Allemand, R., Bardet, N., Houssaye, A., Vincent, P., 2017.** Virtual reexamination of a plesiosaurian specimen (Reptilia, Plesiosauria) from the Late Cretaceous (Turonian) of Goulmima, Morocco, using computed tomography. *J. Vertebr. Paleontol.* **37**, e1325894.
- Allen, J.A., 1877.** The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radic. Rev.* **1**, 108–140.
- Allen, M.R., Burr, D.B., 2014.** Bone modeling and remodeling, in: Basic and Applied Bone Biology. *Elsevier*, pp. 75–90.
- Alleon, J., Montagnac, G., Reynard, B., Brulé, T., Thoury, M., Gueriau, P., 2021.** Pushing Raman spectroscopy over the edge: purported signatures of organic molecules in fossil animals are instrumental artefacts. *BioEssays* **43**, 2000295.
- Alley, N.F., Frakes, L.A., 2003.** First known cretaceous glaciation: Livingston tillite member of the cadna-owie formation, South Australia. *Aust. J. Earth Sci.* **50**, 139–144.
- Alvarez, L.W., Alvarez, W., Asaro, F., Michel, H.V., 1980.** Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* **208**, 1095–1108.

- Amiot, R., Angst, D., Legendre, S., Buffetaut, E., Fourel, F., Adolfssen, J., André, A., Bojar, A.V., Canoville, A., Barral, A., 2017.** Oxygen isotope fractionation between bird bone phosphate and drinking water. *Sci. Nat.* **104**, 47.
- Amiot, R., Buffetaut, E., Lécuyer, C., Wang, X., Boudad, L., Ding, Z., Fourel, F., Hutt, S., Martineau, F., Medeiros, M.A., 2010a.** Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. *Geology* **38**, 139–142.
- Amiot, R., Göhlich, U.B., Lécuyer, C., de Muizon, C., Cappetta, H., Fourel, F., Héran, M.-A., Martineau, F., 2008.** Oxygen isotope compositions of phosphate from Middle Miocene–Early Pliocene marine vertebrates of Peru. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **264**, 85–92.
- Amiot, R., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Escarguel, G., Fluteau, F., Martineau, F., 2006.** Oxygen isotopes from biogenic apatites suggest widespread endothermy in Cretaceous dinosaurs. *Earth Planet. Sci. Lett.* **246**, 41–54.
- Amiot, R., Lécuyer, C., Escarguel, G., Billon-Bruyat, J.-P., Buffetaut, E., Langlois, C., Martin, S., Martineau, F., Mazin, J.-M., 2007.** Oxygen isotope fractionation between crocodylian phosphate and water. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **243**, 412–420.
- Amiot, R., Wang, X., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Boudad, L., Cavin, L., Ding, Z., Fluteau, F., Kellner, A.W., Tong, H., 2010b.** Oxygen and carbon isotope compositions of middle Cretaceous vertebrates from North Africa and Brazil: ecological and environmental significance. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **297**, 439–451.
- Amprino, R., 1948.** A contribution to the functional meaning of the substitution of primary by secondary bone tissue. *Cells Tissues Organs* **5**, 291–300.
- Amprino, R., 1947.** La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. *Arch. Biol. (Liege)* **58**, 317–330.
- Andersen, S.H., Nielsen, E., 1983.** Exchange of water between the harbor porpoise, *Phocoena phocoena*, and the environment. *Experientia* **39**, 52–53.
- Anderson, K.L., Druckenmiller, P.S., Erickson, G.M., Maxwell, E.E., 2019.** Skeletal microstructure of *Stenopterygius quadriscissus* (Reptilia, Ichthyosauria) from the Posidonienschiefer (Posidonia Shale, Lower Jurassic) of Germany. *Palaeontology* **62**, 433–449.
- Anderson, T.F., Popp, B.N., Williams, A.C., Ho, L.-Z., Hudson, J.D., 1994.** The stable isotopic records of fossils from the Peterborough Member, Oxford Clay Formation (Jurassic), UK: palaeoenvironmental implications. *J. Geol. Soc.* **151**, 125–138.

- Andrade, M.B. de, Young, M.T., Desojo, J.B., Brusatte, S.L., 2010.** The evolution of extreme hypercarnivory in Metriorhynchidae (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) based on evidence from microscopic denticle morphology. *J. Vertebr. Paleontol.* **30**, 1451–1465.
- Andrews, C.W., 1913.** A Descriptive Catalogue of the Marine Reptiles of the Oxford Clay: Based on the Leeds Collection in the British Museum (Natural History), London. order of the Trustees.
- Andrews, C.W., 1910.** A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, Part I. London: British Museum (Natural History).
- Andrews, R.D., 1999.** The cardiorespiratory, metabolic, and thermoregulatory physiology of juvenile northern elephant seals (*Mirounga angustirostris*) (PhD Thesis). *University of British Columbia*.
- Angilletta Jr, M.J., Huey, R.B., Frazier, M.R., 2010.** Thermodynamic effects on organismal performance: is hotter better? *Physiol. Biochem. Zool.* **83**, 197–206.
- Angst, D., Amiot, R., Buffetaut, E., Fourel, F., Martineau, F., Lazzerini, N., Lécuyer, C., 2015.** Diet and climatic context of giant birds inferred from $\delta^{13}\text{C}_c$ and $\delta^{18}\text{O}_c$ values of Late Palaeocene and Early Eocene eggshells from southern France. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **435**, 210–221.
- Angst, D., Bardet, N., 2016.** A new record of the pliosaur *Brachauchenius lucasi* Williston, 1903 (Reptilia: Sauropterygia) of Turonian (Late Cretaceous) age, Morocco. *Geol. Mag.* **153**, 449–459.
- Avery, R.A., 1974.** Storage lipids in the lizard *Lacerta vivipara*: a quantitative study. *J. Zool.* **173**, 419–425.
- Babonis, L.S., Brischoux, F., 2012.** Perspectives on the convergent evolution of tetrapod salt glands. *Integr. Comp. Biol.* **52**, 245–256.
- Bagge, L.E., Koopman, H.N., Rommel, S.A., McLellan, W.A., Pabst, D.A., 2012.** Lipid class and depth-specific thermal properties in the blubber of the short-finned pilot whale and the pygmy sperm whale. *J. Exp. Biol.* **215**, 4330–4339.
- Bailey, T.R., Rosenthal, Y., McArthur, J.M., Van de Schootbrugge, B., Thirlwall, M.F., 2003.** Paleoceanographic changes of the Late Pliensbachian–Early Toarcian interval: a possible link to the genesis of an Oceanic Anoxic Event. *Earth Planet. Sci. Lett.* **212**, 307–320.
- Baird, S.F., Girard, C., Hallowell, E., Cassin, J., 1852.** Characteristics of Some New Reptiles in the Museum of the Smithsonian Institution. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 173–188.

- Bal, N.C., Maurya, S.K., Singh, S., Wehrens, X.H., Periasamy, M., 2016.** Increased reliance on muscle-based thermogenesis upon acute minimization of brown adipose tissue function. *J. Biol. Chem.* **291**, 17247–17257.
- Bal, N.C., Periasamy, M., 2020.** Uncoupling of sarcoendoplasmic reticulum calcium ATPase pump activity by sarcolipin as the basis for muscle non-shivering thermogenesis. *Philos. Trans. R. Soc. B* **375**, 20190135.
- Bardet, N., 1992.** Stratigraphic evidence for the extinction of the ichthyosaurs. *Terra Nova* **4**, 649–656.
- Bardet, N., Falconnet, J., Fischer, V., Houssaye, A., Jouve, S., Suberbiola, X.P., Pérez-García, A., Rage, J.-C., Vincent, P., 2014.** Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates. *Gondwana Res.* **26**, 869–887.
- Bardet, N., Fernández, M., 2000.** A new ichthyosaur from the Upper Jurassic lithographic limestones of Bavaria. *J. Paleontol.* **74**, 503–511.
- Bardet, N., Houssaye, A., Jouve, S., Vincent, P., 2021.** La mer au temps des dinosaures. *Belin*.
- Barrick, R.E., 1998.** Isotope paleobiology of the vertebrates: ecology, physiology, and diagenesis. *Paleontol. Soc. Pap.* **4**, 101–137.
- Barrick, R.E., Fischer, A.G., Kolodny, Y., Luz, B., Bohaska, D., 1992.** Cetacean bone oxygen isotopes as proxies for Miocene ocean composition and glaciation. *Palaios* **7**, 521–531.
- Barrick, R.E., Fischer, A.G., Showers, W.J., 1999.** Oxygen isotopes from turtle bone: applications for terrestrial paleoclimates? *Palaios* 186–191.
- Barrick, R.E., Showers, W.J., 1995.** Oxygen isotope variability in juvenile dinosaurs (*Hypacrosaurus*): evidence for thermoregulation. *Paleobiology* **21**, 552–560.
- Barrick, R.E., Showers, W.J., 1994.** Thermophysiology of *Tyrannosaurus rex*: evidence from oxygen isotopes. *Science* **265**, 222–224.
- Barrick, R.E., Showers, W.J., Fischer, A.G., 1996.** Comparison of thermoregulation of four ornithischian dinosaurs and a varanid lizard from the Cretaceous Two Medicine Formation: evidence from oxygen isotopes. *Palaios* 295–305.
- Barrientos-Lara, J.I., Alvarado-Ortega, J., Fernández, M.S., 2018.** The marine crocodile *Maledictosuchus* (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) from the Kimmeridgian deposits of Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico. *J. Vertebr. Paleontol.* **38**, 1–14.
- Bartlett, J.D., 2013.** Dental enamel development: proteinases and their enamel matrix substrates. *Int. Sch. Res. Not.* **2013**.
- Bartolini, A., Pittet, B., Mattioli, E., Hunziker, J.C., 2003.** Shallow-platform palaeoenvironmental conditions recorded in deep-shelf sediments: C and O stable

- isotopes in Upper Jurassic sections of southern Germany (Oxfordian–Kimmeridgian). *Sediment. Geol.* **160**, 107–130.
- Bassani, F., 1886.** Sui fossili e sull'eta degli schisti bituminosi triasici di Besano in Lombardia. Tip. Bernardoni di C. Rebeschini.
- Batsch, A.J., 1788.** Versuch einer Anleitung, zur Kenntniß und Geschichte der Thiere und Mineralien, für akademische Vorlesungen entworfen und mit den nöthigsten *Abbildungen versehen.* Akad. Buchh.
- Baur, G., 1893.** Notes on the classification and taxonomy of the Testudinata. *Proc. Am. Philos. Soc.* **31**, 210–225.
- Baur, G., 1887.** On the morphology and origin of the Ichthyopterygia. *Am. Nat.* **21**, 837–840.
- Beardmore, S.R., Orr, P.J., Manzocchi, T., Furrer, H., 2012.** Float or sink: modelling the taphonomic pathway of marine crocodiles (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia) during the death–burial interval. *Palaeobiodiversity Palaeoenvironments* **92**, 83–98.
- Bebej, R.M., 2009.** Swimming mode inferred from skeletal proportions in the fossil pinnipeds *Enaliarctos* and *Allodesmus* (Mammalia, Carnivora). *J. Mamm. Evol.* **16**, 77–97.
- Behrens, M.D., Lafferty, K.D., 2007.** Temperature and diet effects on omnivorous fish performance: implications for the latitudinal diversity gradient in herbivorous fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **64**, 867–873.
- Bell, T., 1826.** On a new genus of Iguanidae. W. Phillips.
- Bennett, J.M., Taplin, L.E., Grigg, G.C., 1986.** Sea water drinking as a homeostatic response to dehydration in hatchling loggerhead turtles *Caretta caretta*. *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.* **83**, 507–513.
- Benson, R.B., Druckenmiller, P.S., 2014.** Faunal turnover of marine tetrapods during the Jurassic–Cretaceous transition. *Biol. Rev.* **89**, 1–23.
- Benson, R.B., Evans, M., Druckenmiller, P.S., 2012.** High diversity, low disparity and small body size in plesiosaurs (Reptilia, Sauropterygia) from the Triassic–Jurassic boundary. *PLoS One* **7**, e31838.
- Benson, R.B., Ketchum, H.F., Naish, D., Turner, L.E., 2013.** A new leptocleidid (Sauropterygia, Plesiosauria) from the Vectis Formation (Early Barremian–early Aptian; Early Cretaceous) of the Isle of Wight and the evolution of Leptocleididae, a controversial clade. *J. Syst. Palaeontol.* **11**, 233–250.
- Bentaleb, I., Martin, C., Vrac, M., Mate, B., Mayzaud, P., Siret, D., De Stephanis, R., Guinet, C., 2011.** Foraging ecology of Mediterranean fin whales in a changing environment elucidated by satellite tracking and baleen plate stable isotopes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **438**, 285–302.

- Bernal, D., Carlson, J.K., Goldman, K.J., Lowe, C.G., 2012.** Energetics, metabolism, and endothermy in sharks and rays. In: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds) *Biology of sharks and their relatives*, 2nd edn. *CRC Press, Boca Raton*, pp 211–237
- Bernal, D., Dickson, K.A., Shadwick, R.E., Graham, J.B., 2001.** Analysis of the evolutionary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **129**, 695–726.
- Bernal, D., Sepulveda, C.A., 2005.** Evidence for temperature elevation in the aerobic swimming musculature of the common thresher shark, *Alopias vulpinus*. *Copeia* **2005**, 146–151.
- Bernard, A., 2010.** Reconstitution des variations saisonnières de paléotempérature par l'étude du $\delta^{18}\text{O}$ des dents de vertébrés actuels et fossiles (PhD Thesis). *Université Claude Bernard-Lyon I*.
- Bernard, A., Lécuyer, C., Vincent, P., Amiot, R., Bardet, N., Buffetaut, E., Cuny, G., Fourel, F., Martineau, F., Mazin, J.-M., 2010.** Regulation of body temperature by some Mesozoic marine reptiles. *Science* **328**, 1379–1382.
- Berta, A., 2018.** Pinniped evolution, in: *Encyclopedia of Marine Mammals*. *Elsevier*, pp. 712–722.
- Bertin, T.J., Thivichon-Prince, B., LeBlanc, A.R., Caldwell, M.W., Viriot, L., 2018.** Current perspectives on tooth implantation, attachment, and replacement in Amniota. *Front. Physiol.* **9**, 1630.
- Billon-Bruyat, J.-P., Lécuyer, C., Martineau, F., Mazin, J.-M., 2005.** Oxygen isotope compositions of Late Jurassic vertebrate remains from lithographic limestones of Western Europe: implications for the ecology of fish, turtles, and crocodylians. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **216**, 359–375.
- Blackburn, D.G., Sidor, C.A., 2015.** Evolution of viviparous reproduction in Paleozoic and Mesozoic reptiles. *Int. J. Dev. Biol.* **58**, 935–948.
- Blainville, H.-M.D., 1853.** Letter by H. D. de Blainville ; pp. 109–120 in J. A. Eudes-Deslongchamps (ed.), *Lettres sur les crocodiles vivants et fossils*. *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie (Années 1849–1853)* **9**, 109–120.
- Blainville, H.-M.D., 1835.** Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédée de l'analyse d'un système général d'erpétologie et d'amphibiologie. *Nouvelles Annales du Muséum d'Histoire Naturelle Paris* **4**, 233–296.
- Blake, R.E., O'Neil, J.R., Garcia, G.A., 1997.** Oxygen isotope systematics of biologically mediated reactions of phosphate: I. Microbial degradation of organophosphorus compounds. *Geochim. Cosmochim. Acta* **61**, 4411–4422.

- Blaxter, K., 1989.** Energy metabolism in animals and man. *CUP Archive*.
- Bligh, J., Johnson, K.G., 1973.** Glossary of terms for thermal physiology. *J. Appl. Physiol.* **35**, 941–961.
- Block, B.A., 1994.** Thermogenesis in muscle. *Annu. Rev. Physiol.* **56**, 535–577.
- Block, B.A., 1991.** Evolutionary novelties: how fish have built a heater out of muscle. *Am. Zool.* **31**, 726–742.
- Block, B.A., 1987.** Billfish brain and eye heater: a new look at nonshivering heat production. *Physiology* **2**, 208–213.
- Block, B.A., 1986.** Structure of the brain and eye heater tissue in marlins, sailfish, and spearfishes. *J. Morphol.* **190**, 169–189.
- Block, B.A., Carey, F.G., 1985.** Warm brain and eye temperatures in sharks. *J. Comp. Physiol. [B]* **156**, 229–236.
- Block, B.A., Finnerty, J.R., 1994a.** Endothermy in fishes: a phylogenetic analysis of constraints, predispositions, and selection pressures. *Environ. Biol. Fishes* **40**, 283–302.
- Block, B.A., Finnerty, J.R., 1994b.** Endothermy in fishes: a phylogenetic analysis of constraints, predispositions, and selection pressures. *Environ. Biol. Fishes* **40**, 283–302.
- Blumenbach, J.F., 1797.** Handbuch der naturgeschichte. *Lechner*.
- Bonaparte, C.L., 1838.** Selachorum tabula analytica: *Nouvelles Annales des Sciences Naturelles*, v. **2**, 195-214.
- Bonnaterre, P.J., 1788.** Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature...: Ichthyologie. *chez Panckoucke libraire*.
- Bostrom, B.L., Jones, D.R., 2007.** Exercise warms adult leatherback turtles. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **147**, 323–331.
- Bostrom, B.L., Jones, T.T., Hastings, M., Jones, D.R., 2010.** Behaviour and physiology: the thermal strategy of leatherback turtles. *PLoS One* **5**.
- Böttcher, V., 1989.** Über die Nahrung eines Leptopterygius (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier. *Stuttgarter Beitr. Zur Naturkunde Ser. B Geol. Paläontol.* **155**, 1–19.
- Boucot, A.J., Xu, C., Scotese, C.R., Morley, R.J., 2013.** Phanerozoic paleoclimate: an atlas of lithologic indicators of climate. *SEPM (Society for Sedimentary Geology) Tulsa, OK*.
- Bouwknicht, J.A., Olivier, B., Paylor, R.E., 2007.** The stress-induced hyperthermia paradigm as a physiological animal model for anxiety: a review of pharmacological and genetic studies in the mouse. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **31**, 41–59.

- Boyd, I.L., Woakes, A.J., Butler, P.J., Davis, R.W., Williams, T.M., 1995.** Validation of heart rate and doubly labelled water as measures of metabolic rate during swimming in California sea lions. *Funct. Ecol.* **9**, 151–160.
- Boyd, J.C., Sladen, W.J., 1971.** Telemetry studies of the internal body temperatures of Adélie and emperor penguins at cape Crozier, Ross Island, Antarctica. *The Auk.* **88**, 366–380.
- Brenninkmeijer, C.A.M., Kraft, P., Mook, W.G., 1983.** Oxygen isotope fractionation between CO₂ and H₂O. *Chem. Geol.* **41**, 181–190.
- Brigaud, B., Pucéat, E., Pellenard, P., Vincent, B., Joachimski, M.M., 2008.** Climatic fluctuations and seasonality during the Late Jurassic (Oxfordian–Early Kimmeridgian) inferred from δ¹⁸O of Paris Basin oyster shells. *Earth Planet. Sci. Lett.* **273**, 58–67.
- Briggs, D.E., Crowther, P.R., 1990.** Palaeobiology: a synthesis. *Blackwell Scientific Publications Oxford.*
- Brill, R.W., Dewar, H., Graham, J., 1994.** Basic concepts relevant to heat transfer in fishes, and their use in measuring the physiological thermoregulatory abilities of tunas. *Environ. Biol. Fishes* **40**, 109–124.
- Brisson, M.J., 1762.** Regnum animale in classes IX distributum, sive synopsis methodica sistens classium, quadripedum scilicet & cetaceorum, particularum divisionem in ordines, sectiones, genera & species. *Ed. Altera Auctior 2nd Ed Theodorum Haak Lunduni Batav. Leiden* **296**.
- Brodie, P.F., 1969.** Duration of lactation in Cetacea: an indicator of required learning? *Am. Midl. Nat.* 312–314.
- Brody, S., Lardy, H.A., 1946.** Bioenergetics and growth. *J. Phys. Chem.* **50**, 168–169.
- Broecker, W.S., 1989.** The salinity contrast between the Atlantic and Pacific Oceans during glacial time. *Paleoceanography* **4**, 207–212.
- Broili, F., 1907.** Ein neuer Ichthyosaurus aus der norddeutschen Kreide. *Palaeontogr.* 1846-1933 139–162.
- Brown, D.S., 1981.** The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauria.
- Browning, N.E., Dold, C., I-Fan, J., Worthy, G.A., 2014.** Isotope turnover rates and diet–tissue discrimination in skin of *ex situ* bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *J. Exp. Biol.* **217**, 214–221.
- Brudevold, F., Soremark, R., 1967.** Chemistry of the mineral phase of enamel. *Struct. Chem. Organ. Teeth* **2**, 247–277.
- Brünnich, M.T., 1788.** Om en ny fiskart, den draabeplettete pladefish, fanget ved Helsingör i Nordsöen 1786. *K. Dan. Selsk. Skr. Nye Samlingafdet* **3**, 398–407.

- Bryant, J.D., Froelich, P.N., 1995.** A model of oxygen isotope fractionation in body water of large mammals. *Geochim. Cosmochim. Acta* **59**, 4523–4537.
- Bryant, J.D., Koch, P.L., Froelich, P.N., Showers, W.J., Genna, B.J., 1996.** Oxygen isotope partitioning between phosphate and carbonate in mammalian apatite. *Geochim. Cosmochim. Acta* **60**, 5145–5148.
- Bryden, H.L., Imawaki, S., 2001.** Ocean heat transport. *Int. Geophys.* **77**, 455–474.
- Buchy, M.-C., Frey, E., Salisbury, S.W., 2006.** The internal cranial anatomy of the Plesiosauroidea (Reptilia, Sauropterygia): evidence for a functional secondary palate. *Lethaia* **39**, 289–303.
- Buchy, M.-C., Frey, E., Stinnesbeck, W., López-Oliva, J.G., 2003.** First occurrence of a gigantic pliosaurid plesiosaur in the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Mexico. *Bull. Société Géologique Fr.* **174**, 271–278.
- Buchy, M.-C., Taugourdeau, P., Janvier, P., 2004.** Stomach contents of a Lower Triassic ichthyosaur from Spitzbergen. *Oryctos* **5**, 47–55.
- Buffetaut, E., 1994.** Restes de dinosaures du Callovien des Vaches Noires (Calvados) appartenant à la collection Nicolet (Houlgate). *Bull. Inf. Géologues Bassin Paris* **31**, 9–12.
- Bunker, G., Martill, D.M., Smith, R., Zourhi, S., Longrich, N., 2022.** Plesiosaurs from the fluvial Kem Kem Group (mid-Cretaceous) of eastern Morocco and a review of non-marine plesiosaurs. *Cretac. Res.* **105310**.
- Cacciotti, I., 2016.** Cationic and anionic substitutions in hydroxyapatite. *Handb. Bioceram. Biocomposites* 145–211.
- Caldwell, M.W., 2002.** From fins to limbs to fins: limb evolution in fossil marine reptiles. *Am. J. Med. Genet.* **112**, 236–249.
- Caldwell, M.W., 1997a.** Modified perichondral ossification and the evolution of paddle-like limbs in ichthyosaurs and plesiosaurs. *J. Vertebr. Paleontol.* **17**, 534–547.
- Caldwell, M.W., 1997b.** Limb osteology and ossification patterns in *Cryptoclidus* (Reptilia: Plesiosauroidea) with a review of sauropterygian limbs. *J. Vertebr. Paleontol.* **17**, 295–307.
- Camp, C.L., 1980.** Large ichthyosaurs from the Upper Triassic of Nevada. *Palaeontogr. Abt. A* 139–200.
- Camp, C.L., 1976.** Vorläufige Mitteilung über große Ichthyosaurier aus der oberen Trias von Nevada.
- Camp, C.L., 1923.** Classification of the lizards. order of the Trustees, American Museum of Natural History.

- Campos, L., Fernández, M.S., Herrera, Y., 2020.** A new ichthyosaur from the Late Jurassic of north-west Patagonia (Argentina) and its significance for the evolution of the narial complex of the ophthalmosaurids. *Zool. J. Linn. Soc.* **188**, 180–201.
- Cannon, B., Nedergaard, J.A.N., 2004.** Brown adipose tissue: function and physiological significance. *Physiol. Rev.* **84**, 277–359.
- Carey, F.G., 1990.** Further observations on the biology of the swordfish. *Plan. Future Billfishes Natl. Coalit. Mar. Conserv. Inc Savannah Ga.* 102–122.
- Carey, F.G., 1982.** A brain heater in the swordfish. *Science* **216**, 1327–1329.
- Carey, F.G., Casey, J.G., Pratt, H.L., Urquhart, D., McCosker, J.E., 1985.** Temperature, heat production and heat exchange in lamnid sharks. *Mem. South. Calif. Acad. Sci.* **9**, 92–108.
- Carey, F.G., Kanwisher, J.W., Stevens, E.D., 1984.** Bluefin tuna warm their viscera during digestion. *J. Exp. Biol.* **109**, 1–20.
- Carey, F.G., Lawson, K.D., 1973.** Temperature regulation in free-swimming bluefin tuna. *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.* **44**, 375–392.
- Carey, F.G., Scharold, J.V., Kalmijn, A.J., 1990.** Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Mar. Biol.* **106**, 329–342.
- Carey, F.G., Teal, J.M., 1969.** Mako and porbeagle: warm-bodied sharks. *Comp. Biochem. Physiol.* **28**, 199–204.
- Carey, F.G., Teal, J.M., 1966.** Heat conservation in tuna fish muscle. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **56**, 1464.
- Carey, F.G., Teal, J.M., Kanwisher, J.W., 1981.** The visceral temperatures of mackerel sharks (Lamnidae). *Physiol. Zool.* **54**, 334–344.
- Carey, F.G., Teal, J.M., Kanwisher, J.W., Lawson, K.D., Beckett, J.S., 1971.** Warm-bodied fish. *Am. Zool.* **11**, 137–143.
- Carlson, J.K., Goldman, K.J., Lowe, C.G., 2004.** Metabolism, energetic demand, and endothermy. *Biol. Sharks Their Relat.* **10**, 269–286.
- Carpenter, K., 1997.** Comparative cranial anatomy of two North American Cretaceous plesiosaurs, in: *Ancient Marine Reptiles. Elsevier*, pp. 191–216.
- Carpenter, K., Sanders, F., Reed, B., Reed, J., Larson, P., 2010.** Plesiosaur swimming as interpreted from skeletal analysis and experimental results. *Trans. Kans. Acad. Sci.* **113**, 1–34.
- Carrier, D.R., 1987.** The evolution of locomotor stamina in tetrapods: circumventing a mechanical constraint. *Paleobiology.* **13**, 326–341.

- Carroll, R.L., 1985.** Evolutionary constraints in aquatic diapsid reptiles. *Spec. Pap. Palaeontol.* **33**, 145–155.
- Carter, D.R., Mikić, B., Padian, K., 1998.** Epigenetic mechanical factors in the evolution of long bone epiphyses. *Zool. J. Linn. Soc.* **123**, 163–178.
- Castanet, J., Cubo, J., Montes, L., 2010.** Relationship between bone growth rate and bone tissue organization in amniotes: first test of Amprino's rule in a phylogenetic context. *Anim. Biol.* **60**, 25–41.
- Castellini, M., 2009.** Thermoregulation, in: Encyclopedia of Marine Mammals. *Elsevier*, pp. 1166–1171.
- Castellini, M.A., Trumble, S.J., Mau, T.L., Yochem, P.K., Stewart, B.S., Koski, M.A., 2009.** Body and blubber relationships in Antarctic pack ice seals: implications for blubber depth patterns. *Physiol. Biochem. Zool.* **82**, 113–120.
- Cau, A., Fanti, F., 2011.** The oldest known metriorhynchid crocodylian from the Middle Jurassic of North-eastern Italy: *Neptunidraco ammoniticus* gen. et sp. nov. *Gondwana Res.* **19**, 550–565.
- Cecca, F., Vrielynck, B., Lavoyer, T., Gaget, H., 2005.** Changes in the ammonite taxonomical diversity gradient during the late Jurassic–early Cretaceous. *J. Biogeogr.* **32**, 535–547.
- Cerling, T.E., Harris, J.M., Hart, J.A., Kaleme, P., Klingel, H., Leakey, M.G., Levin, N.E., Lewison, R.L., Passey, B.H., 2008.** Stable isotope ecology of the common hippopotamus. *J. Zool.* **276**, 204–212.
- Chaboureau, A.-C., Sepulchre, P., Donnadiou, Y., Franc, A., 2014.** Tectonic-driven climate change and the diversification of angiosperms. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **111**, 14066–14070.
- Chambault, P., Albertsen, C.M., Patterson, T.A., Hansen, R.G., Tervo, O., Laidre, K.L., Heide-Jørgensen, M.P., 2018.** Sea surface temperature predicts the movements of an Arctic cetacean: the bowhead whale. *Sci. Rep.* **8**, 1–12.
- Cheal, A.J., Gales, N.J., 1991.** Body mass and food intake in captive, breeding bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Zoo Biol.* **10**, 451–456.
- Chen, H., Liu, Y., 2014.** Teeth, in: Advanced Ceramics for Dentistry. *Elsevier*, pp. 5–21.
- Chen, J., Algeo, T.J., Zhao, L., Chen, Z.-Q., Cao, L., Zhang, L., Li, Y., 2015.** Diagenetic uptake of rare earth elements by bioapatite, with an example from Lower Triassic conodonts of South China. *Earth-Sci. Rev.* **149**, 181–202.
- Chenery, C., Müldner, G., Evans, J., Eckardt, H., Lewis, M., 2010.** Strontium and stable isotope evidence for diet and mobility in Roman Gloucester, UK. *J. Archaeol. Sci.* **37**, 150–163.

- Chenery, C.A., Pashley, V., Lamb, A.L., Sloane, H.J., Evans, J.A., 2012.** The oxygen isotope relationship between the phosphate and structural carbonate fractions of human bioapatite. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **26**, 309–319.
- Cherel, Y., Hobson, K.A., Guinet, C., 2015.** Milk isotopic values demonstrate that nursing fur seal pups are a full trophic level higher than their mothers. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **29**, 1485–1490.
- Chesson, L.A., Valenzuela, L.O., Bowen, G.J., Cerling, T.E., Ehleringer, J.R., 2011.** Consistent predictable patterns in the hydrogen and oxygen stable isotope ratios of animal proteins consumed by modern humans in the USA. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **25**, 3713–3722.
- Chiarenza, A.A., Foffa, D., Young, M.T., Insacco, G., Cau, A., Carnevale, G., Catanzariti, R., 2015.** The youngest record of metriorhynchid crocodylomorphs, with implications for the extinction of Thalattosuchia. *Cretac. Res.* **56**, 608–616.
- Chinsamy, A., 1997.** Assessing the biology of fossil vertebrates through bone histology.
- Ciner, B., Wang, Y., Parker, W., 2016.** Oxygen isotopic variations in modern cetacean teeth and bones: implications for ecological, paleoecological, and paleoclimatic studies. *Sci. Bull.* **61**, 92–104.
- Clarke, A., Pörtner, H.-O., 2010.** Temperature, metabolic power and the evolution of endothermy. *Biol. Rev.* **85**, 703–727.
- Clarke, J.B., Etches, S., 1992.** Predation amongst Jurassic marine reptiles, in: Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society. pp. 202–205.
- Clauzel, T., 2022.** Étude isotopique de populations de Gaule du Nord durant le Second Âge du Fer : climat, alimentation, migrations (PhD thesis). *Université Claude Bernard Lyon 1*.
- Clementz, M.T., Koch, P.L., 2001.** Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel. *Oecologia* **129**, 461–472.
- Collignon, M., Hammer, Ø., 2012.** Petrography and sedimentology of the Slottsmøya Member at Janusfjellet, central Spitsbergen. *Nor. J. Geol. Geol. Foren.* **92**.
- Cope, E.D., 1879.** Eleventh contribution to the herpetology of tropical America. *Proc. Am. Philos. Soc.* **18**, 261–277.
- Cope, E.D., 1878.** Descriptions of extinct Batrachia and Reptilia from the Permian formation of Texas. *Proc. Am. Philos. Soc.* **17**, 505–530.
- Cope, E.D., 1869a.** Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia, and Aves of North America. *Trans. Am. Philos. Soc.* **14**, 1–252.
- Cope, E.D., 1869b.** On the reptilian orders Pythonomorpha and Streptosauria, in: Proceedings of the Boston Society of Natural History. pp. 250–266.

- Cope, E.D., 1868.** Remarks on *Clidastes iguanavus*, *Nectoporphus validus*, and *Elasmosaurus*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* **20**, 181.
- Coplen, T.B., Brand, W.A., Gehre, M., Gröning, M., Meijer, H.A., Toman, B., Verkouteren, R.M., 2006.** New guidelines for $\delta^{13}\text{C}$ measurements. *Anal. Chem.* **78**, 2439–2441.
- Cornick, L.A., Quakenbush, L.T., Norman, S.A., Pasi, C., Maslyk, P., Burek, K.A., Goertz, C.E., Hobbs, R.C., 2016.** Seasonal and developmental differences in blubber stores of beluga whales in Bristol Bay, Alaska using high-resolution ultrasound. *J. Mammal.* **97**, 1238–1248.
- Coulson, A.B., Kohn, M.J., Shirley, M., Joyce, W.G., Barrick, R.E., 2008.** Phosphate–oxygen isotopes from marine turtle bones: Ecologic and paleoclimatic applications. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **264**, 78–84.
- Crowson, R.A., Showers, W.J., Wright, E.K., Hoering, T.C., 1991.** Preparation of phosphate samples for oxygen isotope analysis. *Anal. Chem.* **63**, 2397–2400.
- Cruickshank, A.R., Fordyce, R.E., 2002.** A new marine reptile (Sauropterygia) from New Zealand: further evidence for a Late Cretaceous austral radiation of cryptoclidid plesiosaurs. *Palaeontology* **45**, 557–575.
- Cubo, J., Huttenlocker, A., Legendre, L.J., Olivier, C., de Ricqlès, A., 2021.** Bone Histology and Thermal Physiology, in: Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology. *CRC Press*, pp. 757–773.
- Cubo, J., Legendre, P., De Ricqlès, A., Montes, L., De Margerie, E., Castanet, J., Desdevises, Y., 2008.** Phylogenetic, functional, and structural components of variation in bone growth rate of amniotes. *Evol. Dev.* **10**, 217–227.
- Cubo, J., Sena, M.V., Aubier, P., Houee, G., Claisse, P., Faure-Brac, M.G., Allain, R., Andrade, R.C., Sayão, J.M., Oliveira, G.R., 2020.** Were Notosuchia (Pseudosuchia: Crocodylomorpha) warm-blooded? A palaeohistological analysis suggests ectothermy. *Biol. J. Linn. Soc.* **131**, 154–162.
- Cuvier, G., 1824.** Ossements fossiles. G Doufour Ed D’Ocagne Paris.
- d’Angela, D., Longinelli, A., 1990.** Oxygen isotopes in living mammal’s bone phosphate: further results. *Chem. Geol. Isot. Geosci. Sect.* **86**, 75–82.
- Daniels, C.B., 1984.** The importance of caudal lipid in the gecko *Phyllodactylus marmoratus*. *Herpetologica.* **40**, 337–344.
- Daudin, F.M., 1802.** Histoire Naturelle Générale et Particulière des Reptiles. Volume 2. Dufart, Paris.

- Daux, V., Lécuyer, C., Héran, M.-A., Amiot, R., Simon, L., Fourel, F., Martineau, F., Lynnerup, N., Reychler, H., Escarguel, G., 2008.** Oxygen isotope fractionation between human phosphate and water revisited. *J. Hum. Evol.* **55**, 1138–1147.
- Davenport, J., 2017.** Crying a river: how much salt-laden jelly can a leatherback turtle really eat? *J. Exp. Biol.* **220**, 1737–1744.
- Davenport, J., 2012.** Animal life at low temperature. *Springer Science & Business Media*.
- Davenport, J., 1997.** Temperature and the life-history strategies of sea turtles. *J. Therm. Biol.* **22**, 479–488.
- Davenport, J., Fraher, J., Fitzgerald, E., McLaughlin, P., Doyle, T., Harman, L., Cuffe, T., 2009.** Fat head: an analysis of head and neck insulation in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *J. Exp. Biol.* **212**, 2753–2759.
- Davenport, J., Holland, D.L., East, J., 1990.** Thermal and biochemical characteristics of the lipids of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*): evidence of endothermy. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **70**, 33–41.
- Davesne, D., Meunier, F.J., Friedman, M., Benson, R.B., Otero, O., 2018.** Histology of the endothermic opah (*Lampris* sp.) suggests a new structure–function relationship in teleost fish bone. *Biol. Lett.* **14**, 20180270.
- Davesne, D., Meunier, F.J., Schmitt, A.D., Friedman, M., Otero, O., Benson, R.B., 2019.** The phylogenetic origin and evolution of acellular bone in teleost fishes: insights into osteocyte function in bone metabolism. *Biol. Rev.* **94**, 1338–1363.
- Davis, R.W., 2019.** Metabolism and thermoregulation, in: *Marine Mammals*. Springer, pp. 57–87.
- De Andrade, M.B., Young, M.T., Desojo, J.B., Brusatte, S.L., 2010.** The evolution of extreme hypercarnivory in Metriorhynchidae (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) based on evidence from microscopic denticle morphology. *J. Vertebr. Paleontol.* **30**, 1451–1465.
- de Buffrénil, V., Laurin, M., Jouve, S., 2021.** Archosauromorpha: The Crocodylomorpha, in: *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology*. CRC Press, pp. 486–510.
- de Buffrénil, V., Mazin, J.-M., 1990.** Bone histology of the ichthyosaurs: comparative data and functional interpretation. *Paleobiology* **16**, 435–447.
- de Buffrénil, V., Mazin, J.-M., 1989.** Bone histology of *Claudiosaurus germaini* (Reptilia, Claudiosauridae) and the problem of pachyostosis in aquatic tetrapods. *Hist. Biol.* **2**, 311–322.
- de Buffrénil, V., Mazin, J.M., Pinna, G., 1993.** Some aspects of skeletal growth in Triassic and post-Triassic ichthyosaurs as revealed by bone histology. *Evol. Ecol. Biogeogr.*

- Triassic Reptil. Paleontol. Lomb. Della Soc. Sci. Nat. E Mus. Civ. Storia Nat. Milano Nuova Ser. Milan* 63–68.
- de Buffrénil, V., Quilhac, A., 2021a.** Bone tissue types: A brief account of currently used categories. *Vertebr. Skelet. Histol. Paleohistology* 147–190.
- de Buffrénil, V., Quilhac, A., 2021b.** Bone remodeling, in: *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology. CRC Press*, pp. 229–246.
- de Jacquin, J.F., 1887.** *Lacerta vivipara*, observatio Jos. Francisci de Jacquin. *Nota Acta Helvetica.* **3**, 33-34.
- De la Beche, H.T., Conybeare, W.D., 1821.** XXX.–Notice of the discovery of a new Fossil Animal, forming a link between the Ichthyosaurus and Crocodile, together with general remarks on the Osteology of the *Ichthyosaurus*. *Trans. Geol. Soc. Lond.* **1**, 559–594.
- de Margerie, E., Cubo, J., Castanet, J., 2002.** Bone typology and growth rate: testing and quantifying ‘Amprino’s rule’ in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *C. R. Biol.* **325**, 221–230.
- de Ricqlès, A., 1976.** On bone histology of fossil and living reptiles, with comments on its functional and evolutionary significance. *Morphol. Biol. Reptil.* **3**, 123–149.
- de Ricqlès, A., 1972.** Vers une histoire de la physiologie thermique. Les données histologiques et leur interprétation fonctionnelle. *Comptes Rendus Académie Sci. Paris* **275**, 1745–1748.
- de Ricqlès, A., 1969.** L’histologie osseuse envisagée comme indicateur de la physiologie thermique chez les tétrapodes fossiles. *Comptes Rendus Hebd. Séances L’Académie Sci. Ser. Sci. Nat.* **268**, 782–785.
- de Ricqlès, A.J., Padian, K., Horner, J.R., 2003.** On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa, in: *Annales de Paléontologie. Elsevier*, pp. 67–101.
- Deakins, M., Volker, J.F., 1941.** Amount of organic matter in enamel from several types of human teeth. *J. Dent. Res.* **20**, 117–121.
- Dearolf, J.L., McLellan, W.A., Dillaman, R.M., Frierson Jr, D., Pabst, D.A., 2000.** Precocial development of axial locomotor muscle in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *J. Morphol.* **244**, 203–215.
- Deecke, V.B., Ford, J.K., Slater, P.J., 2005.** The vocal behaviour of mammal-eating killer whales: communicating with costly calls. *Anim. Behav.* **69**, 395–405.
- Dejours, P., 1987.** Water and air physical characteristics and their physiological consequences. *Comp. Physiol. Life Water Land* **9**, 3-11.

- Dellabianca, N.A., Hohn, A.A., Goodall, R.N.P., 2011.** Age estimation and growth layer patterns in teeth of Commerson's dolphins (*Cephalorhynchus c. commersonii*) in subantarctic waters.
- Delsett, L.L., Druckenmiller, P.S., Roberts, A.J., Hurum, J.H., 2018.** A new specimen of *Palvennia hoybergeti*: implications for cranial and pectoral girdle anatomy in ophthalmosaurid ichthyosaurs. *PeerJ* **6**, e5776.
- Delsett, L.L., Friis, H., Kölbl-Ebert, M., Hurum, J.H., 2022.** The soft tissue and skeletal anatomy of two Late Jurassic ichthyosaur specimens from the Solnhofen archipelago. *PeerJ* **10**, e13173.
- Delsett, L.L., Hurum, J.H., 2012.** Gross internal structure and microstructure of plesiosaur limb bones from the Late Jurassic, central Spitsbergen. *Nor. J. Geol. Geol. Foren.* **92**.
- Delsett, L.L., Novis, L.K., Roberts, A.J., Koevoets, M.J., Hammer, Ø., Druckenmiller, P.S., Hurum, J.H., 2016.** The Slottsmøya marine reptile Lagerstätte: depositional environments, taphonomy and diagenesis. *Geol. Soc. Lond. Spec. Publ.* **434**, 165–188.
- Delsett, L.L., Robert, A.J., Druckenmiller, P.S., Hurum, J.H., 2019.** Osteology and phylogeny of Late Jurassic ichthyosaurs from the Slottsmøya Member Lagerstätte (Spitsbergen, Svalbard). *Acta Palaeontol. Pol.* **64**, 717-743.
- Delsett, L.L., Roberts, A.J., Druckenmiller, P.S., Hurum, J.H., 2017.** A new ophthalmosaurid (Ichthyosauria) from Svalbard, Norway, and evolution of the ichthyopterygian pelvic girdle. *PloS One* **12**, e0169971.
- Depocas, F., Hart, J.S., Fisher, H.D., 1971.** Sea water drinking and water flux in starved and in fed harbor seals, *Phoca vitulina*. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* **49**, 53–62.
- Dera, G., Brigaud, B., Monna, F., Laffont, R., Pucéat, E., Deconinck, J.-F., Pellenard, P., Joachimski, M.M., Durlet, C., 2011.** Climatic ups and downs in a disturbed Jurassic world. *Geology* **39**, 215–218.
- Dera, G., Donnadieu, Y., 2012.** Modeling evidences for global warming, Arctic seawater freshening, and sluggish oceanic circulation during the Early Toarcian anoxic event. *Paleoceanography* **27**: PA2211.
- Dera, G., Prunier, J., Smith, P.L., Haggart, J.W., Popov, E., Guzhov, A., Rogov, M., Delsate, D., Thies, D., Cuny, G., 2015.** Nd isotope constraints on ocean circulation, paleoclimate, and continental drainage during the Jurassic breakup of Pangea. *Gondwana Res.* **27**, 1599–1615.
- Dera, G., Pucéat, E., Pellenard, P., Neige, P., Delsate, D., Joachimski, M.M., Reisberg, L., Martinez, M., 2009.** Water mass exchange and variations in seawater temperature in

- the NW Tethys during the Early Jurassic: evidence from neodymium and oxygen isotopes of fish teeth and belemnites. *Earth Planet. Sci. Lett.* **286**, 198–207.
- Dial, B.E., Fitzpatrick, L.C., 1981.** The energetic costs of tail autotomy to reproduction in the lizard *Coleonyx brevis* (Sauria: Gekkonidae). *Oecologia* **51**, 310–317.
- Dick, D.G., Maxwell, E.E., 2015.** The evolution and extinction of the ichthyosaurs from the perspective of quantitative ecospace modelling. *Biol. Lett.* **11**, 20150339.
- Dick, D.G., Schweigert, G., Maxwell, E.E., 2016.** Trophic niche ontogeny and palaeoecology of early Toarcian *Stenopterygius* (Reptilia: Ichthyosauria). *Palaeontology* **59**, 423–431.
- Dickson, K.A., Graham, J.B., 2004.** Evolution and consequences of endothermy in fishes. *Physiol. Biochem. Zool.* **77**, 998–1018.
- Dizon, A.E., Don Stevens, E., Neill, W.H., Magnuson, J.J., 1974.** Sensitivity of restrained skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) to abrupt increases in temperature. *Comp. Biochem. Physiol. A* **49**, 291–299.
- Dole, M., Lane, G.A., Rudd, D.P., Zaukelies, D.A., 1954.** Isotopic composition of atmospheric oxygen and nitrogen. *Geochim. Cosmochim. Acta* **6**, 65–78.
- Donnadieu, Y., Godd ris, Y., Pierrehumbert, R., Dromart, G., Fluteau, F., Jacob, R., 2006.** A GEOCLIM simulation of climatic and biogeochemical consequences of Pangea breakup. *Geochem. Geophys. Geosystems* **7**, Q11019, doi:10.1029/2006GC001278.
- Doughty, P., Shine, R., Lee, M.S., 2003.** Energetic costs of tail loss in a montane scincid lizard. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **135**, 215–219.
- Driessens, F.C., Verbeeck, R.K., 1990.** Biominerals. *CRC press*.
- Dromart, G., Garcia, J.-P., Picard, S., Atrops, F., L cuyer, C., Sheppard, S.M.F., 2003.** Ice age at the Middle–Late Jurassic transition? *Earth Planet. Sci. Lett.* **213**, 205–220.
- Druckenmiller, P.S., Hurum, J.H., Knutsen, E.M., Nakrem, H.A., 2012.** Two new ophthalmosaurids (Reptilia: Ichthyosauria) from the Agardhfjellet Formation (Upper Jurassic: Volgian/Tithonian), Svalbard, Norway. *Nor. J. Geol. Nor. Geol. Foren.* **92**, 311–339.
- Druckenmiller, P.S., Russel, A.P., 2006.** A new elasmosaurid plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Lower Cretaceous Clearwater Formation, northeastern Alberta, Canada. *Paludicola* **5**, 184–199.
- Duchene, S., Frey, A., Alfaro-N n ez, A., Dutton, P.H., Thomas P. Gilbert, M., Morin, P.A., 2012.** Marine turtle mitogenome phylogenetics and evolution. *Mol. Phylogenet. Evol.* **65**, 241–250. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.06.010>

- Dugué, O., Fily, G., Rioult, M., 1998.** Le Jurassique des côtes du Calvados : biostratigraphie, sédimentologie, paléoécologie, paléogéographie et stratigraphie séquentielle. *Bull. Trimest. Société Géologique Normandie Amis Muséum Havre* **85**, 3–132.
- Dunham, A.E., Overall, K.L., Porter, W.P., Forster, C.A., 1989.** Implications of ecological energetics and biophysical and developmental constraints for life-history variation in dinosaurs, in: Farlow, J.O. (Ed.), *Paleobiology of the Dinosaurs. Geological Society of America*, p. 0. <https://doi.org/10.1130/SPE238-p1>
- Dunkin, R.C., McLellan, W.A., Blum, J.E., Pabst, D.A., 2005.** The ontogenetic changes in the thermal properties of blubber from Atlantic bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *J. Exp. Biol.* **208**, 1469–1480.
- Dunson, W.A., 1969.** Electrolyte excretion by the salt gland of the Galapagos marine iguana. *Am. J. Physiol.-Leg. Content* **216**, 995–1002.
- Dunson, W.A., Dunson, M.K., 1979.** A possible new salt gland in a marine homalopsid snake (*Cerberus rhynchops*). *Copeia* **1979**, 661–672.
- Dunson, W.A., Mazzotti, F.J., 1989.** Salinity as a limiting factor in the distribution of reptiles in Florida Bay: a theory for the estuarine origin of marine snakes and turtles. *Bull. Mar. Sci.* **44**, 229–244.
- Dunson, W.A., Moll, E.O., 1980.** Osmoregulation in sea water of hatchling emydid turtles, *Callagur borneoensis*, from a Malaysian sea beach. *J. Herpetol.* **14**, 31–36.
- Dunson, W.A., Packer, R.K., Dunson, M.K., 1971.** Sea snakes: an unusual salt gland under the tongue. *Science* **173**, 437–441.
- Dypvik, H., Eikeland, T.A., Backer-Owe, K., Andresen, A., Johanen, H., Elverhøi, A., Nagy, J., Haremo, P., Biærke, T., 1991.** The Janusfjellet Subgroup (Bathonian to Hauterivian) on central Spitsbergen: a revised lithostratigraphy. *Polar Res.* **9**, 21–44.
- Eagle, R.A., Schauble, E.A., Tripathi, A.K., Tütken, T., Hulbert, R.C., Eiler, J.M., 2010.** Body temperatures of modern and extinct vertebrates from ¹³C-¹⁸O bond abundances in bioapatite. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **107**, 10377–10382.
- Eagle, R.A., Tütken, T., Martin, T.S., Tripathi, A.K., Fricke, H.C., Connely, M., Cifelli, R.L., Eiler, J.M., 2011.** Dinosaur body temperatures determined from isotopic (¹³C-¹⁸O) ordering in fossil biominerals. *Science* **333**, 443–445.
- Edgar, G.J., Alexander, T.J., Lefcheck, J.S., Bates, A.E., Kininmonth, S.J., Thomson, R.J., Duffy, J.E., Costello, M.J., Stuart-Smith, R.D., 2017.** Abundance and local-scale processes contribute to multi-phyta gradients in global marine diversity. *Sci. Adv.* **3**, e1700419.

- Else, P.L., Hulbert, A.J., 1987.** Evolution of mammalian endothermic metabolism: "leaky" membranes as a source of heat. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* **253**, R1–R7.
- Else, P.L., Hulbert, A.J., 1981.** Comparison of the "mammal machine" and the "reptile machine": energy production. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* **240**, R3–R9.
- Else, P.L., Windmill, D.J., Markus, V., 1996.** Molecular activity of sodium pumps in endotherms and ectotherms. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* **271**, R1287–R1294.
- Elsner, R., Pirie, J., Kenney, D.D., Schemmer, S., 1974.** Functional circulatory anatomy of cetacean appendages. *Funct. Anat. Mar. Mamm.* **2**, 143–159.
- Epstein, S., Buchsbaum, R., Lowenstam, H.A., Urey, H.C., 1953.** Revised carbonate-water isotopic temperature scale. *Geol. Soc. Am. Bull.* **64**, 1315–1326.
- Epstein, S., Zeiri, L., 1988.** Oxygen and carbon isotopic compositions of gases respired by humans. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **85**, 1727–1731.
- Erdsack, N., McCully Phillips, S.R., Rommel, S.A., Pabst, D., McLellan, W.A., Reynolds, J.E., 2018.** Heat flux in manatees: an individual matter and a novel approach to assess and monitor the thermal state of Florida manatees (*Trichechus manatus latirostris*). *J. Comp. Physiol. B* **188**, 717–727.
- Erickson, G.M., 1996.** Daily deposition of dentine in juvenile *Alligator* and assessment of tooth replacement rates using incremental line counts. *J. Morphol.* **228**, 189–194.
- Eriksson, M.E., De La Garza, R., Horn, E., Lindgren, J., 2022.** A review of ichthyosaur (Reptilia, Ichthyopterygia) soft tissues with implications for life reconstructions. *Earth-Sci. Rev.* **226**, 103965.
- Erwin, D.H., 1990.** Carboniferous-Triassic gastropod diversity patterns and the Permo-Triassic mass extinction. *Paleobiology* **16**, 187–203.
- Espregueira Themudo, G., Alves, L.Q., Machado, A.M., Lopes-Marques, M., Da Fonseca, R.R., Fonseca, M., Ruivo, R., Castro, L.F.C., 2020.** Losing genes: the evolutionary remodeling of cetacea skin. *Front. Mar. Sci.* **7**, 912.
- Evans, D.H., Claiborne, J.B., 2008.** Osmotic and ionic regulation in fishes, in: *Osmotic and Ionic Regulation*. CRC Press, pp. 295–366.
- Favilla, A.B., Costa, D.P., 2020.** Thermoregulatory strategies of diving air-breathing marine vertebrates: A review. *Front. Ecol. Evol.* **8**, 555509.

- Feng, D., Tütken, T., Löffler, N., Tröster, G., Pack, A., 2022.** Isotopically anomalous metabolic oxygen in marine vertebrates as physiology and atmospheric proxy. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 328, 85-102, <https://doi.org/10.1016/j.gca.2022.05.008>.
- Fernández, M., Gasparini, Z., 2008.** Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*: implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms. *Naturwissenschaften* **95**, 79–84.
- Fernández, M., Gasparini, Z., 2000.** Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance. *Lethaia* **33**, 269–276.
- Fernández, M.S., 1997.** A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin, northwestern Patagonia, Argentina. *J. Paleontol.* **71**, 479–484.
- Fernández, M.S., Archuby, F., Talevi, M., Ebner, R., 2005.** Ichthyosaurian eyes: paleobiological information content in the sclerotic ring of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria, Ophthalmosauria). *J. Vertebr. Paleontol.* **25**, 330–337.
- Fischer, V., Bardet, N., Benson, R.B., Arkhangelsky, M.S., Friedman, M., 2016.** Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility. *Nat. Commun.* **7**, 1–11.
- Fischer, V., Cappetta, H., Vincent, P., Garcia, G., Goolaerts, S., Martin, J.E., Roggero, D., Valentin, X., 2014.** Ichthyosaurs from the French Rhaetian indicate a severe turnover across the Triassic–Jurassic boundary. *Naturwissenschaften* **101**, 1027–1040.
- Fisher, J.A., Frank, K.T., Petrie, B., Leggett, W.C., Shackell, N.L., 2008.** Temporal dynamics within a contemporary latitudinal diversity gradient. *Ecol. Lett.* **11**, 883–897.
- Fitzinger, L., 1843.** *Systema Reptilium, Fasciculus Primus, Ambyglossae*. Vienna: Braumüller et Seidel.
- Fleischle, C.V., Wintrich, T., Sander, P.M., 2018.** Quantitative histological models suggest endothermy in plesiosaurs. *PeerJ* **6**, e4955.
- Flower, W.H., 1867.** IV. Description of the Skeleton of *Inia geoffrensis* and of the Skull of *Pontoporia blainvillii*, with Remarks on the Systematic Position of these Animals in the Order Cetacea. The Transactions of the Zoological Society of London - Wiley Online Library.
- Flower, W.H., 1864.** Notes on the skeletons of whales in the principal museums of Holland and Belgium, with descriptions of two species apparently new to science, in: Proceedings of the Zoological Society of London. pp. 384–420.
- Folkow, L.P., Blix, A.S., 1992.** Metabolic rates of minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) in cold water. *Acta Physiol. Scand.* **146**, 141–150.

- Fordyce, R.E., 2018.** Cetacean evolution, in: Encyclopedia of Marine Mammals. *Elsevier*, pp. 180–185.
- Forrest, R., 2003.** Evidence for scavenging by the marine crocodile *Metriorhynchus* on the carcass of a plesiosaur. *Proc. Geol. Assoc.* **114**, 363–366.
- Forrest, R., Oliver, N., 2003.** Ichthyosaurs and plesiosaurs from the lower Spilsby sandstone member (upper Jurassic), North Lincolnshire. *Proc. Yorks. Geol. Soc.* **54**, 269–275.
- Fourel, F., Martineau, F., Eموke Tóth, E., Görög, A., Escarguel, G., Lécuyer, C., 2015.** Carbon and oxygen isotope variability among foraminifera and ostracod carbonated shells. *Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska Sect. AAA–Physica.* **70**, 133–156.
- Fourel, F., Martineau, F., Lécuyer, C., Kupka, H.-J., Lange, L., Ojeimi, C., Seed, M., 2011.** $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratio measurements of inorganic and organic materials by elemental analysis–pyrolysis–isotope ratio mass spectrometry continuous-flow techniques. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **25**, 2691–2696.
- Fraas, E., 1902.** Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura unter specieller Berücksichtigung von *Dacosaurus* und *Geosaurus*. *Palaeontogr.* **1846-1933**, 1–72.
- Fraas, E., 1901.** Die Meerkrokodile (Thalattosuchia ng) eine neue Sauriergruppe der Juraformation. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg* **57**, 409–418
- Frair, W., Ackman, R.G., Mrosovsky, N., 1972.** Body temperature of *Dermochelys coriacea*: warm turtle from cold water. *Science* **177**, 791–793.
- Frakes, L.A., Francis, J.E., Syktus, J.I., 1992.** Climate modes of the Phanerozoic.
- Franck, J.P., Slight-Simcoe, E., Wegner, N.C., 2019.** Endothermy in the smalleye opah (*Lampris incognitus*): a potential role for the uncoupling protein sarcolipin. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **233**, 48–52.
- Fraser, G.J., Berkovitz, B.K., Graham, A., Smith, M.M., 2006.** Gene deployment for tooth replacement in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): a developmental model for evolution of the osteichthyan dentition. *Evol. Dev.* **8**, 446–457.
- Fraser, G.J., Bloomquist, R.F., Streelman, J.T., 2013.** Common developmental pathways link tooth shape to regeneration. *Dev. Biol.* **377**, 399–414.
- Frey, E., Buchy, M.-C., Stinnesbeck, W., López-Oliva, J.G., 2002.** *Geosaurus vignaudi* n. sp. (Crocodyliformes: Thalattosuchia), first evidence of metriorhynchid crocodylians in the Late Jurassic (Tithonian) of central-east Mexico (State of Puebla). *Can. J. Earth Sci.* **39**, 1467–1483.
- Frey, E., Mulder, E.W., Stinnesbeck, W., Rivera-Sylva, H.E., Padilla-Gutiérrez, J.M., González-González, A.H., 2017.** A new polycotyloid plesiosaur with extensive soft

- tissue preservation from the early Late Cretaceous of northeast Mexico. *Bol. Soc. Geológica Mex.* **69**, 87–134.
- Friedlingstein, P., Jones, M.W., O’Sullivan, M., Andrew, R.M., Bakker, D.C., Hauck, J., Le Quéré, C., Peters, G.P., Peters, W., Pongratz, J., 2022.** Global carbon budget 2021. *Earth Syst. Sci. Data* **14**, 1917–2005.
- Friedman, I., O’Neil, J., Cebula, G., 1982.** Two new carbonate stable-isotope standards. *Geostand. Newsl.* **6**, 11–12.
- Fudge, D.S., Stevens, E.D., 1996.** The visceral retia mirabilia of tuna and sharks: an annotated translation and discussion of the Eschricht and Müller 1835 paper and related papers.
- Furukawa, S., Chiang, W.C., Watanabe, S., Hung, H.M., Lin, H.C., Yeh, H.M., Wang, S.P., Tone, K., Kawabe, R., 2015.** The first record of peritoneal cavity temperature recording in free-swimming dolphinfish *Coryphaena hippurus* by using archival tags, on the east coast of Taiwan. *J Aquacult Mar Biol* **2**, 00032.
- Gabriele, C.M., Lockyer, C., Straley, J.M., Jurasz, C.M., Kato, H., 2010.** Sighting history of a naturally marked humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) suggests ear plug growth layer groups are deposited annually. *Mar. Mammal Sci.* **26**, 443–450.
- Gandola, R., Buffetaut, E., Monaghan, N., Dyke, G., 2006.** Salt glands in the fossil crocodile *Metrriorhynchus*. *J. Vertebr. Paleontol.* **26**, 1009–1010.
- Gao, T., Li, D.-Q., Li, L.-F., Yang, J.-T., 2019.** The first record of freshwater plesiosaurian from the Middle Jurassic of Gansu, NW China, with its implications to the local palaeobiogeography. *J. Palaeogeogr.* **8**, 1–8.
- Gasser, J.A., Kneissel, M., 2017.** Bone physiology and biology, in: Bone Toxicology. *Springer*, pp. 27–94.
- Gat, J.R., Shemesh, A., Tziperman, E., Hecht, A., Georgopoulos, D., Basturk, O., 1996.** The stable isotope composition of waters of the eastern Mediterranean Sea. *J. Geophys. Res. Oceans* **101**, 6441–6451.
- Gearty, W., McClain, C.R., Payne, J.L., 2018.** Energetic tradeoffs control the size distribution of aquatic mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **115**, 4194–4199.
- Gehler, A., Tütken, T., Pack, A., 2011.** Triple oxygen isotope analysis of bioapatite as tracer for diagenetic alteration of bones and teeth. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **310**, 84–91. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.04.014>.
- Giacaman, R.A., Perez, V.A., Carrera, C.A., 2016.** Mineralization processes in hard tissues: Teeth, in: Biomineralization and Biomaterials. *Elsevier*, pp. 147–185.
- Giacometti, L., 1967.** The skin of the whale (*Balaenoptera physalus*). *Anat. Rec.* **159**, 69–75.

- Gienger, C.M., Brien, M.L., Tracy, C.R., Manolis, S.C., Webb, G.J., Seymour, R.S., Christian, K.A., 2017.** Ontogenetic comparisons of standard metabolism in three species of crocodylians. *PLoS One* **12**, e0171082.
- Gill, T., 1865.** On two species of Delphinidae, from California, in the Smithsonian Institution. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* **17**, 177–178.
- Glimcher, M.J., 2006.** Bone: nature of the calcium phosphate crystals and cellular, structural, and physical chemical mechanisms in their formation. *Rev. Mineral. Geochem.* **64**, 223–282.
- Godefroit, P., 1993.** Les grands ichthyosaures sinémuriens d’Arlon. *Bull. L’Institut R. Sci. Nat. Belg. Sci. Terre* **63**, 25–71.
- Goedert, J., Amiot, R., Arnaud-Godet, F., Cuny, G., Fourel, F., Hernandez, J.-A., Pedreira-Segade, U., Lécuyer, C., 2017.** Miocene (Burdigalian) seawater and air temperatures estimated from the geochemistry of fossil remains from the Aquitaine Basin, France. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **481**, 14–28.
- Goff, G.P., Stenson, G.B., 1988.** Brown adipose tissue in leatherback sea turtles: a thermogenic organ in an endothermic reptile? *Copeia* **1988**, 1071–1075.
- Goldberg, M., Kulkarni, A.B., Young, M., Boskey, A., 2011.** Dentin: Structure, Composition and Mineralization: The role of dentin ECM in dentin formation and mineralization. *Front. Biosci. Elite Ed.* **3**, 711.
- Goldman, K.J., 1997.** Regulation of body temperature in the white shark, *Carcharodon carcharias*. *J. Comp. Physiol. B* **167**, 423–429.
- Goldsmith, R., Sladen, W.J.L., 1961.** Temperature regulation of some Antarctic penguins. *J. Physiol.* **157**, 251.
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D., Ogg, G.M., 2020.** Geologic time scale 2020. *Elsevier*.
- Grady, J.M., Enquist, B.J., Dettweiler-Robinson, E., Wright, N.A., Smith, F.A., 2014.** Evidence for mesothermy in dinosaurs. *Science* **344**, 1268–1272.
- Graham, J.B., Dickson, K.A., 2001.** Anatomical and physiological specializations for endothermy. *Fish Physiol.* **19**, 121–165.
- Graham, J.B., Koehn, F.J., Dickson, K.A., 1983.** Distribution and relative proportions of red muscle in scombrid fishes: consequences of body size and relationships to locomotion and endothermy. *Can. J. Zool.* **61**, 2087–2096.
- Gray, J.E., 1844.** Catalogue of the Tortoises, Crocodiles, and Amphibians, in the Collection of the British Museum. order of the Trustees.

- Gray, John Edward, 1825.** A synopsis of the genera of reptiles and Amphibia, with a description of some new species. *Ann. Philos.* **10**, 193–217.
- Gray, John E., 1825.** Outline of an attempt at the disposition of the Mammalia into tribes and families with a list of the genera apparently appertaining to each tribe. *Ann Philosns* **10**, 337–344.
- Gray, J.E., 1821.** On the natural arrangement of vertebrate mammals. *Lond. Med. Repos.* **15**, 296–310.
- Green, D.R., Olack, G., Colman, A.S., 2018.** Determinants of blood water $\delta^{18}\text{O}$ variation in a population of experimental sheep: Implications for paleoclimate reconstruction. *Chem. Geol.* **485**, 32–43.
- Greene, H.W., 1970.** Reproduction in a Mexican xantusiid lizard, *Lepidophyma tuxtlae*. *J. Herpetol.* **4**, 85–87.
- Greer, A.E., Lazell, J.D., Wright, R.M., 1973.** Anatomical evidence for a counter-current heat exchanger in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *Nature* **244**, 181–181.
- Greer, R.J., Cohn, L.A., Dodam, J.R., Wagner-Mann, C.C., Mann, F.A., 2007.** Comparison of three methods of temperature measurement in hypothermic, euthermic, and hyperthermic dogs. *J. Am. Vet. Med. Assoc.* **230**, 1841–1848.
- Grémillet, D., Tuschy, I., Kierspel, M., 1998.** Body temperature and insulation in diving great cormorants and European shags. *Funct. Ecol.* **12**, 386–394.
- Grigg, G.C., Beard, L.A., Augee, M.L., 2004.** The evolution of endothermy and its diversity in mammals and birds. *Physiol. Biochem. Zool.* **77**, 982–997.
- Guinet, C., 2018.** L'éléphant de mer, un phoque d'exception pour les études océanographiques et d'écologie marine. *IPEV* 28–39.
- Guinet, C., 1992.** Comportement de chasse des orques (*Orcinus orca*) autour des îles Crozet. *Can. J. Zool.* **70**, 1656–1667.
- Guinet, C., 1991.** Intentional stranding apprenticeship and social play in killer whales (*Orcinus orca*). *Can. J. Zool.* **69**, 2712–2716.
- Guinet, C., Domenici, P., de Stephanis, R., Barrett-Lennard, L., Ford, J.K.B., Verborgh, P., 2007.** Killer whale predation on bluefin tuna: exploring the hypothesis of the endurance-exhaustion technique. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **347**, 111–119.
- Guppy, M., Hulbert, W.C., Hochachka, P.W., 1979.** Metabolic sources of heat and power in tuna muscles: II. Enzyme and metabolite profiles. *J. Exp. Biol.* **82**, 303–320.
- Gutarra, S., Moon, B.C., Rahman, I.A., Palmer, C., Lautenschlager, S., Brimacombe, A.J., Benton, M.J., 2019.** Effects of body plan evolution on the hydrodynamic drag and energy requirements of swimming in ichthyosaurs. *Proc. R. Soc. B* **286**, 20182786.

- Guy, R.D., Berry, J.A., Fogel, M.L., Hoering, T.C., 1989.** Differential fractionation of oxygen isotopes by cyanide-resistant and cyanide-sensitive respiration in plants. *Planta* **177**, 483–491.
- Guy, R.D., Fogel, M.L., Berry, J.A., 1993.** Photosynthetic fractionation of the stable isotopes of oxygen and carbon. *Plant Physiol.* **101**, 37–47.
- Haeckel, E., 1866.** Generelle morphologie der organismen. Reimer, Berlin.
- Halas, S., Skrzypek, G., Meier-Augenstein, W., Pelc, A., Kemp, H.F., 2011.** Inter-laboratory calibration of new silver orthophosphate comparison materials for the stable oxygen isotope analysis of phosphates. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **25**, 579–584.
- Halcrow, S.E., Rooney, J., Beavan, N., Gordon, K.C., Tayles, N., Gray, A., 2014.** Assessing Raman spectroscopy as a prescreening tool for the selection of archaeological bone for stable isotopic analysis, *PLoS One* **9**, e98462.
- Hallam, A., 1993.** Jurassic climates as inferred from the sedimentary and fossil record. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **341**, 287–296.
- Hallam, A., 1985.** A review of Mesozoic climates. *J. Geol. Soc.* **142**, 433–445.
- Hallam, A., 1967.** The depth significance of shales with bituminous laminae. *Mar. Geol.* **5**, 481–493.
- Halstead, L.B., 1960.** A review of Upper Jurassic pliosaurs. *Bulletin of the British Museum of Natural History* **4**, 145–189.
- Hammel, H.T., Elsner, R.W., Heller, H.C., Maggert, J.A., Bainton, C.R., 1977.** Thermoregulatory responses to altering hypothalamic temperature in the harbor seal. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* **232**, R18–R26.
- Hammer, Ø., Collignon, M., Nakrem, H.A., 2012.** Organic carbon isotope chemostratigraphy and cyclostratigraphy in the Volgian of Svalbard. *Nor. J. Geol. Geol. Foren.* **92**.
- Hammer, Ø., Nakrem, H.A., Little, C.T., Hryniewicz, K., Sandy, M.R., Hurum, J.H., Druckenmiller, P., Knutsen, E.M., Høyberget, M., 2011.** Hydrocarbon seeps from close to the Jurassic–Cretaceous boundary, Svalbard. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **306**, 15–26.
- Hammer, W.R., Collinson, J.W., Askin, R.A., Hickerson, W.J., 2004.** The first Upper Triassic vertebrate locality in Antarctica. *Gondwana Res.* **7**, 199–204.
- Hampton, I.F.G., Whittow, G.C., Szekerczes, J., Rutherford, S., 1971.** Heat transfer and body temperature in the Atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *Int. J. Biometeorol.* **15**, 247–253.

- Haq, B.U., Hardenbol, J., Vail, P.R., 1988.** Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, **42**, 71-108.
- Harcourt, R., Sequeira, A.M., Zhang, X., Roquet, F., Komatsu, K., Heupel, M., McMahon, C., Whoriskey, F., Meekan, M., Carroll, G., 2019.** Animal-borne telemetry: an integral component of the ocean observing toolkit. *Front. Mar. Sci.* **6**, 326.
- Harding, L., Jackson, A., Barnett, A., Donohue, I., Halsey, L., Huveneers, C., Meyer, C., Papastamatiou, Y., Semmens, J.M., Spencer, E., 2021.** Endothermy makes fishes faster but does not expand their thermal niche. *Funct. Ecol.* **35**, 1951–1959.
- Hardwicke, T., Gray, J.E., 1828.** A Synopsis of the Species of Saurian Reptiles: Collected in India by Major-General Hardwicke W. Phillips. *Zool. J.* **3**, 213–229.
- Harrell Jr, T.L., Pérez-Huerta, A., Suarez, C.A., 2016.** Endothermic mosasaurs? Possible thermoregulation of Late Cretaceous mosasaurs (Reptilia, Squamata) indicated by stable oxygen isotopes in fossil bioapatite in comparison with coeval marine fish and pelagic seabirds. *Palaeontology* **59**, 351–363.
- Hartman, F.A., Lessler, M.A., 1964.** Erythrocyte measurements in fishes amphibia, and reptiles. *Biol. Bull.* **126**, 83–88.
- Hashimoto, O., Ohtsuki, H., Kakizaki, T., Amou, K., Sato, R., Doi, S., Kobayashi, S., Matsuda, A., Sugiyama, M., Funaba, M., 2015.** Brown adipose tissue in cetacean blubber. *PLoS One* **10**.
- Hay, O.P., 1930.** Second bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America. *Carnegie Institution of Washington, Washington, D. C.*, 390. **2**, 1-1074
- Hay, W.W., 2009.** Cretaceous oceans and ocean modeling. *SEPM Spec. Publ.* **91**, 243–271.
- Hay, W.W., Floegel, S., 2012.** New thoughts about the Cretaceous climate and oceans. *Earth-Sci. Rev.* **115**, 262–272.
- Hayward, J.S., Lisson, P.A., 1992.** Evolution of brown fat: its absence in marsupials and monotremes. *Can. J. Zool.* **70**, 171–179.
- Heath, M.E., McGinnis, S.M., 1980.** Body temperature and heat transfer in the green sea turtle, *Chelonia mydas*. *Copeia* 767–773.
- Heath, M.E., Ridgway, S.H., 1999.** How dolphins use their blubber to avoid heat stress during encounters with warm water. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* **276**, R1188–R1194.
- Hecker, N., Sharma, V., Hiller, M., 2017.** Transition to an aquatic habitat permitted the repeated loss of the pleiotropic KLK8 gene in mammals. *Genome Biol. Evol.* **9**, 3179–3188.

- Hedges, R.E., 2002.** Bone diagenesis: an overview of processes. *Archaeometry* **44**, 319–328.
- Heinrich, B., 1981.** Energetics of honeybee swarm thermoregulation. *Science* **212**, 565–566.
- Henwood, T.A., Ogren, L.H., 1987.** Distribution and migrations of immature Kemp’s Ridley turtles (*Lepidochelys kempi*) and Green turtles (*Chelonia mydas*) Off Florida, Georgia, and North Carolina. *Gulf Mex. Sci.* **9**, 11.
- Herczeg, G., Kovacs, T., Hettyey, A., Merilä, J., 2003.** To thermoconform or thermoregulate? An assessment of thermoregulation opportunities for the lizard *Zootoca vivipara* in the subarctic. *Polar Biol.* **26**, 486–490.
- Herrera, Y., Fernandez, M.S., Lamas, S.G., Campos, L., Talevi, M., Gasparini, Z., 2017.** Morphology of the sacral region and reproductive strategies of Metriorhynchidae: a counter-inductive approach. *Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinb.* **106**, 247–255.
- Herrera, Y., Gasparini, Z., Fernández, M.S., 2015.** *Purranisaurus potens* Rusconi, an enigmatic metriorhynchid from the Late Jurassic–Early Cretaceous of the Neuquén Basin. *J. Vertebr. Paleontol.* **35**, e904790.
- Hesselbo, S.P., Gröcke, D.R., Jenkyns, H.C., Bjerrum, C.J., Farrimond, P., Morgans Bell, H.S., Green, O.R., 2000.** Massive dissociation of gas hydrate during a Jurassic oceanic anoxic event. *Nature* **406**, 392–395.
- Hesselbo, S.P., Pieńkowski, G., 2011.** Stepwise atmospheric carbon-isotope excursion during the Toarcian oceanic anoxic event (Early Jurassic, Polish Basin). *Earth Planet. Sci. Lett.* **301**, 365–372.
- Heyning, J.E., 2001.** Thermoregulation in feeding baleen whales: Morphological and physiological evidence. *Aquat. Mamm.* **27**, 284–288.
- Heyning, J.E., Dahlheim, M.E., 1988.** *Orcinus orca*. *Mamm. Species* 1–9.
- Hochachka, P.W., 1974.** Regulation of heat production at the cellular level., in: Federation Proceedings. pp. 2162–2169.
- Hochscheid, S., Bentivegna, F., Speakman, J.R., 2002.** Regional blood flow in sea turtles: implications for heat exchange in an aquatic ectotherm. *Physiol. Biochem. Zool.* **75**, 66–76.
- Hoffman, L.C., Fisher, P.P., Sales, J., 2000.** Carcass and meat characteristics of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*). *J. Sci. Food Agric.* **80**, 390–396.
- Hohn, A.A., 2009.** Age estimation, in: Encyclopedia of Marine Mammals. *Elsevier*, pp. 11–17.
- Hohn, A.A., Scott, M.D., Wells, R.S., Sweeney, J.C., Irvine, A.B., 1989.** Growth layers in teeth from known-age, free-ranging bottlenose dolphins. *Mar. Mammal Sci.* **5**, 315–342.

- Hohtola, E., 2004.** Shivering thermogenesis in birds and mammals, in: Life in the Cold: Evolution, Mechanisms, Adaptation, and Application. *12th International Hibernation Symposium. Institute of Arctic Biology*, pp. 241–252.
- Hollund, H.I., Arts, N., Jans, M.M.E., Kars, H., 2015.** Are teeth better? Histological characterization of diagenesis in archaeological bone–tooth pairs and a discussion of the consequences for archaeometric sample selection and analyses. *Int. J. Osteoarchaeol.* **25**, 901–911.
- Holmes, W.N., McBean, R.L., 1964.** Some aspects of electrolyte excretion in the green turtle, *Chelonia mydas mydas*. *J. Exp. Biol.* **41**, 81–90.
- Holz, M., 2015.** Mesozoic paleogeography and paleoclimates—a discussion of the diverse greenhouse and hothouse conditions of an alien world. *J. South Am. Earth Sci.* **61**, 91–107.
- Horita, J., Wesolowski, D.J., 1994.** Liquid-vapor fractionation of oxygen and hydrogen isotopes of water from the freezing to the critical temperature. *Geochim. Cosmochim. Acta* **58**, 3425–3437.
- Horner, J.R., Weishampel, D.B., 1988.** A comparative embryological study of two ornithischian dinosaurs. *Nature* **332**, 256–257.
- Horsfield, T., 1821.** XIV. Systematic arrangement and description of birds from the island of Java. *Trans. Linn. Soc. Lond.* **13**, 133–200.
- Hou, L., Zhou, Z., Martin, L.D., Feduccia, A., 1995.** A beaked bird from the Jurassic of China. *Nature* **377**, 616–618.
- Houssaye, A., 2013.** Bone histology of aquatic reptiles: what does it tell us about secondary adaptation to an aquatic life? *Biol. J. Linn. Soc.* **108**, 3–21.
- Houssaye, A., Fish, F.E., 2016.** Functional (secondary) adaptation to an aquatic life in vertebrates: an introduction to the symposium. *Integr. Comp. Biol.* **56**, 1266–1270.
- Houssaye, A., Scheyer, T.M., Kolb, C., Fischer, V., Sander, P.M., 2014.** A new look at ichthyosaur long bone microanatomy and histology: implications for their adaptation to an aquatic life. *PLoS One* **9**, e95637.
- Hoyle, W.E., 1885.** Diagnosis of new species of Cephalopoda collected during the cruise of HMS 'Challenger' Part I: The Octopoda. *Ann. Mag. Nat. Hist.* **15**, 222–236.
- Hua, S., 1994.** Hydrodynamique et modalités d'allegement chez *Metriorhynchus superciliosus* (Crocodylia, Thalattosuchia) : implications paléoécologiques. *Neues Jahrb. Für Geol. Paläontol. Abh.* **193**, 1–19.

- Hua, S., de Buffrénil, V., 1996.** Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). *J. Vertebr. Paleontol.* **16**, 703–717.
- Hua, S., Vignaud, P., Atrops, F., Clément, A., 2000.** *Enaliosuchus macrospondylus* Koken, 1883 (Crocodylia, Metriorhynchidae) du Valanginien de Barret-le-Bas (Hautes Alpes, France) : un cas unique de remontée des narines externes parmi les crocodiliens. *Géobios* **33**, 467–474.
- Hubbs, C.L., 1947.** *Lamna ditropis*, new species, the salmon shark of the North Pacific. *Copeia* **1947**, 194.
- Huber, B.T., Hodell, D.A., Hamilton, C.P., 1995.** Middle–Late Cretaceous climate of the southern high latitudes: stable isotopic evidence for minimal equator-to-pole thermal gradients. *Geol. Soc. Am. Bull.* **107**, 1164–1191.
- Huey, R.B., 1982.** Temperature, physiology, and the ecology of reptiles, in: *Biology of the Reptilia*. Citeseer.
- Huey, R.B., Kingsolver, J.G., 1989.** Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends Ecol. Evol.* **4**, 131–135.
- Huey, R.B., Slatkin, M., 1976.** Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Q. Rev. Biol.* **51**, 363–384.
- Huey, R.B., Stevenson, R.D., 1979.** Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Am. Zool.* **19**, 357–366.
- Hui, C.A., 1981.** Seawater consumption and water flux in the common dolphin *Delphinus delphis*. *Physiol. Zool.* **54**, 430–440.
- Hulbert, A.J., Else, P.L., 1990.** The cellular basis of endothermic metabolism: a role for "leaky" membranes? *Physiology* **5**, 25–28.
- Humphries, S., Ruxton, G.D., 2002.** Why did some ichthyosaurs have such large eyes? *J. Exp. Biol.* **205**, 439–441.
- Hungerbühler, A., Sachs, S., 1996.** Ein großer Ichthyosaurier aus dem Pliensbachium von Bielefeld. Neue Einblicke in die Ichthyosaurier des Mittleren Lias und das Gebiß von *Temnodontosaurus*. *Ber. Naturwissenschaftlicher Ver. Für Bielef. Umgeg.* **37**, 15–52.
- Hut, G., 1987.** Consultants' Group Meeting on Stable Isotope Reference Samples for Geochemical and Hydrological Investigations. IAEA Vienna 16–18 Sept. 1985 *Rep. Dir. Gen. Int. At. Energy Agency Int. At. Energy Agency Vienna.* 42.
- Huttenlocker, A.K., Farmer, C.G., 2017.** Bone microvasculature tracks red blood cell size diminution in Triassic mammal and dinosaur forerunners. *Curr. Biol.* **27**, 48–54.

- Huxley, T.H., 1880.** On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia, in: Proc. Zoological Society of London. pp. 649–662.
- Huxley, T.H., 1864.** Lectures on the elements of comparative anatomy. J. Churchill and sons.
- Huyghe, D., Daëron, M., de Rafelis, M., Blamart, D., Sébilo, M., Paulet, Y.-M., Lartaud, F., 2022.** Clumped isotopes in modern marine bivalves. *Geochim. Cosmochim. Acta* **316**, 41–58.
- Iacumin, P., Bocherens, H., Mariotti, A., Longinelli, A., 1996.** Oxygen isotope analyses of co-existing carbonate and phosphate in biogenic apatite: a way to monitor diagenetic alteration of bone phosphate? *Earth Planet. Sci. Lett.* **142**, 1–6.
- Illiger, J.K.W., 1811.** Prodomus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis eorumque versione germanica. sumptibus C. Salfeld.
- Innes, S., Worthy, G.A.J., Lavigne, D.M., Ronald, K., 1990.** Surface areas of phocid seals. *Can. J. Zool.* **68**, 2531–2538.
- Irving, L., Hart, J.S., 1957.** The metabolism and insulation of seals as bare-skinned mammals in cold water. *Can. J. Zool.* **35**, 497–511.
- Iverson, S.J., 2009.** Blubber, in: Encyclopedia of Marine Mammals. Elsevier, pp. 115–120.
- Jacobs, M.L., Martill, D.M., 2020.** A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Upper Jurassic (Early Tithonian) Kimmeridge Clay of Dorset, UK, with implications for Late Jurassic ichthyosaur diversity. *PLoS One* **15**, e0241700.
- Jaekel, O., 1904.** Eine neue Darstellung von Ichthyosaurus. *Z. Dtsch. Geol. Ges.* 26–34.
- James, M.C., Mrosovsky, N., 2004.** Body temperatures of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in temperate waters off Nova Scotia, Canada. *Can. J. Zool.* **82**, 1302–1306.
- Jelby, M.E., Śliwińska, K.K., Koevoets, M.J., Alsen, P., Vickers, M.L., Olausen, S., Stemmerik, L., 2020.** Arctic reappraisal of global carbon-cycle dynamics across the Jurassic–Cretaceous boundary and Valanginian Weissert Event. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **555**, 109847.
- Jenkyns, H.C., Schouten-Huibers, L., Schouten, S., Sinninghe Damsté, J.S., 2012.** Warm Middle Jurassic–Early Cretaceous high-latitude sea-surface temperatures from the Southern Ocean. *Clim. Past* **8**, 215–226.
- Jernvall, J., Thesleff, I., 2012.** Tooth shape formation and tooth renewal: evolving with the same signals. *Development* **139**, 3487–3497.
- 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. *J. Vertebr. Paleontol.* **36**, e1025956.

- Jiang, D.-Y., Motani, R., Tintori, A., Rieppel, O., Ji, C., Zhou, M., Wang, X., Lu, H., Li, Z.-G., 2020.** Evidence supporting predation of 4-m marine reptile by Triassic megapredator. *Isience* **23**, 101347.
- Jin, Y.G., Wang, Y., Wang, W., Shang, Q.H., Cao, C.Q., Erwin, D.H., 2000.** Pattern of marine mass extinction near the Permian-Triassic boundary in South China. *Science* **289**, 432–436.
- Jones, T.T., Hastings, M.D., Bostrom, B.L., Andrews, R.D., Jones, D.R., 2009.** Validation of the use of doubly labeled water for estimating metabolic rate in the green turtle (*Chelonia mydas L.*): a word of caution. *J. Exp. Biol.* **212**, 2635–2644.
- Kahle, P., Ludolphy, C., Kierdorf, H., Kierdorf, U., 2018.** Dental anomalies and lesions in Eastern Atlantic harbor seals, *Phoca vitulina vitulina* (Carnivora, Phocidae), from the German North Sea. *PLoS One* **13**, e0204079.
- Kanwisher, J., Sundnes, G., 1966.** Thermal regulation in cetaceans. *Whales Dolphins Porpoises* 397–409.
- Kasting, N.W., Adderley, S.A., Safford, T., Hewlett, K.G., 1989.** Thermoregulation in beluga (*Delphinapterus leucas*) and killer (*Orcinus orca*) whales. *Physiol. Zool.* **62**, 687–701.
- Katsumata, E., 2010.** Study on reproduction of captive marine mammals. *J. Reprod. Dev.* **56**, 1–8.
- Kaye, H., 1968.** A comparative study of orthodontin structure in man and south american alligator (*Caiman sclerops*) with observations on tooth development in caiman. Ph.D. Thesis, University of Pennsylvania.
- Kear, B.P., 2006.** Plesiosaur remains from Cretaceous high-latitude non-marine deposits in southeastern Australia. *J. Vertebr. Paleontol.* **26**, 196–199.
- Kear, B.P., 2005.** Marine reptiles from the Lower Cretaceous (Aptian) deposits of White Cliffs, southeastern Australia: implications of a high latitude, cold water assemblage. *Cretac. Res.* **26**, 769–782.
- Kear, B.P., Boles, W.E., Smith, E.T., 2003.** Unusual gut contents in a Cretaceous ichthyosaur. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **270**, S206–S208.
- Kear, B.P., Larsson, D., Lindgren, J., Kundrat, M., 2017.** Exceptionally prolonged tooth formation in elasmosaurid plesiosaurians. *PloS One* **12**, e0172759.
- Keenan, S.W., 2016.** From bone to fossil: A review of the diagenesis of bioapatite. *Am. Mineral.* **101**, 1943–1951.
- Kendall, C., Eriksen, A.M.H., Kontopoulos, I., Collins, M.J., Turner-Walker, G., 2018.** Diagenesis of archaeological bone and tooth. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **491**, 21–37.

- Kennett, J.P., Shackleton, N.J., 1975.** Laurentide ice sheet meltwater recorded in Gulf of Mexico deep-sea cores. *Science* **188**, 147–150.
- Khaliq, I., Hof, C., Prinzing, R., Böhning-Gaese, K., Pfenninger, M., 2014.** Global variation in thermal tolerances and vulnerability of endotherms to climate change. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **281**, 20141097.
- Kihle, J., Hurum, J.H., Delsett, L.L., 2012.** Preliminary results on liquid petroleum occurring as fluid inclusions in intracellular mineral precipitates in the vertebrae of *Pliosaurus funkei*. *Nor. J. Geol.* **92**, 341–352.
- Kitagawa, T., Kimura, S., Nakata, H., Yamada, H., 2004.** Diving behavior of immature, feeding Pacific bluefin tuna (*Thunnus thynnus orientalis*) in relation to season and area: the East China Sea and the Kuroshio–Oyashio transition region. *Fish. Oceanogr.* **13**, 161–180.
- Knapp, R., Casey, T.M., 1986.** Thermal ecology, behavior, and growth of gypsy moth and eastern tent caterpillars. *Ecology* **67**, 598–608.
- Koch, P.L., Tuross, N., Fogel, M.L., 1997.** The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite. *J. Archaeol. Sci.* **24**, 417–429.
- Koch, R., 2007.** Sedimentological and petrophysical characteristics of Solnhofen monument stones lithographic limestone: A key to diagenesis and fossil preservation. *Neues Jahrb. Für Geol. Paläontol.-Abh.* 103–115.
- Koehler, G., Wassenaar, L.I., Hendry, M.J., 2000.** An automated technique for measuring δD and $\delta^{18}O$ values of porewater by direct CO_2 and H_2 equilibration. *Anal. Chem.* **72**, 5659–5664.
- Kohn, M.J., 1996.** Predicting animal $\delta^{18}O$: accounting for diet and physiological adaptation. *Geochim. Cosmochim. Acta* **60**, 4811–4829.
- Kohn, M.J., Cerling, T.E., 2002.** Stable isotope compositions of biological apatite. *Rev. Mineral. Geochem.* **48**, 455–488.
- Kohn, M.J., Schoeninger, M.J., Barker, W.W., 1999.** Altered states: effects of diagenesis on fossil tooth chemistry. *Geochim. Cosmochim. Acta* **63**, 2737–2747.
- Koken, E., 1883.** Die Reptilien der norddeutschen unteren Kreide. *Z. Dtsch. Geol. Ges.* **35**, 735–827.
- Kolb, C., Sánchez-Villagra, M.R., Scheyer, T.M., 2011.** The palaeohistology of the basal ichthyosaur *Mixosaurus* (Ichthyopterygia, Mixosauridae) from the Middle Triassic: Palaeobiological implications. *Comptes Rendus Palevol* **10**, 403–411.

- Kolodny, Y., Luz, B., Navon, O., 1983.** Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites, I. Fish bone apatite—rechecking the rules of the game. *Earth Planet. Sci. Lett.* **64**, 398–404.
- Kolodny, Y., Luz, B., Sander, M., Clemens, W.A., 1996.** Dinosaur bones: fossils or pseudomorphs? The pitfalls of physiology reconstruction from apatitic fossils. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **126**, 161–171.
- Korte, C., Hesselbo, S.P., Ullmann, C.V., Dietl, G., Ruhl, M., Schweigert, G., Thibault, N., 2015.** Jurassic climate mode governed by ocean gateway. *Nat. Commun.* **6**, 1–7.
- Krahl, A., 2021.** The locomotory apparatus and paraxial swimming in fossil and living marine reptiles: comparing Nothosauroida, Plesiosauria, and Chelonioidea. *PalZ* **95**, 483–501.
- Krahl, A., Witzel, U., 2021.** Foreflipper and hindflipper muscle reconstructions of *Cryptoclidus eurymerus* in comparison to functional analogues: introduction of a myological mechanism for flipper twisting. *PeerJ* **9**, e12537.
- Kral, A.G., Ziegler, A., Tütken, T., Geisler, T., 2021.** Experimental aqueous alteration of cortical bone microarchitecture analyzed by quantitative micro-computed tomography. *Front. Earth Sci.* **9**, 136.
- Kreff, G., 1873.** Remarks on Australian crocodiles, and description of a new species.
- Kroopnick, P., Craig, H., 1972.** Atmospheric oxygen: isotopic composition and solubility fractionation. *Science* **175**, 54–55.
- Kuhn, C., Frey, E., 2012.** Walking like caterpillars, flying like bats—pinniped locomotion. *Palaeobiodiversity Palaeoenvironments* **92**, 197–210.
- Kutzbach, J.E., Gallimore, R.G., 1989.** Pangaeon climates: megamonsoons of the megacontinent. *J. Geophys. Res. Atmospheres* **94**, 3341–3357.
- Kvadsheim, Gotaas, A.R., Folkow, L.P., Blix, A.S., 1997.** An experimental validation of heat loss models for marine mammals. *J. Theor. Biol.* **184**, 15–23.
- Kvadsheim, P.H., Folkow, L.P., 1997.** Blubber and flipper heat transfer in harp seals. *Acta Physiol. Scand.* **161**, 385–395.
- Kwan, D., 1994.** Fat reserves and reproduction in the green turtle, *Chelonia mydas*. *Wildl. Res.* **21**, 257–265.
- Lacépède, B.G.E., 1804.** Histoire naturelle des cétacés. Plassan, Paris.
- Lafage-Proust, M.-H., Roche, B., Langer, M., Cleret, D., Bossche, A.V., Olivier, T., Vico, L., 2015.** Assessment of bone vascularization and its role in bone remodeling. *BoneKEY Rep.* 4-662.
- Landais, A., Masson-Delmotte, V., Nebout, N.C., Jouzel, J., Blunier, T., Leuenberger, M., Dahl-Jensen, D., Johnsen, S., 2007.** Millennial scale variations of the isotopic

- composition of atmospheric oxygen over Marine Isotopic Stage 4. *Earth Planet. Sci. Lett.* **258**, 101–113.
- Landi, E., Celotti, G., Logroscino, G., Tampieri, A., 2003.** Carbonated hydroxyapatite as bone substitute. *J. Eur. Ceram. Soc.* **23**, 2931–2937.
- Landwehrs, J., Feulner, G., Petri, S., Sames, B., Wagneich, M., 2021.** Investigating Mesozoic climate trends and sensitivities with a large ensemble of climate model simulations. *Paleoceanogr. Paleoclimatol.* **36**, e2020PA004134.
- Lane, G.A., Dole, M., 1956.** Fractionation of oxygen isotopes during respiration. *Science* **123**, 574–576.
- Langlois, C., Simon, L., Lécuyer, C.H., 2003.** Box-modeling of bone and tooth phosphate oxygen isotope compositions as a function of environmental and physiological parameters. *Isotopes Environ. Health Stud.* **39**, 259–272.
- Lapierre, D., 2014.** Simulation de la nage anguilliforme.
- Lazzerini, N., Lécuyer, C., Amiot, R., Angst, D., Buffetaut, E., Fourel, F., Daux, V., Betancort, J.F., Flandrois, J.-P., Marco, A.S., 2016.** Oxygen isotope fractionation between bird eggshell calcite and body water: application to fossil eggs from Lanzarote (Canary Islands). *Sci. Nat.* **103**, 81.
- Le Mort, J., Martin, J.E., Picot, L., Hua, S., 2022.** First description of the most complete *Metriorhynchus aff. superciliosus* (Thalattosuchia) specimen from the Callovian of the Vaches-Noires cliffs (Normandy, France) and limitations in the classification of Metriorhynchidae, in: *Annales de Paléontologie. Elsevier*, p. 102539.
- Lear, K.O., Whitney, N.M., Morgan, D.L., Brewster, L.R., Whitty, J.M., Poulakis, G.R., Scharer, R.M., Guttridge, T.L., Gleiss, A.C., 2019.** Thermal performance responses in free-ranging elasmobranchs depend on habitat use and body size. *Oecologia* **191**, 829–842.
- Lécuyer, C., 2013.** Water on Earth: Physicochemical and biological properties. *John Wiley & Sons*.
- Lécuyer, C., Amiot, R., Touzeau, A., Trotter, J., 2013.** Calibration of the phosphate $\delta^{18}\text{O}$ thermometer with carbonate–water oxygen isotope fractionation equations. *Chem. Geol.* **347**, 217–226.
- Lécuyer, C., Balter, V., Martineau, F., Fourel, F., Bernard, A., Amiot, R., Gardien, V., Otero, O., Legendre, S., Panczer, G., 2010.** Oxygen isotope fractionation between apatite-bound carbonate and water determined from controlled experiments with synthetic apatites precipitated at 10–37°C. *Geochim. Cosmochim. Acta* **74**, 2072–2081.

- Lécuyer, C., Bogey, C., Garcia, J.-P., Grandjean, P., Barrat, J.-A., Floquet, M., Bardet, N., Pereda-Superbiola, X., 2003.** Stable isotope composition and rare earth element content of vertebrate remains from the Late Cretaceous of northern Spain (Laño): did the environmental record survive? *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **193**, 457–471.
- Lécuyer, C., Fourel, F., Martineau, F., Amiot, R., Bernard, A., Daux, V., Escarguel, G., Morrison, J., 2007.** High-precision determination of $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratios of silver phosphate by EA-pyrolysis-IRMS continuous flow technique. *J. Mass Spectrom.* **42**, 36–41.
- Lécuyer, C., Grandjean, P., O’Neil, J.R., Cappetta, H., Martineau, F., 1993.** Thermal excursions in the ocean at the Cretaceous—Tertiary boundary (northern Morocco): $\delta^{18}\text{O}$ record of phosphatic fish debris. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **105**, 235–243.
- Lécuyer, C., Picard, S., Garcia, J.-P., Sheppard, S.M., Grandjean, P., Dromart, G., 2003.** Thermal evolution of Tethyan surface waters during the Middle-Late Jurassic: Evidence from $\delta^{18}\text{O}$ values of marine fish teeth. *Paleoceanography* **18**, 1-16.
- Lécuyer, C., Reynard, B., Grandjean, P., 2004.** Rare earth element evolution of Phanerozoic seawater recorded in biogenic apatites. *Chem. Geol.* **204**, 63–102.
- Lécuyer, Grandjean, P., Paris, F., Robardet, M., Robineau, D., 1996.** Deciphering “temperature” and “salinity” from biogenic phosphates: the $\delta^{18}\text{O}$ of coexisting fishes and mammals of the Middle Miocene sea of western France. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **126**, 61–74.
- Lee-Thorp, J., Sponheimer, M., 2003.** Three case studies used to reassess the reliability of fossil bone and enamel isotope signals for paleodietary studies. *J. Anthropol. Archaeol.* **22**, 208–216.
- Legendre, L., Guénard, G., Botha-Brink, J., Cubo, J., 2016.** Palaeohistological evidence for ancestral high metabolic rate in Archosaurs. *Syst. Biol.* **65**, 989–996.
- Legendre, L.J., Davesne, D., 2020.** The evolution of mechanisms involved in vertebrate endothermy. *Philos. Trans. R. Soc. B* **375**, 20190136.
- Legeros, R.Z., 1981.** Apatites in biological systems. *Prog. Cryst. Growth Charact.* **4**, 1–45.
- LeGrande, A.N., Schmidt, G.A., 2006.** Global gridded data set of the oxygen isotopic composition in seawater. *Geophys. Res. Lett.* **33**, L12604. <http://dx.doi.org/10.1029/2006GL026011>.
- Leiper, J.B., Carnie, A., Maughan, R.J., 1996.** Water turnover rates in sedentary and exercising middle aged men. *Br. J. Sports Med.* **30**, 24–26.

- Letulle, T., Suan, G., Daëron, M., Rogov, M., Lécuyer, C., Vinçon-Laugier, A., Reynard, B., Montagnac, G., Lutikov, O., Schlögl, J., 2022.** Clumped isotope evidence for Early Jurassic extreme polar warmth and high climate sensitivity. *Clim. Past* **18**, 435–448.
- Leuzinger, L., Kocsis, L., Luz, Z., Vennemann, T., Ulyanov, A., Fernández, M., 2022.** Latest Maastrichtian middle-and high-latitude mosasaurs and fish isotopic composition: carbon source, thermoregulation strategy, and thermal latitudinal gradient. *Paleobiology* 1–21.
- Li, H., Yu, C., Wang, F., Chang, S.J., Yao, J., Blake, R.E., 2016.** Probing the metabolic water contribution to intracellular water using oxygen isotope ratios of PO₄. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **113**, 5862–5867.
- Lilljeborg, W., 1861.** Öfversigt af de inom Skandinavien (Sverige och Norrige) anträffade hvalartade däggdjur (Cetacea). BoD–Books on Demand.
- Lillywhite, H.B., 1996.** Husbandry of the little file snake, *Acrochordus granulatus*. *Zoo Biol. Publ. Affil. Am. Zoo Aquar. Assoc.* **15**, 315–327.
- Lillywhite, H.B., Heatwole, H., Sheehy III, C.M., 2014.** Dehydration and drinking behavior of the marine file snake *Acrochordus granulatus*. *Physiol. Biochem. Zool.* **87**, 46–55.
- Lillywhite, H.B., Sheehy III, C.M., Sandfoss, M.R., Crowe-Riddell, J., Grech, A., 2019.** Drinking by sea snakes from oceanic freshwater lenses at first rainfall ending seasonal drought. *PLoS One* **14**, e0212099.
- Lin, Z.-H., Ji, X., 2005.** Partial tail loss has no severe effects on energy stores and locomotor performance in a lacertid lizard, *Takydromus septentrionalis*. *J. Comp. Physiol. B* **175**, 567–573.
- Lindgren, J., Sjövall, P., Thiel, V., Zheng, W., Ito, S., Wakamatsu, K., Hauff, R., Kear, B.P., Engdahl, A., Alwmark, C., 2018.** Soft-tissue evidence for homeothermy and crypsis in a Jurassic ichthyosaur. *Nature* **564**, 359–365.
- Linnæus, C., 1758.** Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus Ed. Decima Reformata 1–41–824 HolmiæSalvius.
- Linthicum, D.S., Carey, F.G., 1972.** Regulation of brain and eye temperatures by the bluefin tuna. *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.* **43**, 425–433.
- Liu, S., Smith, A.S., Gu, Y., Tan, J., Liu, C.K., Turk, G., 2015.** Computer simulations imply forelimb-dominated underwater flight in plesiosaurs. *PLoS Comput. Biol.* **11**.
- Liwanag, H.E., Berta, A., Costa, D.P., Budge, S.M., Williams, T.M., 2012.** Morphological and thermal properties of mammalian insulation: the evolutionary transition to blubber in pinnipeds. *Biol. J. Linn. Soc.* **107**, 774–787.

- Lockyer, C., 1986.** Body fat condition in Northeast Atlantic fin whales, *Balaenoptera physalus*, and its relationship with reproduction and food resource. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**, 142–147.
- Lomax, D.R., 2010.** An Ichthyosaurus (Reptilia, Ichthyosauria) with gastric contents from Charmouth, England: first report of the genus from the Pliensbachian. *Paludicola* **8**, 22–36.
- Long, F., Ornitz, D.M., 2013.** Development of the endochondral skeleton. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* **5**, a008334.
- Longinelli, A., 1984a.** Oxygen isotopes in mammal bone phosphate: a new tool for paleohydrological and paleoclimatological research? *Geochim. Cosmochim. Acta* **48**, 385–390.
- Longinelli, A., 1984b.** Oxygen isotopic composition of mammal bones as a new tool for studying ratios of paleoenvironmental water and paleoclimates. *International Atomic Energy Agency*.
- Longinelli, A., 1966.** Ratios of oxygen-18: oxygen-16 in phosphate and carbonate from living and fossil marine organisms. *Nature* **211**, 923–927.
- Longinelli, A., Nuti, S., 1973.** Oxygen isotope measurements of phosphate from fish teeth and bones. *Earth Planet. Sci. Lett.* **20**, 337–340.
- Longinelli, A., Nuti, S., 1968.** Oxygen-isotope ratios in phosphate from fossil marine organisms. *Science* **160**, 879–882.
- Longinelli, A., Peretti, A.P., 1983.** Oxygen isotopic composition of mammal bones as a possible tool for palaeoclimatic studies. First results. *Palaeoclim. Palaeowaters Collect. Environ. Isot. Stud.* 105–112.
- Loppies, C.R.M., Apituley, D.A.N., Tentua, E., 2021.** Nutrition content and amino acid profile of paper squid (*Loligo edulis*), in: IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. IOP Publishing, p. 012020.
- Lopuchowycz, V.B., Massare, J.A., 2002.** Bone microstructure of a Cretaceous ichthyosaur. *Paludicola* **3**, 139–147.
- Louis-Schmid, B., Rais, P., Bernasconi, S.M., Pellenard, P., Collin, P.-Y., Weissert, H., 2007.** Detailed record of the mid-Oxfordian (Late Jurassic) positive carbon-isotope excursion in two hemipelagic sections (France and Switzerland): A plate tectonic trigger? *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **248**, 459–472.
- Lourdais, O., Guillon, M., DeNardo, D., Blouin-Demers, G., 2013.** Cold climate specialization: adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers. *Physiol. Behav.* **119**, 149–155.

- Lovegrove, B.G., 2017.** A phenology of the evolution of endothermy in birds and mammals. *Biol. Rev.* **92**, 1213–1240.
- Lowenstam, H.A., Weiner, S., 1989.** On biomineralization. Oxford University Press on Demand.
- Lowery, C.M., Bown, P.R., Fraass, A.J., Hull, P.M., 2020.** Ecological response of plankton to environmental change: thresholds for extinction. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **48**, 403–429.
- Loza, C.M., Krmpotic, C.M., Galliari, F.C., Laube, P.F.A., Negrete, J., Scarano, A.C., Loureiro, J., Carlini, A.A., Barbeito, C.G., 2019.** Adaptations to a semiaquatic lifestyle in the external ear of southern pinnipeds (Otariidae and Phocidae, Carnivora): morphological evidences. *Zoology* **133**, 66–80.
- Lu, X., Leng, Y., 2005.** Theoretical analysis of calcium phosphate precipitation in simulated body fluid. *Biomaterials* **26**, 1097–1108.
- Luer, C.A., Blum, P.C., Gilbert, P.W., 1990.** Rate of tooth replacement in the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. *Copeia* 182–191.
- Luschi, P., Åkesson, S., Broderick, A.C., Glen, F., Godley, B.J., Papi, F., Hays, G.C., 2001.** Testing the navigational abilities of ocean migrants: displacement experiments on green sea turtles (*Chelonia mydas*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **50**, 528–534.
- Luschi, P., Hays, G.C., Papi, F., 2003.** A review of long-distance movements by marine turtles, and the possible role of ocean currents. *Oikos* **103**, 293–302.
- Luz, B., Cormie, A.B., Schwarcz, H.P., 1990.** Oxygen isotope variations in phosphate of deer bones. *Geochim. Cosmochim. Acta* **54**, 1723–1728.
- Luz, B., Kolodny, Y., 1989.** Oxygen isotope variation in bone phosphate. *Appl. Geochem.* **4**, 317–323.
- Luz, B., Kolodny, Y., 1985.** Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites, IV. Mammal teeth and bones. *Earth Planet. Sci. Lett.* **75**, 29–36.
- Luz, B., Kolodny, Y., Horowitz, M., 1984.** Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water. *Geochim. Cosmochim. Acta* **48**, 1689–1693.
- Lydekker, R., 1889a.** Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British museum (Natural history): part II-Containing the orders Ichthyopterygia and Sauropterygia.
- Lydekker, R., 1889b.** On the remains and affinities of five genera of Mesozoic reptiles. *Q. J. Geol. Soc.* **45**, 41–59.

- Lydersen, C., Vacqu -Garcia, J., Heide-J rgensen, M.P.,  ien, N., Guinet, C., Kovacs, K.M., 2020.** Autumn movements of fin whales (*Balaenoptera physalus*) from Svalbard, Norway, revealed by satellite tracking. *Sci. Rep.* **10**, 1–13.
- MacFadden, B.J., DeSantis, L.R., Hochstein, J.L., Kamenov, G.D., 2010.** Physical properties, geochemistry, and diagenesis of xenarthran teeth: prospects for interpreting the paleoecology of extinct species. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **291**, 180–189.
- Magee, M.C., 1995.** Bioenergetics of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). PhD thesis, University of Hawaii at Manoa.
- Maier-Reimer, E., Mikolajewicz, U., Winguth, A., 1996.** Future ocean uptake of CO₂: interaction between ocean circulation and biology. *Clim. Dyn.* **12**, 711–722.
- Mann, J., 2009.** Parental behavior. *Encycl. Mar. Mamm.* pp 830–836, San Diego, CA: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00194-2>
- Mann, J., Smuts, B.B., 1998.** Natal attraction: allomaternal care and mother–infant separations in wild bottlenose dolphins. *Anim. Behav.* **55**, 1097–1113.
- Markwick, P.J., 1998.** Fossil crocodylians as indicators of Late Cretaceous and Cenozoic climates: implications for using palaeontological data in reconstructing palaeoclimate. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **137**, 205–271.
- Marsh, O.C., 1898.** ART. IX.—New Species of Ceratopsia. *Am. J. Sci.* 1880-1910 **6**, 92.
- Marsh, O.C., 1872.** Note on *Rhinosaurus*. *Am. J. Sci.* **4**, 147.
- Marshall, C.D., Amin, H., Kovacs, K.M., Lydersen, C., 2006.** Microstructure and innervation of the mystacial vibrissal follicle-sinus complex in bearded seals, *Erignathus barbatus* (Pinnipedia: Phocidae). *Anat. Rec. Part Discov. Mol. Cell. Evol. Biol. Off. Publ. Am. Assoc. Anat.* **288**, 13–25.
- Martill, D.M., 1995.** An ichthyosaur with preserved soft tissue from the Sinemurian of southern England. *Palaeontology* **38**, 897–904.
- Martill, D.M., 1992.** Pliosaur stomach contents from the Oxford Clay. *Mercian Geol.* **13**, 37–42.
- Martill, D.M., 1985.** The preservation of marine vertebrates in the Lower Oxford Clay (Jurassic) of central England. *Phil Trans R Soc Lond B* **311**, 155–165.
- Martill, D.M., Taylor, M.A., Duff, K.L., Riding, J.B., Bown, P.R., 1994.** The trophic structure of the biota of the Peterborough Member, Oxford Clay Formation (Jurassic), UK. *J. Geol. Soc.* **151**, 173–194.
- Martin, J.E., Amiot, R., L cuyer, C., Benton, M.J., 2014.** Sea surface temperature contributes to marine crocodylomorph evolution. *Nat. Commun.* **5**, 4658.

- Martin, J.E., Fischer, V., Vincent, P., Suan, G., 2012.** A longirostrine *Temnodontosaurus* (Ichthyosauria) with comments on Early Jurassic ichthyosaur niche partitioning and disparity. *Palaeontology* **55**, 995–1005.
- Martin, J.E., Sawyer, J.F., Reguero, M., Case, J.A., 2007.** Occurrence of a young elasmosaurid plesiosaur skeleton from the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Antarctica, in: Online Proceedings of the 10th International Symposium on Antarctic Earth Sciences. Antarctica: A Keystone in a Changing World, Online Proceedings of the 10th International Symposium of Antarctic Earth Sciences, United States Geological Survey, OpenFile Report 20071047, Short Research Paper 066, Santa Barbara, California, pp. 1e4. Available at <http://pubs.usgs.gov/of/2007/1047/srp/srp066/of2007-1047srp066.pdf>.
- Martin, J.E., Vincent, P., Letulle, T., Séon, N., Suan, G., Suchéras-Marx, B., Buffetaut, E., Pochat-cottilloux, Y., Giner, S., Rinder, N., 2022.** Giant ichthyosaurs of the Late Triassic: current challenges at excavating a new specimen from France, in: 6th International Palaeontological Congress (IPC6).
- Martin, J.E., Vincent, P., Tacail, T., Khaldoune, F., Jourani, E., Bardet, N., Balter, V., 2017.** Calcium isotopic evidence for vulnerable marine ecosystem structure prior to the K/Pg extinction. *Curr. Biol.* **27**, 1641–1644.
- Massare, J.A., 1988.** Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for method of predation. *Paleobiology* **14**, 187–205.
- Massare, J.A., 1987.** Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *J. Vertebr. Paleontol.* **7**, 121–137.
- Massare, J.A., Wahl, W.R., Lomax, D.R., 2021.** Narial structures in Ichthyosaurus and other Early Jurassic ichthyosaurs as precursors to a completely subdivided naris. *Paludicola* **13**, 128–139.
- Massare, J.A., Young, H.A., 2005.** Gastric contents of an ichthyosaur from the Sundance Formation (Jurassic) of central Wyoming. *Paludicola* **5**, 20–27.
- Matthews, C.J., Longstaffe, F.J., Ferguson, S.H., 2016.** Dentine oxygen isotopes ($\delta^{18}\text{O}$) as a proxy for odontocete distributions and movements. *Ecol. Evol.* **6**, 4643–4653.
- Matthews, C.J., Longstaffe, F.J., Lawson, J.W., Ferguson, S.H., 2021.** Distributions of Arctic and Northwest Atlantic killer whales inferred from oxygen isotopes. *Sci. Rep.* **11**, 1–14.
- Maxwell, E.E., Caldwell, M.W., 2003.** First record of live birth in Cretaceous ichthyosaurs: closing an 80 million year gap. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **270**, S104–S107.

- Maxwell, E.E., Caldwell, M.W., Lamoureux, D.O., 2012.** Tooth histology, attachment, and replacement in the Ichthyopterygia reviewed in an evolutionary context. *Paläontol. Z.* **86**, 1–14.
- Maxwell, E.E., Caldwell, M.W., Lamoureux, D.O., 2011a.** Tooth histology in the Cretaceous ichthyosaur *Platypterygius australis*, and its significance for the conservation and divergence of mineralized tooth tissues in amniotes. *J. Morphol.* **272**, 129–135.
- Maxwell, E.E., Caldwell, M.W., Lamoureux, D.O., Budney, L.A., 2011b.** Histology of tooth attachment tissues and plicidentine in *Varanus* (Reptilia: Squamata), and a discussion of the evolution of amniote tooth attachment. *J. Morphol.* **272**, 1170–1181.
- Mazin, J.-M., Pavy, F., 1995.** L'Ichtyosaure de Coulangeron (Yonne). Une entreprise délicate. *Bull. Société Sci. Hist. Nat. Yonne* **127**, 5–14.
- McAnena, A., Flögel, S., Hofmann, P., Herrle, J.O., Griesand, A., Pross, J., Talbot, H.M., Rethemeyer, J., Wallmann, K., Wagner, T., 2013.** Atlantic cooling associated with a marine biotic crisis during the mid-Cretaceous period. *Nat. Geosci.* **6**, 558–561.
- McArthur, J.M., Algeo, T.J., Van de Schootbrugge, B., Li, Q., Howarth, R.J., 2008.** Basinal restriction, black shales, Re-Os dating, and the Early Toarcian (Jurassic) oceanic anoxic event. *Paleoceanography* **23**, PA4217. doi:10.1029/2008PA001607
- McCrea, J.M., 1950.** On the isotopic chemistry of carbonates and a paleotemperature scale. *J. Chem. Phys.* **18**, 849–857.
- McElderry, J.-D.P., Zhu, P., Mroue, K.H., Xu, J., Pavan, B., Fang, M., Zhao, G., McNerny, E., Kohn, D.H., Franceschi, R.T., 2013.** Crystallinity and compositional changes in carbonated apatites: Evidence from 31P solid-state NMR, Raman, and AFM analysis. *J. Solid State Chem.* **206**, 192–198.
- McGinnis, S.M., Whittow, G.C., Ohata, C.A., Huber, H., 1972.** Body heat dissipation and conservation in two species of dolphins. *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.* **43**, 417–423.
- McGowan, C., 1996.** The taxonomic status of *Leptopterygius* Huene, 1922 (Reptilia: Ichthyosauria). *Can. J. Earth Sci.* **33**, 439–443.
- McGowan, C., 1994.** A new species of *Shastasaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Triassic of British Columbia: the most complete exemplar of the genus. *J. Vertebr. Paleontol.* **14**, 168–179.
- McGowan, C., 1994.** *Temnodontosaurus risor* is a juvenile of *Temnodontosaurus platydon* (Reptilia: Ichthyosauria). *J. Vertebr. Paleontol.* **4**, 427–479.
- McGowan, C., 1976.** The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. *Can. J. Earth Sci.* **13**, 668–683.

- McGowan, C., Motani, R., 2003.** Ichthyopterygia. Handbook of Paleoherpetology, Part 8. *Verl. Dr Friedrich Pfeil Munich Ger.* 175.
- McGowen, M.R., Tsagkogeorga, G., Álvarez-Carretero, S., Dos Reis, M., Struebig, M., Deaville, R., Jepson, P.D., Jarman, S., Polanowski, A., Morin, P.A., 2020.** Phylogenomic resolution of the cetacean tree of life using target sequence capture. *Syst. Biol.* **69**, 479–501.
- McHenry, C.R., Cook, A.G., Wroe, S., 2005.** Bottom-feeding plesiosaurs. *Science* **310**, 75–75.
- McNab, B.K., 2002.** The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics. Cornell University Press.
- Meagher, E.M., McLellan, W.A., Westgate, A.J., Wells, R.S., Blum, J.E., Pabst, D., 2008.** Seasonal patterns of heat loss in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *J. Comp. Physiol. B* **178**, 529–543.
- Mellish, J.-A.E., Horning, M., York, A.E., 2007.** Seasonal and spatial blubber depth changes in captive harbor seals (*Phoca vitulina*) and Steller's sea lions (*Eumetopias jubatus*). *J. Mammal.* **88**, 408–414.
- Meredith, M.P., Grose, K.E., McDonagh, E.L., Heywood, K.J., Frew, R.D., Dennis, P.F., 1999.** Distribution of oxygen isotopes in the water masses of Drake Passage and the South Atlantic. *J. Geophys. Res. Oceans* **104**, 20949–20962.
- Merriam, J.C., 1908.** Triassic ichthyosauria: with special reference to the American forms. The University Press.
- Merriam, J.C., 1906.** Preliminary note on a new marine reptile from the Middle Triassic of Nevada. University Press.
- Merriam, J.C., 1902.** Triassic ichthyopterygia from California and Nevada. University of California Press.
- Meyer, H. von, 1830.** Achte Versammlung der Naturforscher und Aerzte zu Heidelberg im September 1829. *Isis Von Oken* **1830**, 517–519.
- Meyer, W., Matzke, T., 2004.** On the development of the deciduous teeth in the common seal (*Phoca vitulina*). *Mamm. Biol.* **69**, 401–409.
- Miller, K., Irving, L., 1975.** Metabolism and temperature regulation in young harbor seals *Phoca vitulina richardi*. *Am. J. Physiol.-Leg. Content* **229**, 506–511.
- Missell, C.A., 2004.** Thermoregulatory adaptations of *Acrocantanosaurus atokensis* - evidence from oxygen isotopes. PhD thesis at North Carolina State University.
- Miyata, T., Kurokawa, K., De Strihou, C.V.Y., 2000.** Relevance of oxidative and carbonyl stress to long-term uremic complications. *Kidney Int.* **58**, S120–S125.

- Montagu, G., 1821.** Description of a species of *Delphinus*, which appears to be new. *Mem. Wernerian Nat. Hist. Soc.* **3**, 75–82.
- Montes, L., Le Roy, N., Perret, M., De Buffrenil, V., Castanet, J., Cubo, J., 2007.** **Relationships** between bone growth rate, body mass and resting metabolic rate in growing amniotes: a phylogenetic approach. *Biol. J. Linn. Soc.* **92**, 63–76.
- Montie, E.W., Garvin, S.R., Fair, P.A., Bossart, G.D., Mitchum, G.B., McFee, W.E., Speakman, T., Starczak, V.R., Hahn, M.E., 2008.** Blubber morphology in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from the Southeastern United States: influence of geographic location, age class, and reproductive state. *J. Morphol.* **269**, 496–511.
- Monvoisin, E., Allain, R., Buffetaut, E., Picot, L., 2022.** New data on the theropod diversity from the Middle to Late Jurassic of the Vaches Noires cliffs (Normandy, France). *Geodiversitas* **44**, 385–415.
- Mook, W., Rozanski, K., 2000.** Environmental isotopes in the hydrological cycle. *IAEA Publ.* **39**.
- Moon, B.C., 2019.** A new phylogeny of ichthyosaurs (Reptilia: Diapsida). *J. Syst. Palaeontol.* **17**, 129–155.
- Morkel, P. vdB, Miller, M., Jago, M., Radcliffe, R.W., Du Preez, P., Olea-Popelka, F., Sefton, J., Taft, A., Nydam, D., Gleed, R.D., 2012.** Serial temperature monitoring and comparison of rectal and muscle temperatures in immobilized free-ranging black rhinoceros (*Diceros bicornis*). *J. Zoo Wildl. Med.* 120–124.
- Morrison, P., 1962.** Body temperatures in some Australian mammals. III. Cetacea (Megaptera). *Biol. Bull.* **123**, 154–169.
- Motani, R., 2009.** The evolution of marine reptiles. *Evol. Educ. Outreach* **2**, 224–235.
- Motani, R., 2005.** Evolution of fish-shaped reptiles (Reptilia: Ichthyopterygia) in their physical environments and constraints. *Annu Rev Earth Planet Sci* **33**, 395–420.
- Motani, R., 2002a.** Swimming speed estimation of extinct marine reptiles: energetic approach revisited. *Paleobiology* **28**, 251–262.
- Motani, R., 2002b.** Scaling effects in caudal fin propulsion and the speed of ichthyosaurs. *Nature* **415**, 309–312.
- Motani, R., 1999.** Phylogeny of the Ichthyopterygia. *J. Vertebr. Paleontol.* **19**, 473–496.
- Motani, R., 1997.** New information on the forefin of *Utatsusaurus hataii* (Ichthyosauria). *J. Paleontol.* **71**, 475–479.
- Motani, R., Jiang, D., Tintori, A., Rieppel, O., Chen, G., 2014.** Terrestrial origin of viviparity in Mesozoic marine reptiles indicated by Early Triassic embryonic fossils. *PloS One* **9**, e88640.

- Motani, R., McGowan, C., 1996.** Eel-like swimming in the earliest ichthyosaurs. *Nature* **382**, 347–348.
- Motani, R., Minoura, N., Ando, T., 1998.** Ichthyosaurian relationships illuminated by new primitive skeletons from Japan. *Nature* **393**, 255–257.
- Motani, R., Rothschild, B.M., Wahl, W., 1999.** Large eyeballs in diving ichthyosaurs. *Nature* **402**, 747–747.
- Motani, R., Vermeij, G.J., 2021.** Ecophysiological steps of marine adaptation in extant and extinct non-avian tetrapods. *Biol. Rev.* **96**, 1769–1798.
- Moyes, C.D., Schulte, P.M., 2014.** Principles of Animal Physiology (2nd Edition).
- Mrosovsky, N., 1980.** Thermal biology of sea turtles. *Am. Zool.* **20**, 531–547.
- Müller, J., Henle, F.G.J., 1838.** Poissons cartilagineux. *L'Institut* **6**, 63–65.
- Muñoz, M.M., Losos, J.B., 2018.** Thermoregulatory behavior simultaneously promotes and forestalls evolution in a tropical lizard. *Am. Nat.* **191**, E15–E26.
- Muscutt, L.E., Dyke, G., Weymouth, G.D., Naish, D., Palmer, C., Ganapathisubramani, B., 2017.** The four-flipper swimming method of plesiosaurs enabled efficient and effective locomotion. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **284**, 20170951.
- Muttoni, G., Gaetani, M., Kent, D.V., Sciunnach, D., Angiolini, L., Berra, F., Garzanti, E., Mattei, M., Zanchi, A., 2009.** Opening of the Neo-Tethys Ocean and the Pangea B to Pangea A transformation during the Permian. *GeoArabia* **14**, 17–48.
- Nadel, E.R., 1984.** Energy exchanges in water. *Undersea Biomed. Res.* **11**, 149–158.
- Nagy, K.A., 2005.** Field metabolic rate and body size. *J. Exp. Biol.* **208**, 1621–1625.
- Nakajima, Y., Houssaye, A., Endo, H., 2014.** Osteohistology of the Early Triassic ichthyopterygian reptile *Utatusaurus hataii*: Implications for early ichthyosaur biology. *Acta Palaeontol. Pol.* **59**, 343–352.
- Nakamura, H., 1935.** On the two species of the thresher shark from Formosan waters. *Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Imp. Univ.* **14**, 1–6.
- Nakamura, I., Goto, Y., Sato, K., 2015.** Ocean sunfish rewarm at the surface after deep excursions to forage for siphonophores. *J. Anim. Ecol.* **84**, 590–603.
- Nakamura, I., Matsumoto, R., Sato, K., 2020.** Body temperature stability observed in the whale sharks, the world's largest fish. *J. Exp. Biol.* **223**, jeb210286.
- Newman, S.A., 2011.** Thermogenesis, muscle hyperplasia, and the origin of birds. *Bioessays* **33**, 653–656.
- Nibbelink, M., Arnaud, E., Pénicaud, L., Casteilla, L., 2002.** La protéine découplante du tissu adipeux brun (UCP1) : la fin des dogmes. *Médecine/sciences* **18**, 780–783.
- Nicholson, R.A., 1996.** Fish bone diagenesis in different soils. *Archaeofauna* **5**, 79–91.

- Nord, A., Nilsson, J.F., Nilsson, J.-Å., 2011. Nocturnal body temperature in wintering blue tits is affected by roost-site temperature and body reserves. *Oecologia* **167**, 21–25.
- Nordahl, O., Koch-Schmidt, P., Tibblin, P., Forsman, A., Larsson, P., 2020. Vertical movements of coastal pike (*Esox lucius*)—On the role of sun basking. *Ecol. Freshw. Fish* **29**, 18–30.
- Noren, D.P., Williams, T.M., Berry, P., Butler, E., 1999. Thermoregulation during swimming and diving in bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *J. Comp. Physiol. B* **169**, 93–99.
- Noren, S.R., Wells, R.S., 2009. Blubber deposition during ontogeny in free-ranging bottlenose dolphins: balancing disparate roles of insulation and locomotion. *J. Mammal.* **90**, 629–637.
- Nøttestad, L., Fernö, A., Axelsen, B.E., 2002. Digging in the deep: killer whales' advanced hunting tactic. *Polar Biol.* **25**, 939–941.
- Novis, L.K., 2012. A taphonomic study of marine reptiles from the Upper Jurassic of Svalbard. Master thesis at University of Oslo.
- Oelkrug, R., Polymeropoulos, E.T., Jastroch, M., 2015. Brown adipose tissue: physiological function and evolutionary significance. *J. Comp. Physiol. B* **185**, 587–606.
- Oftedal, O.T., 2000. Use of maternal reserves as a lactation strategy in large mammals. *Proc. Nutr. Soc.* **59**, 99–106.
- Oftedal, O.T., 1997. Lactation in whales and dolphins: evidence of divergence between baleen- and toothed-species. *J. Mammary Gland Biol. Neoplasia* **2**, 205–230.
- Oftedal, O.T., 1993. The adaptation of milk secretion to the constraints of fasting in bears, seals, and baleen whales. *J. Dairy Sci.* **76**, 3234–3246.
- Ogden, L.J.E., Hobson, K.A., Lank, D.B., 2004. Blood isotopic ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) turnover and diet-tissue fractionation factors in captive dunlin (*Calidris alpina pacifica*). *The Auk* **121**, 170–177.
- O’Gorman, J.P., Gasparini, Z., 2013. Revision of *Sulcusuchus erraini* (Sauropterygia, Polycotylidae) from the upper cretaceous of Patagonia, Argentina. *Alcheringa Australas. J. Palaeontol.* **37**, 163–176.
- Oh, J.W., Chung, O., Cho, Y.S., MacGregor, G.R., Plikus, M.V., 2015. Gene loss in keratinization programs accompanies adaptation of cetacean skin to aquatic lifestyle. *Exp. Dermatol.* **24**, 572.
- O’Keefe, F.R., 2002. The evolution of plesiosaur and pliosaur morphotypes in the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia). *Paleobiology* **28**, 101–112.

- O’Keefe, F.R., 2001.** Ecomorphology of plesiosaur flipper geometry. *J. Evol. Biol.* **14**, 987–991.
- O’Keefe, F.R., Carrano, M.T., 2005.** Correlated trends in the evolution of the plesiosaur locomotor system. *Paleobiology* **31**, 656–675.
- O’Keefe, F.R., Chiappe, L.M., 2011.** Viviparity and K-selected life history in a Mesozoic marine plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia). *Science* **333**, 870–873.
- O’Keefe, F.R., Sander, P.M., Wintrich, T., Werning, S., 2019.** Ontogeny of polycotyloid long bone microanatomy and histology. *Integr. Org. Biol.* **1**, oby007.
- O’Neil, J.R., Adami, L.H., Epstein, S., 1975.** Revised value for the ¹⁸O fractionation between CO₂ and H₂O at 25°C. *J Res US Geol Surv* **3**, 623–624.
- Oppel, M., 1811.** Die Ordnungen, Familien und Gattungen der Reptilien als Prodrom einer Naturgeschichte derselben. *Lindauer*, Munich.
- Ortiz, C.L., Costa, D., Le Boeuf, B.J., 1978.** Water and energy flux in elephant seal pups fasting under natural conditions. *Physiol. Zool.* **51**, 166–178.
- Ortiz, R.M., 2001.** Osmoregulation in marine mammals. *J. Exp. Biol.* **204**, 1831–1844.
- Osborn, H.F., 1905.** Tyrannosaurus and other Cretaceous carnivorous dinosaurs. *Bull. Am. Museum of Natural History* **21** **14**, 259–265
- Owen, R., 1861.** Monograph on the fossil Reptilia of the Cretaceous formations. Supplement No. III, Pterosauria (*Pterodactylus*) and Sauropterygia (*Polyptychodon*). *Palaeontogr. Soc. Monogr.* **12**, 1–25.
- Owen, R., 1842.** Report on British fossil reptiles, part II. *Rep. Br. Assoc. Adv. Sci. Plymouth* **1841**, 60–294.
- Owen, R., 1840.** Report on British Fossil Reptiles. Report of the Ninth Meeting of the British Association for the Advancement of Science; Held at Birmingham in 1839: Reports of Researches in Science, **43**–126.
- Owen, R., 1838.** A description of Viscount Cole’s specimen of *Plesiosaurus macrocephalus* (Conybeare), in: Proceedings of the Geological Society, London. pp. 663–666.
- Pack, A., Gehler, A., Süssenberger, A., 2013.** Exploring the usability of isotopically anomalous oxygen in bones and teeth as paleo-CO₂-barometer. *Geochim. Cosmochim. Acta* **102**, 306–317.
- Padian, K., Horner, J.R., De Ricqlès, A., 2004.** Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. *J. Vertebr. Paleontol.* **24**, 555–571.
- Padian, K., Lamm, E.-T., 2013.** Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation. *Univ of California Press*.

- Paladino, F.V., O'Connor, M.P., Spotila, J.R., 1990.** Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs. *Nature* **344**, 858–860.
- Pálffy, J., Smith, P.L., 2000.** Synchrony between Early Jurassic extinction, oceanic anoxic event, and the Karoo-Ferrar flood basalt volcanism. *Geology* **28**, 747–750.
- Pallas, P.S., 1776.** Samlungen historischer Nachrichten über die mongolischen Völkerschaften. gedruckt bey der Kayserlichen Akademie der Wissenschaften.
- Páramo-Fonseca, M.E., Benavides-Cabra, C.D., Gutiérrez, I.E., 2019.** A new specimen of *Stenorhynchosaurus munozi* Páramo-Fonseca *et al.*, 2016 (Plesiosauria, Pliosauridae), from the Barremian of Colombia: new morphological features and ontogenetic implications. *J. Vertebr. Paleontol.* **39**, e1663426.
- Pardo-Pérez, J.M., Kear, B.P., Gómez, M., Moroni, M., Maxwell, E.E., 2018.** Ichthyosaurian palaeopathology: evidence of injury and disease in fossil ‘fish lizards.’ *J. Zool.* **304**, 21–33.
- Parrish, J.T., 1993.** Climate of the supercontinent Pangea. *J. Geol.* **101**, 215–233.
- Parrish, J.T., Curtis, R.L., 1982.** Atmospheric circulation, upwelling, and organic-rich rocks in the Mesozoic and Cenozoic eras. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **40**, 31–66.
- Passey, B.H., Cerling, T.E., Levin, N.E., 2007.** Temperature dependence of oxygen isotope acid fractionation for modern and fossil tooth enamels. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **21**, 2853–2859. <https://doi.org/10.1002/rcm>
- Passow, U., Carlson, C.A., 2012.** The biological pump in a high CO₂ world. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **470**, 249–271.
- Pasteris, J.D., Wopenka, B., Valsami-Jones, E., 2008.** Bone and tooth mineralization: why apatite? *Elements* **4**, 97–104.
- Payne, N.L., Smith, J.A., van der Meulen, D.E., Taylor, M.D., Watanabe, Y.Y., Takahashi, A., Marzullo, T.A., Gray, C.A., Cadiou, G., Suthers, I.M., 2016.** Temperature dependence of fish performance in the wild: links with species biogeography and physiological thermal tolerance. *Funct. Ecol.* **30**, 903–912.
- Peddemors, V.M., De Muelenaere, H.J.H., Devchand, K., 1989.** Comparative milk composition of the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*), humpback dolphin (*Sousa plumbea*) and common dolphin (*Delphinus delphis*) from southern African waters. *Comp. Biochem. Physiol. Physiol.* **94**, 639–641.
- Pederzani, S., Britton, K., 2019.** Oxygen isotopes in bioarchaeology: Principles and applications, challenges and opportunities. *Earth-Sci. Rev.* **188**, 77–107.

- Pellegrini, M., Lee-Thorp, J.A., Donahue, R.E., 2011.** Exploring the variation of the $\delta^{18}\text{O}_p$ and $\delta^{18}\text{O}_c$ relationship in enamel increments. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **310**, 71–83. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.02.023>
- Perrin, W.F., Myrick, A.C., 1980.** Growth of Odontocetes and Sirenians: Problems in Age Determination: Proceedings of the International Conference on Determining Age of Odontocete Cetaceans [and Sirenians], La Jolla, California, September 5-19, 1978. International Whaling Commission.
- Person, A., Bocherens, H., Saliège, J.-F., Paris, F., Zeitoun, V., Gérard, M., 1995.** Early diagenetic evolution of bone phosphate: an X-ray diffractometry analysis. *J. Archaeol. Sci.* **22**, 211–221.
- Persson, P.O., 1962.** Plesiosaurians from Spitsbergen. AW Brøggers boktrykkeri a/s.
- Pettersen, A.K., Marshall, D.J., White, C.R., 2018.** Understanding variation in metabolic rate. *J. Exp. Biol.* **221**, jeb166876.
- Phipps, C.J., 1774.** A Voyage Towards the North Pole 1773.
- Picard, S., Garcia, J.-P., Lécuyer, C., Sheppard, S.M., Cappetta, H., Emig, C.C., 1998.** $\delta^{18}\text{O}$ values of coexisting brachiopods and fish: Temperature differences and estimates of paleo–water depths. *Geology* **26**, 975–978.
- Pierre, C., 1999.** The oxygen and carbon isotope distribution in the Mediterranean water masses. *Mar. Geol.* **153**, 41–55.
- Pierre, C., Vergnaud-Grazzini, C., Thouron, D., Saliège, J.-F., 1986.** Compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone des masses d'eau en Méditerranée. *Mem. Della Soc. Geol. Ital.* **36**, 165–174.
- Pitcher, K.W., 1986.** Variation in blubber thickness of harbor seals in southern Alaska. *J. Wildl. Manag.* 463–466.
- Pivarnik, J.M., Leeds, E.M., Wilkerson, J.E., 1984.** Effects of endurance exercise on metabolic water production and plasma volume. *J. Appl. Physiol.* **56**, 613–618.
- Plet, C., Grice, K., Verrall, M., Coolen, M.J., Ruebsam, W., Rickard, W.D., Schwark, L., 2017.** Palaeobiology of red and white blood cell-like structures, collagen and cholesterol in an ichthyosaur bone. *Sci. Rep.* **7**, 1–10.
- Podlesak, D.W., Torregrossa, A.-M., Ehleringer, J.R., Dearing, M.D., Passey, B.H., Cerling, T.E., 2008.** Turnover of oxygen and hydrogen isotopes in the body water, CO_2 , hair, and enamel of a small mammal. *Geochim. Cosmochim. Acta* **72**, 19–35.
- Poisson, A., 1962.** Contribution a la connaissance sedimentologique du Callovo-Oxfordien de Normandie et du Haut-Maine. *Bull. Société Géologique Fr.* **7**, 405–412.

- Pollard, J.E., 1968.** The gastric contents of an ichthyosaur from the Lower Lias of Lyme Regis, Dorset. *Palaeontology* **11**, 376–388.
- Polo-Cavia, N., López, P., Martín, J., 2012.** Feeding status and basking requirements of freshwater turtles in an invasion context. *Physiol. Behav.* **105**, 1208–1213.
- Polovina, J.J., Hawn, D., Abecassis, M., 2008.** Vertical movement and habitat of opah (*Lampris guttatus*) in the central North Pacific recorded with pop-up archival tags. *Mar. Biol.* **153**, 257–267.
- Pond, C.M., 1978.** Morphological aspects and the ecological and mechanical consequences of fat deposition in wild vertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **9**, 519–570.
- Ponganis, P.J., Kreutzer, U., Stockard, T.K., Lin, P.-C., Sailasuta, N., Tran, T.-K., Hurd, R., Jue, T., 2008.** Blood flow and metabolic regulation in seal muscle during apnea. *J. Exp. Biol.* **211**, 3323–3332.
- Ponganis, P.J., Van Dam, R.P., Levenson, D.H., Knowler, T., Ponganis, K.V., Marshall, G., 2003.** Regional heterothermy and conservation of core temperature in emperor penguins diving under sea ice. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **135**, 477–487.
- Porter, W.P., Kearney, M., 2009.** Size, shape, and the thermal niche of endotherms. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **106**, 19666–19672.
- Price, E.R., 2017.** The physiology of lipid storage and use in reptiles. *Biol. Rev.* **92**, 1406–1426.
- Price, G.D., 1999.** The evidence and implications of polar ice during the Mesozoic. *Earth-Sci. Rev.* **48**, 183–210.
- Pritchard, P.C.H., 1971.** The leatherback or leathery turtle, *Dermochelys coriacea*. IUCN.
- Pucéat, E., Lécuyer, C., Sheppard, S.M., Dromart, G., Reboulet, S., Grandjean, P., 2003.** Thermal evolution of Cretaceous Tethyan marine waters inferred from oxygen isotope composition of fish tooth enamels. *Paleoceanography* **18**, 1–12.
- Pucéat, E., Reynard, B., Lécuyer, C., 2004.** Can crystallinity be used to determine the degree of chemical alteration of biogenic apatites? *Chem. Geol.* **205**, 83–97.
- Quenstedt, F. von, 1856.** Der Jura.–842 pp. Tüb. Laupp.
- R Core Team, 2017.** R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rafinesque, C.S., 1810.** Indice d'ittiologia siciliana ossia catalogo metodico dei nomi latini: italiani, e siciliani, e siciliani dei pesci, che si rinvencono in Sicilia disposti secondo un metodo naturale eseguito da un'appendice che contiene la descrizione di alcuni nuovi pesci siciliani. Illustrato da due piastre.

- Rais, P., Louis-Schmid, B., Bernasconi, S.M., Weissert, H., 2007.** Palaeoceanographic and palaeoclimatic reorganization around the Middle–Late Jurassic transition. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **251**, 527–546.
- Rash, R., Lillywhite, H.B., 2019.** Drinking behaviors and water balance in marine vertebrates. *Mar. Biol.* **166**, 1–21.
- Rasmussen, A.R., Murphy, J.C., Ompi, M., Gibbons, J.W., Uetz, P., 2011.** Marine reptiles. *PLoS One* **6**, e27373.
- Rees, P.M., Ziegler, A.M., Valdes, P.J., Huber, B.T., Macleod, K.G., Wing, S.L., 2000.** Jurassic phytogeography and climates: new data and model comparisons. In *Warm climates in Earth history* (ed. B. T. Huber, K. G. MacLeod & S. L. Wing). 297–318.
- Reif, W.-E., 1978.** Types of morphogenesis of the dermal skeleton in fossil sharks. *Paläontol. Z.* **52**, 110–128.
- Reina, R.D., Jones, T.T., Spotila, J.R., 2002.** Salt and water regulation by the leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea*. *J. Exp. Biol.* **205**, 1853–1860.
- Reisdorf, A.G., Bux, R., Wyler, D., Benecke, M., Klug, C., Maisch, M.W., Fornaro, P., Wetzel, A., 2012.** Float, explode or sink: postmortem fate of lung-breathing marine vertebrates. *Palaeobiodiversity Palaeoenvironments* **92**, 67–81.
- Reposi, E., 1902.** Il mixosauro degli strati Triassici di besano in Lombardia. Tip. Bernardoni di C. Rebeschini.
- Reynard, B., Balter, V., 2014.** Trace elements and their isotopes in bones and teeth: Diet, environments, diagenesis, and dating of archeological and paleontological samples. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **416**, 4–16.
- Reynard, B., Lécuyer, C., Grandjean, P., 1999.** Crystal-chemical controls on rare-earth element concentrations in fossil biogenic apatites and implications for paleoenvironmental reconstructions. *Chem. Geol.* **155**, 233–241.
- Reznikov, N., Shahar, R., Weiner, S., 2014.** Bone hierarchical structure in three dimensions. *Acta Biomater.* **10**, 3815–3826.
- Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Gangloff, R.A., 2002.** Polar dinosaurs. *Science* **295**, 979–980.
- Richardson, J., 1845.** LII.—Generic characters of *Gasterochisma melampus*, a fish which inhabits Port Nicholson, New Zealand. *J. Nat. Hist.* **15**, 346–346.
- Ridgway, S.H., 1972.** Homeostasis in the aquatic environment. *Mamm. Sea : Biology and Medicine*. Charles C. Thomas, Springfield, 590–747.
- Roberts, A.J., Druckenmiller, P.S., Delsett, L.L., Hurum, J.H., 2017.** Osteology and relationships of *Colymbosaurus* Seeley, 1874, based on new material of *C.*

- svalbardensis* from the Slottsmøya Member, Agardhfjellet Formation of central Spitsbergen. *J. Vertebr. Paleontol.* **37**, e1278381.
- Robinson, J.A., 1975a.** The locomotion of plesiosaurs. *Neues Jahrb. Mineral. Geol. Palaontologie Abh.* **149**, 286–332.
- Robinson, J.A., 1975b.** The locomotion of plesiosaurs. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie Abhandlungen* **149**, 286–332.
- Rock, J., Cree, A., Andrews, R.M., 2002.** The effect of reproductive condition on thermoregulation in a viviparous gecko from a cool climate. *J. Therm. Biol.* **27**, 17–27.
- Rodwell, M.J., Hoskins, B.J., 1996.** Monsoons and the dynamics of deserts. *Q. J. R. Meteorol. Soc.* **122**, 1385–1404.
- Rogers, K.D., Zioupos, P., 1999.** The bone tissue of the rostrum of a *Mesoplodon densirostris* whale: a mammalian biomineral demonstrating extreme texture. *J. Mater. Sci. Lett.* **18**, 651–654.
- Rogov, M.A., Zverkov, N.G., Zakharov, V.A., Arkhangelsky, M.S., 2019.** Marine reptiles and climates of the Jurassic and Cretaceous of Siberia. *Stratigr. Geol. Correl.* **27**, 398–423.
- 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. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **165**, 27–52.
- Rolfe, D.F., Brown, G.C., 1997.** Cellular energy utilization and molecular origin of standard metabolic rate in mammals. *Physiol. Rev.* **77**, 731–758.
- Rolland, J., Silvestro, D., Schluter, D., Guisan, A., Broennimann, O., Salamin, N., 2018.** The impact of endothermy on the climatic niche evolution and the distribution of vertebrate diversity. *Nat. Ecol. Evol.* **2**, 459–464.
- Rommel, S.A., Caplan, H., 2003.** Vascular adaptations for heat conservation in the tail of Florida manatees (*Trichechus manatus latirostris*). *J. Anat.* **202**, 343–353.
- Rosen, D.A., Renouf, D., 1997.** Seasonal changes in blubber distribution in Atlantic harbor seals: indications of thermodynamic considerations. *Mar. Mammal Sci.* **13**, 229–240.
- Rotherham, L.S., van Der Merwe, M., Bester, M.N., Oosthuizen, W.H., 2005.** Morphology and distribution of sweat glands in the Cape fur seal, *Arctocephalus pusillus pusillus* (Carnivora: Otariidae). *Aust. J. Zool.* **53**, 295–300.
- Rothschild, B.M., Storrs, G.W., 2003.** Decompression syndrome in plesiosaurs (Sauropterygia: Reptilia). *J. Vertebr. Paleontol.* **23**, 324–328.

- Rothschild, B.M., Xiaoting, Z., Martin, L.D., 2012.** Adaptations for marine habitat and the effect of Triassic and Jurassic predator pressure on development of decompression syndrome in ichthyosaurs. *Naturwissenschaften* **99**, 443–448.
- Rowland, L.A., Bal, N.C., Periasamy, M., 2015.** The role of skeletal-muscle-based thermogenic mechanisms in vertebrate endothermy. *Biol. Rev.* **90**, 1279–1297.
- Rozanski, K., Araguás-Araguás, L., Gonfiantini R., 1993.** Isotopic patterns in modern global precipitation, in *Climate Change in Continental Isotopic Records, Geophys. Monog. Ser., edited by P. K. Swart et al.*, 1–36, AGU, Washington, D. C
- Ruebsam, W., Reolid, M., Sabatino, N., Masetti, D., Schwark, L., 2020.** Molecular paleothermometry of the early Toarcian climate perturbation. *Glob. Planet. Change* **195**, 103351.
- Ruf, T., Geiser, F., 2015.** Daily torpor and hibernation in birds and mammals. *Biol. Rev.* **90**, 891–926.
- Runcie, R.M., Dewar, H., Hawn, D.R., Frank, L.R., Dickson, K.A., 2009.** Evidence for cranial endothermy in the opah (*Lampris guttatus*). *J. Exp. Biol.* **212**, 461–470.
- Rundel, P.W., Ehleringer, J.R., Nagy, K.A., 2012.** Stable isotopes in ecological research. Springer Science & Business Media.
- Sabat, P., Newsome, S.D., Pinochet, S., Nespolo, R., Sanchez-Hernandez, J.C., Maldonado, K., Gerson, A.R., Sharp, Z.D., Whiteman, J.P., 2021.** Triple oxygen isotope measurements ($\Delta^{17}\text{O}$) of body water reflect water intake, metabolism, and $\delta^{18}\text{O}$ of ingested water in Passerines. *Front. Physiol.* **12**, 710026.
- Sachs, S., Young, M.T., Abel, P., Mallison, H., 2019.** A new species of the metriorhynchid crocodylomorph *Cricosaurus* from the Upper Jurassic of southern Germany. *Acta Palaeontol. Pol.* **64(2)**:343-356.
- Saelen, G., Doyle, P., Talbot, M.R., 1996.** Stable-isotope analyses of belemnite rostra from the Whitby Mudstone Fm., England: surface water conditions during deposition of a marine black shale. *Palaios*, **11** 97–117.
- Saffar, J.-L., Lasfargues, J.-J., Cherruau, M., 1997.** Alveolar bone and the alveolar process: the socket that is never stable. *Periodontol.* **2000** **13**, 76–90.
- Sakamoto, W., Uchida, I., Naito, Y., Kureha, K., Tujimura, M., Sato, K., 1990.** Deep diving behavior of the loggerhead turtle near the frontal zone. *Nippon Suisan Gakkaishi* **56**, 1435–1443.
- Sampson, S.D., 1995.** Two new horned dinosaurs from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana; with a phylogenetic analysis of the Centrosaurinae (Ornithischia: Ceratopsidae). *J. Vertebr. Paleontol.* **15**, 743–760.

- Sander, P.M., 2000.** Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. *Paläontol. Z.* **74**, 1–35.
- Sander, P.M., Wintrich, T., 2021.** Sauropterygia: Histology of Plesiosauria, in: Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology. *CRC Press*, pp. 444–457.
- Sato, K., Sakamoto, W., Matsuzawa, Y., Tanaka, H., Minamikawa, S., Naito, Y., 1995.** Body temperature independence of solar radiation in free-ranging loggerhead turtles, *Caretta caretta*, during interesting periods. *Mar. Biol.* **123**, 197–205.
- Sato, K., Sakamoto, W., Matsuzawa, Y., Tanaka, H., Naito, Y., 1994.** Correlation between stomach temperatures and ambient water temperatures in free-ranging loggerhead turtles, *Caretta caretta*. *Mar. Biol.* **118**, 343–351.
- Sato, T., Tanabe, K., 1998.** Cretaceous plesiosaurs ate ammonites. *Nature* **394**, 629–630.
- Schmidt-Nielsen, K., Fange, R., 1958.** Salt glands in marine reptiles. *Nature* **182**, 783–785.
- Schneider, J.G., 1801.** *Historiae amphibiorum naturalis et literariae fasciculus primus [-secundus].* sumtibus F. Frommanni.
- Schoeller, D.A., 1988.** Measurement of energy expenditure in free-living humans by using doubly labeled water. *J. Nutr.* **118**, 1278–1289.
- Schoeller, D.A., Leitch, C.A., Brown, C., 1986.** Doubly labeled water method: *in vivo* oxygen and hydrogen isotope fractionation. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* **251**, R1137–R1143.
- Schoeller, D.A., Van Santen, E., 1982.** Measurement of energy expenditure in humans by doubly labeled water method. *J. Appl. Physiol.* **53**, 955–959.
- Scholander, P.F., Schevill, W.E., 1955.** Counter-current vascular heat exchange in the fins of whales. *J. Appl. Physiol.* **8**, 279–282.
- Schulp, A.S., Janssen, R., Van Baal, R.R., Jagt, J.W., Mulder, E.W., Vonhof, H.B., 2017.** Stable isotopes, niche partitioning and the paucity of elasmosaur remains in the Maastrichtian type area. *Neth. J. Geosci.* **96**, 29–33.
- Schulte, P., Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., Barton, P.J., Bown, P.R., Bralower, T.J., Christeson, G.L., Claeys, P., Cockell, C.S., 2010.** The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science* **327**, 1214–1218.
- Schwab, I.R., 2002.** These eyes are hot... *Br. J. Ophthalmol.* **86**, 266–266.
- Seeley, H.G., 1874.** On the pectoral arch and fore limb of *Ophthalmosaurus*, a new ichthyosaurian genus from the Oxford Clay. *Q. J. Geol. Soc.* **30**, 696–707.
- Seeley, H.G., 1874.** Note on some of the generic modifications of the plesiosaurian pectoral arch. *Q. J. Geol. Soc.* **30**, 436–449.

- Seeley, H.G., 1869.** Index to the fossil remains of Aves, Ornithosauria, and Reptilia, from the Secondary system of strata arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. Deighton, Bell, and Company.
- Sellwood, B.W., Valdes, P.J., 2008.** Jurassic climates. *Proc. Geol. Assoc.* **119**, 5–17.
- Sennikov, A.G., Arkhangelsky, M.S., 2010.** On a typical Jurassic sauropterygian from the Upper Triassic of Wilczek Land (Franz Josef Land, Arctic Russia). *Paleontol. J.* **44**, 567–572.
- Séon, N., Amiot, R., Martin, J.E., Young, M.T., Middleton, H., Fourel, F., Picot, L., Valentin, X., Lécuyer, C., 2020.** Thermophysiologicals of Jurassic marine crocodylomorphs inferred from the oxygen isotope composition of their tooth apatite. *Philos. Trans. R. Soc. B* **375**, 20190139.
- Sepulveda, C.A., Graham, J.B., Bernal, D., 2007.** Aerobic metabolic rates of swimming juvenile mako sharks, *Isurus oxyrinchus*. *Mar. Biol.* **152**, 1087–1094.
- Sequeira, A.M., Rodríguez, J.P., Eguíluz, V.M., Harcourt, R., Hindell, M., Sims, D.W., Duarte, C.M., Costa, D.P., Fernández-Gracia, J., Ferreira, L.C., 2018.** Convergence of marine megafauna movement patterns in coastal and open oceans. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **115**, 3072–3077.
- Shemesh, A., 1990.** Crystallinity and diagenesis of sedimentary apatites. *Geochim. Cosmochim. Acta* **54**, 2433–2438.
- Shemesh, A., Kolodny, Y., Luz, B., 1988.** Isotope geochemistry of oxygen and carbon in phosphate and carbonate of phosphorite francolite. *Geochim. Cosmochim. Acta* **52**, 2565–2572.
- Shikama, T., Kamei, T., Murata, M., 1978.** Early Triassic ichthyosaurus, *Utatusaurus hataii* gen. et sp. nov., from the Kitakami Massif, Northeast Japan. *Sci. Rep. Tohoku Univ. Second Ser. Geol.* **48**, 77-A42.
- Shoemaker, V.H., Nagy, K.A., 1984.** Osmoregulation in the Galápagos marine iguana, *Amblyrhynchus cristatus*. *Physiol. Zool.* **57**, 291–300.
- Sillen, A., LeGeros, R., 1991.** Solubility profiles of synthetic apatites and of modern and fossil bones. *J. Archaeol. Sci.* **18**, 385–397.
- Simkiss, K., Wilbur, K.M., 2012.** Biomineralization. *Elsevier*.
- Simonnet, H., 1955.** L'eau : besoins de l'organisme, métabolisme, influence de l'abreuvement sur la production animale. *Rev. D'élevage Médecine Vét. Pays Trop.* **8**, 179–208.
- Sisma-Ventura, G., Tütken, T., Peters, S.T.M., Bialik, O.M., Zohar, I., Pack, A., 2019.** Past aquatic environments in the Levant inferred from stable isotope compositions of

- carbonate and phosphate in fish teeth. *PloS One* **14**, e0220390.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220390>
- Smirnov, A.K., Smirnova, E.S., 2020.** Effect of Temperature on Locomotor Activity and Swimming Performance of Juvenile Roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae). *J. Ichthyol.* **60**, 315–324.
- Smith, A., 1828.** Descriptions of new, or imperfectly known objects of the animal kingdom, found in the south of Africa. *South Afr. Commer. Advert.* **3**, 2.
- Smith, A.S., 2008.** Plesiosaurs. *Geol. Today* **24**, 71–75.
- Smith, H.W., 1930.** The absorption and excretion of water and salts by marine teleosts. *Am. J. Physiol.-Leg. Content* **93**, 480–505.
- Snyder, G.K., Sheafor, B.A., 1999.** Red blood cells: centerpiece in the evolution of the vertebrate circulatory system. *Am. Zool.* **39**, 189–198.
- Song, H., Wignall, P.B., Song, H., Dai, X., Chu, D., 2019.** Seawater temperature and dissolved oxygen over the past 500 million years. *J. Earth Sci.* **30**, 236–243.
- Song, H., Wignall, P.B., Tong, J., Bond, D.P., Song, H., Lai, X., Zhang, K., Wang, H., Chen, Y., 2012.** Geochemical evidence from bio-apatite for multiple oceanic anoxic events during Permian–Triassic transition and the link with end-Permian extinction and recovery. *Earth Planet. Sci. Lett.* **353**, 12–21.
- Sørensen, A.M., Surlyk, F., Lindgren, J., 2013.** Food resources and habitat selection of a diverse vertebrate fauna from the upper lower Campanian of the Kristianstad Basin, southern Sweden. *Cretac. Res.* **42**, 85–92.
- Soslau, G., 2020.** The role of the red blood cell and platelet in the evolution of mammalian and avian endothermy. *J. Exp. Zoolog. B Mol. Dev. Evol.* **334**, 113–127.
- Speakman, J.R., 1998.** The history and theory of the doubly labeled water technique. *Am. J. Clin. Nutr.* **68**, 932S–938S.
- Speakman, J.R., Król, E., 2010.** Maximal heat dissipation capacity and hyperthermia risk: neglected key factors in the ecology of endotherms. *J. Anim. Ecol.* **79**, 726–746.
- Spencer, C., Kim, S.-T., 2015.** Carbonate clumped isotope paleothermometry: a review of recent advances in CO₂ gas evolution, purification, measurement and standardization techniques. *Geosci. J.* **19**, 357–374.
- Spindler, F., Lauer, R., Tischlinger, H., Mäuser, M., 2021.** The integument of pelagic crocodylomorphs (Thalattosuchia: Metriorhynchidae). *Palaeontol. Electron.* **24**, 1–41.
- Spotila, J.R., Standora, E.A., 1985.** Environmental constraints on the thermal energetics of sea turtles. *Copeia* 694–702.

- Srivastava, R., Ramesh, R., Prakash, S., Anilkumar, N., Sudhakar, M., 2007.** Oxygen isotope and salinity variations in the Indian sector of the Southern Ocean. *Geophys. Res. Lett.* **34**.
- Standora, E.A., Spotila, J.R., Foley, R.E., 1982.** Regional endothermy in the sea turtle, *Chelonia mydas*. *J. Therm. Biol.* **7**, 159–165.
- Stanley, S.M., Luczaj, J.A., 2015.** Earth system history. NY WH Free. Sch.
- Starks, E.C., 1910.** The osteology and mutual relationships of the fishes belonging to the family Scombridae. *J. Morphol.* **21**, 77–99.
- Steffel, S., Magnuson, J.J., Dizon, A.E., Neill, W.H., 1976.** Temperature discrimination by captive free-swimming tuna, *Euthynnus affinis*. *Trans. Am. Fish. Soc.* **105**, 588–591.
- Sternberg, C.M., 1951.** Complete skeleton of *Leptoceratops gracilis* Brown from the upper edmonton member on red deer river, Alberta. *Natl. Mus. Can. Bull.* **123**, 225–255.
- Stevens, E.D., Neill, W.H., 1978.** Body Temperature Relations of Tunas, Especially Skipjack. *Fish Physiol.* 315–359.
- Stevenson, R.D., 1985.** The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms. *Am. Nat.* **126**, 362–386.
- Stoehr, A., St. Martin, J., Aalbers, S., Sepulveda, C., Bernal, D., 2018.** Free-swimming swordfish, *Xiphias gladius*, alter the rate of whole body heat transfer: morphological and physiological specializations for thermoregulation. *ICES J. Mar. Sci.* **75**, 858–870.
- Stone, M.D., Arjmandi, B., Lovern, M.B., 2010.** Dual-energy x-ray absorptiometry (DXA) as a non-invasive tool for the prediction of bone density and body composition of turtles. *Herpetol. Rev.* **41**, 36–42.
- Storrs, G.W., 1993.** Function and phylogeny in sauropterygian (Diapsida) evolution. *Am. J. Sci.* **293**, 63.
- Storrs, G.W., Taylor, M.A., 1996.** Cranial anatomy of a new plesiosaur genus from the lowermost Lias (Rhaetian/Hettangian) of Street, Somerset, England. *J. Vertebr. Paleontol.* **16**, 403–420.
- Stoskopf, M.K., Barrick, R.E., Showers, W.J., 2001.** Oxygen isotope variability in bones of wild caught and constant temperature reared sub-adult American alligators. *J. Therm. Biol.* **26**, 183–191.
- Stovall, J.W., Langston, W., 1950.** *Acrocantosaurius atokensis*, a new genus and species of Lower Cretaceous Theropoda from Oklahoma. *Am. Midl. Nat.* **43**, 696–728.
- Stuart-Williams, H.L.Q., Schwarcz, H.P., White, C.D., Spence, M.W., 1996.** The isotopic composition and diagenesis of human bone from Teotihuacan and Oaxaca, Mexico. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **126**, 1–14.

- Suan, G., Mattioli, E., Pittet, B., Lécuyer, C., Suchéras-Marx, B., Duarte, L.V., Philippe, M., Reggiani, L., Martineau, F., 2010.** Secular environmental precursors to Early Toarcian (Jurassic) extreme climate changes. *Earth Planet. Sci. Lett.* **290**, 448–458.
- Suan, G., Pittet, B., Bour, I., Mattioli, E., Duarte, L.V., Mailliot, S., 2008.** Duration of the Early Toarcian carbon isotope excursion deduced from spectral analysis: consequence for its possible causes. *Earth Planet. Sci. Lett.* **267**, 666–679.
- Suan, G., Rulleau, L., Mattioli, E., Suchéras-Marx, B., Rousselle, B., Pittet, B., Vincent, P., Martin, J.E., Lena, A., Spangenberg, J.E., 2013.** Palaeoenvironmental significance of Toarcian black shales and event deposits from southern Beaujolais, France. *Geol. Mag.* **150**, 728–742.
- Sunday, J.M., Bates, A.E., Dulvy, N.K., 2011.** Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **278**, 1823–1830.
- Swainson, W., 1839.** On the natural history and classification of fishes, amphibians and reptiles. Longman, Orme, Brown, Green & Longmans.
- Symonds, M.R., Tattersall, G.J., 2010.** Geographical variation in bill size across bird species provides evidence for Allen’s rule. *Am. Nat.* **176**, 188–197.
- Talevi, M., Fernández, M.S., 2012.** Unexpected skeletal histology of an ichthyosaur from the Middle Jurassic of Patagonia: implications for evolution of bone microstructure among secondary aquatic tetrapods. *Naturwissenschaften* **99**, 241–244.
- Taplin, L.E., Grigg, G.C., 1981.** Salt glands in the tongue of the estuarine crocodile *Crocodylus porosus*. *Science* **212**, 1045–1047.
- Tarasevich, B.J., Howard, C.J., Larson, J.L., Snead, M.L., Simmer, J.P., Paine, M., Shaw, W.J., 2007.** The nucleation and growth of calcium phosphate by amelogenin. *J. Cryst. Growth* **304**, 407–415.
- Tattersall, G.J., Andrade, D.V., Abe, A.S., 2009.** Heat exchange from the toucan bill reveals a controllable vascular thermal radiator. *Science* **325**, 468–470.
- Tattersall, G.J., Leite, C.A., Sanders, C.E., Cadena, V., Andrade, D.V., Abe, A.S., Milsom, W.K., 2016.** Seasonal reproductive endothermy in tegu lizards. *Sci. Adv.* **2**, e1500951.
- Taylor, E.N., DeNardo, D.F., Malawy, M.A., 2004.** A comparison between point-and semi-continuous sampling for assessing body temperature in a free-ranging ectotherm. *J. Therm. Biol.* **29**, 91–96.
- Teixeira, C.R., Troina, G.C., Daura-Jorge, F.G., Simões-Lopes, P.C., Botta, S., 2022.** A practical guide on stable isotope analysis for cetacean research. *Mar. Mammal Sci.*
- Telfer, N., Cornell, L.H., Prescott, J.H., 1970.** Do dolphins drink water? *J. Am. Vet. Med. Assoc.* **157**, 555–558.

- Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdahl, K.G., Slade, N.A., 1983.** Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* **57**, 32–37.
- Tilkens, M.J., Wall-Scheffler, C., Weaver, T.D., Steudel-Numbers, K., 2007.** The effects of body proportions on thermoregulation: an experimental assessment of Allen's rule. *J. Hum. Evol.* **53**, 286–291.
- Toggweiler, J.R., Russell, J., 2008.** Ocean circulation in a warming climate. *Nature* **451**, 286–288.
- Tomes, J., De Morgan, C., 1853.** The Structure and Development of Bone. *Am. J. Dent. Sci.* **3**, 447.
- Tomilin, A.G., 1967.** Mammals of the USSR and adjacent countries. vol. 9, Cetacea. Isr. Program Sci Transl.
- Tomilin, A.G., 1950.** Notes on Siberian white-sided dolphin. *Rybn. Khozaistvo* **26**, 50–53.
- Torsvik, T.H., Van der Voo, R., Preeden, U., Mac Niocaill, C., Steinberger, B., Doubrovine, P.V., Van Hinsbergen, D.J., Domeier, M., Gaina, C., Tohver, E., 2012.** Phanerozoic polar wander, palaeogeography and dynamics. *Earth-Sci. Rev.* **114**, 325–368.
- Treasure, A.M., Roquet, F., Ansorge, I.J., Bester, M.N., Boehme, L., Bornemann, H., Charrassin, J.-B., Chevallier, D., Costa, D.P., Fedak, M.A., 2017.** Marine mammals exploring the oceans pole to pole: a review of the MEOP consortium. *Oceanography* **30**, 132–138.
- Troelsen, P.V., Wilkinson, D.M., Seddighi, M., Allanson, D.R., Falkingham, P.L., 2019.** Functional morphology and hydrodynamics of plesiosaur necks: does size matter? *J. Vertebr. Paleontol.* **39**, e1594850.
- Troina, G.C., Teixeira, C.R., Dehairs, F., Secchi, E.R., Botta, S., 2022.** Potential biases in dietary interpretation derived from stable isotope analysis of small dolphin teeth. *Mar. Environ. Res.* **184**, 105857.
- True, F.W., 1885.** On a new species of porpoise, *Phocaena dalli*, from Alaska. *Proc. U. S. Natl. Mus.*
- Trueman, C., Chenery, C., Eberth, D.A., Spiro, B., 2003.** Diagenetic effects on the oxygen isotope composition of bones of dinosaurs and other vertebrates recovered from terrestrial and marine sediments. *J. Geol. Soc.* **160**, 895–901.
- Trueman, C.N., Privat, K., Field, J., 2008.** Why do crystallinity values fail to predict the extent of diagenetic alteration of bone mineral? *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **266**, 160–167.

- Trumble, S.J., Robinson, E.M., Berman-Kowalewski, M., Potter, C.W., Usenko, S., 2013.** Blue whale earplug reveals lifetime contaminant exposure and hormone profiles. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **110**, 16922–16926.
- Tudge, A.P., 1960.** A method of analysis of oxygen isotopes in orthophosphate—its use in the measurement of paleotemperatures. *Geochim. Cosmochim. Acta* **18**, 81–93.
- Tuisku, F., Hildebrand, C., 1994.** Evidence for a neural influence on tooth germ generation in a polyphyodont species. *Dev. Biol.* **165**, 1–9.
- Tumarkin-Deratzian, A.R., 2007.** Fibrolamellar bone in wild adult *Alligator mississippiensis*. *J. Herpetol.* **41**, 341–345.
- Tütken, T., Vennemann, T.W., Pfretzschner, H.-U., 2008.** Early diagenesis of bone and tooth apatite in fluvial and marine settings: constraints from combined oxygen isotope, nitrogen and REE analysis. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **266**, 254–268.
- Uemura, R., Barkan, E., Abe, O., Luz, B., 2010.** Triple isotope composition of oxygen in atmospheric water vapor. *Geophys. Res. Lett.* **37**.
- Uhen, M.D., 2010.** The origin (s) of whales. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **38**, 189–219.
- van de Schootbrugge, B., Houben, A.J.P., Ercan, F.E.Z., Verreussel, R., Kerstholt, S., Janssen, N.M.M., Nikitenko, B., Suan, G., 2020.** Enhanced Arctic-Tethys connectivity ended the toarcian oceanic anoxic event in NW Europe. *Geol. Mag.* **157**, 1593–1611.
- van de Schootbrugge, B., McArthur, J.M., Bailey, T.R., Rosenthal, Y., Wright, J.D., Miller, K.G., 2005.** Toarcian oceanic anoxic event: An assessment of global causes using belemnite C isotope records. *Paleoceanography* **20**, PA3008. doi:10.1029/2004PA001102
- Vandelli, D., 1761.** Epistola de holothurio, et testudine coriacea ad Carolum Linnaeum (etc.). Conzatti.
- Vander Zanden, M.J., Clayton, M.K., Moody, E.K., Solomon, C.T., Weidel, B.C., 2015.** Stable isotope turnover and half-life in animal tissues: a literature synthesis. *PLoS One* **10**, e0116182.
- Vandermark, D., Tarduno, J.A., Brinkman, D.B., 2006.** Late Cretaceous plesiosaur teeth from Axel Heiberg Island, Nunavut, Canada. *Arctic*, **59**, 79–82.
- Vavrek, M.J., Wilhelm, B.C., Maxwell, E.E., Larsson, H.C., 2014.** Arctic plesiosaurs from the lower cretaceous of Melville Island, Nunavut, Canada. *Cretac. Res.* **50**, 273–281.
- Veizer, J., Godderis, Y., François, L.M., 2000.** Evidence for decoupling of atmospheric CO₂ and global climate during the Phanerozoic eon. *Nature* **408**, 698–701.

- Veizer, J., Prokoph, A., 2015.** Temperatures and oxygen isotopic composition of Phanerozoic oceans. *Earth-Sci. Rev.* **146**, 92–104.
- Vennemann, T.W., Hegner, E., Cliff, G., Benz, G.W., 2001.** Isotopic composition of recent shark teeth as a proxy for environmental conditions. *Geochim. Cosmochim. Acta* **65**, 1583–1599.
- Vigier, S., 2008.** Matrices fibrillaires denses de collagène : matériaux pour la réparation osseuse et l'étude d'ostéoblastes en trois dimensions (PhD Thesis). *Université Pierre et Marie Curie-Paris VI*.
- Vincent, P., Allemand, R., Taylor, P.D., Suan, G., Maxwell, E.E., 2017.** New insights on the systematics, palaeoecology and palaeobiology of a plesiosaurian with soft tissue preservation from the Toarcian of Holzmaden, Germany. *Sci. Nat.* **104**, 1–13.
- Vincent, P., Bardet, N., Houssaye, A., Amaghazaz, M., Meslouh, S., 2013.** New plesiosaur specimens from the Maastrichtian Phosphates of Morocco and their implications for the ecology of the latest Cretaceous marine apex predators. *Gondwana Res.* **24**, 796–805.
- Vincent, P., Bardet, N., Morel, N., 2007.** An elasmosaurid plesiosaur from the Aalenian (Middle Jurassic) of western France. *Neues Jahrb. Für Geol. Paläontol. Abh.* **243**, 363–370.
- Vincent, P., Bardet, N., Suberbiola, X.P., Bouya, B., Amaghazaz, M., Meslouh, S., 2011.** *Zarafasaura oceanis*, a new elasmosaurid (Reptilia: Sauropterygia) from the Maastrichtian Phosphates of Morocco and the palaeobiogeography of latest Cretaceous plesiosaurs. *Gondwana Res.* **19**, 1062–1073.
- Visser, I., Smith, T., Bullock, I., Green, G., Carlsson, O.L., Imberti, S., 2008.** Antarctic peninsula killer whales (*Orcinus orca*) hunt seals and a penguin on floating ice. *Mar. Mammal Sci.* **24**, 225–234.
- Vistoli, G., De Maddis, D., Cipak, A., Zarkovic, N., Carini, M., Aldini, G., 2013.** Advanced glycoxidation and lipoxidation end products (AGEs and ALEs): an overview of their mechanisms of formation. *Free Radic. Res.* **47**, 3–27.
- Von Euw, S., 2014.** Bone biomineralization: from the structural characterization of the mineral to its 3D organization (PhD Thesis). *UPMC Paris, France*.
- von Huene, F., 1923.** Ein neuer Plesiosaurier aus dem oberen Lias Württembergs. *Jahresh. Ver. Für Vaterl. Naturkunde Württ.* **79**, 3–23.
- von Huene, F.R., 1922.** Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. *Borntraeger*.
- von Huene, F.R.F., 1946.** Die grossen Stämme der Tetrapoden in den geologischen Zeiten.
- von Meyer, H., 1831.** Neue fossile Reptilien, aus der Ordnung der Saurier.

- Wade, M., 1990.** A review of the Australian Cretaceous longipinnate ichthyosaur *Platypterygius* (Ichthyosauria, Ichthyopterygia). *Mem. Qld. Mus.* **28**, 115–137.
- Wagner, A., 1858.** Zur Kenntniss der Sauier aus den lithographischen Schiefer. *Abh. Math.-Phys. Cl. K. Bayer. Akad. Wiss.* **8**, 415–528.
- Wagner, J.A., 1863.** Monographie der fossilen Fische aus den lithographischen Schiefer Bayerns. Verlag der Akad.
- Wahl, W.R., 2012.** Salt gland structures identified in a Late Jurassic ichthyosaur *Ophthalmosaurus natans*. *Paludicola* **8**, 252–262.
- Walbaum, J.J., 1792.** Petri Artedi sueci genera piscium. Quibus Syst. Totum Ichthyol. Proponitur Classibus Ordinibus Generum Characteribus Specierum Differ. Obs. Plurimis.
- Walcott, J., Eckert, S., Horrocks, J.A., 2012.** Tracking hawksbill sea turtles (*Eretmochelys imbricata*) during inter-nesting intervals around Barbados. *Mar. Biol.* **159**, 927–938.
- Walker, J.L., Macko, S.A., 1999.** Dietary studies of marine mammals using stable carbon and nitrogen isotopic ratios of teeth. *Mar. Mammal Sci.* **15**, 314–334.
- Walker, S.M., 2007.** Dolphins. *Lerner Publications*.
- Wallace, B.P., Jones, T.T., 2008.** What makes marine turtles go: a review of metabolic rates and their consequences. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **356**, 8–24.
- Wallace, B.P., Williams, C.L., Paladino, F.V., Morreale, S.J., Lindstrom, R.T., Spotila, J.R., 2005.** Bioenergetics and diving activity of internesting leatherback turtles *Dermochelys coriacea* at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica. *J. Exp. Biol.* **208**, 3873–3884.
- Walter, I., Seebacher, F., 2009.** Endothermy in birds: underlying molecular mechanisms. *J. Exp. Biol.* **212**, 2328–2336.
- Wang, W., Ortiz, R.D.C., Jacques, F.M., Xiang, X.-G., Li, H.-L., Lin, L., Li, R.-Q., Liu, Y., Soltis, P.S., Soltis, D.E., 2012.** Menispermaceae and the diversification of tropical rainforests near the Cretaceous–Paleogene boundary. *New Phytol.* **195**, 470–478.
- Wang, Y., Cerling, T.E., 1994.** A model of fossil tooth and bone diagenesis: implications for paleodiet reconstruction from stable isotopes. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **107**, 281–289.
- Wartzok, D., 2009.** Breathing, in: Encyclopedia of Marine Mammals. *Elsevier*, pp. 152–156.
- Wassenaar, L.I., Terzer-Wassmuth, S., Douence, C., Araguas-Araguas, L., Aggarwal, P.K., Coplen, T.B., 2018.** Seeking excellence: An evaluation of 235 international laboratories conducting water isotope analyses by isotope-ratio and laser-absorption spectrometry. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **32**, 393–406.

- Watanabe, Y.Y., Goldman, K.J., Caselle, J.E., Chapman, D.D., Papastamatiou, Y.P., 2015.** Comparative analyses of animal-tracking data reveal ecological significance of endothermy in fishes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **112**, 6104–6109.
- Wegner, N.C., Snodgrass, O.E., Dewar, H., Hyde, J.R., 2015.** Whole-body endothermy in a mesopelagic fish, the opah, *Lampris guttatus*. *Science* **348**, 786–789.
- Weimerskirch, H., Wilson, R.P., Guinet, C., Koudil, M., 1995.** Use of seabirds to monitor sea-surface temperatures and to validate satellite remote-sensing measurements in the Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **126**, 299–303.
- Weiner, S., Wagner, H.D., 1998.** The material bone: structure-mechanical function relations. *Annu. Rev. Mater. Sci.* **28**, 271–298.
- Welles, S.P., 1943.** Elasmosaurid plesiosaurs with description of new material from California and Colorado. *Mem. Univ. Calif.* **13**, 125–254.
- Werner, J., Griebeler, E.M., 2014.** Allometries of maximum growth rate versus body mass at maximum growth indicate that non-avian dinosaurs had growth rates typical of fast growing ectothermic sauropsids. *PloS One* **9**, e88834.
- West, K.L., Oftedal, O.T., Carpenter, J.R., Krames, B.J., Campbell, M., Sweeney, J.C., 2007.** Effect of lactation stage and concurrent pregnancy on milk composition in the bottlenose dolphin. *J. Zool.* **273**, 148–160.
- Whitehead, H., Mann, J., 2000.** Female reproductive strategies of cetaceans. *Cetacean Soc. Field Stud. Dolphins Whales* 219–246.
- Whiteman, J.P., Sharp, Z.D., Gerson, A.R., Newsome, S.D., 2019.** Relating $\Delta^{17}\text{O}$ values of animal body water to exogenous water inputs and metabolism. *BioScience* **69**, 658–668.
- Wiemann, J., Crawford, J.M., Briggs, D.E., 2020.** Phylogenetic and physiological signals in metazoan fossil biomolecules. *Sci. Adv.* **6**, eaba6883.
- Wiemann, J., Fabbri, M., Yang, T.-R., Stein, K., Sander, P.M., Norell, M.A., Briggs, D.E., 2018.** Fossilization transforms vertebrate hard tissue proteins into N-heterocyclic polymers. *Nat. Commun.* **9**, 1–9.
- Wiemann, J., Menéndez, I., Crawford, J.M., Fabbri, M., Gauthier, J.A., Hull, P.M., Norell, M.A., Briggs, D.E., 2022.** Fossil biomolecules reveal an avian metabolism in the ancestral dinosaur. *Nature* 1–5, <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04770-6>
- Wierzbowski, H., Bażejowski, B., Tyborowski, D., 2019.** Oxygen isotope profiles of uppermost Jurassic vertebrate teeth and oyster shells: a record of paleoenvironmental changes and animal habitats. *Palaios* **34**, 585–599.
- Wierzbowski, H., Joachimski, M., 2007.** Reconstruction of late Bajocian–Bathonian marine palaeoenvironments using carbon and oxygen isotope ratios of calcareous fossils from

- the Polish Jura Chain (central Poland). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **254**, 523–540.
- Wierzbowski, H., Rogov, M.A., Matyja, B.A., Kiselev, D., Ippolitov, A., 2013.** Middle–Upper Jurassic (Upper Callovian–Lower Kimmeridgian) stable isotope and elemental records of the Russian Platform: indices of oceanographic and climatic changes. *Glob. Planet. Change* **107**, 196–212.
- Wiffen, J., De Ricqlès, A., Mazin, J.-M., De Buffrenil, V., 1995.** Ontogenetic evolution of bone structure in Late Cretaceous Plesiosauria from New Zealand. *Geobios* **28**, 625–640.
- Wilberg, E.W., Turner, A.H., Brochu, C.A., 2019.** Evolutionary structure and timing of major habitat shifts in Crocodylomorpha. *Sci. Rep.* **9**, 514.
- Williams, T.M., Haun, J.E., Friedl, W.A., 1999.** The diving physiology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). I. Balancing the demands of exercise for energy conservation at depth. *J. Exp. Biol.* **202**, 2739–2748.
- Williston, S.W., 1925.** The osteology of the reptiles.
- Williston, S.W., 1903.** North American plesiosaurs: Part I. Field Columbian Museum.
- Wilson, R.P., Culik, B.M., 1991.** The cost of a hot meal: facultative specific dynamic action may ensure temperature homeostasis in post-ingestive endotherms. *Comp. Biochem. Physiol. A* **100**, 151–154.
- Wiman, C., 1930.** Eine neue Reptilien-Ordnung aus der Trias Spitzbergens. *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala* **22**, 183–196.
- Wingender, B., Azuma, M., Krywka, C., Zaslansky, P., Boyle, J., Deymier, A., 2021.** Carbonate substitution significantly affects the structure and mechanics of carbonated apatites. *Acta Biomater.* **122**, 377–386.
- Wintrich, T., Hayashi, S., Houssaye, A., Nakajima, Y., Sander, P.M., 2017.** A Triassic plesiosaurian skeleton and bone histology inform on evolution of a unique body plan. *Sci. Adv.* **3**, e1701144.
- Withers, P.C., 1992.** Comparative animal physiology. *Saunders College Pub. Philadelphia.*
- Withers, P.C., Cooper, C.E., Maloney, S.K., Bozinovic, F., Cruz-Neto, A.P., 2016.** Ecological and environmental physiology of mammals. *Oxford University Press.*
- Wolf, G., 2013.** Isotopes in biology. *Elsevier.*
- Wolf, N.G., Swift, P.R., Carey, F.G., 1988.** Swimming muscle helps warm the brain of lamnid sharks. *J. Comp. Physiol. B* **157**, 709–715.
- Wong, W.W., Cochran, W.J., Klish, W.J., Smith, E.O., Lee, L.S., Klein, P.D., 1988.** *In vivo* isotope-fractionation factors and the measurement of deuterium-and oxygen-18-dilution

- spaces from plasma, urine, saliva, respiratory water vapor, and carbon dioxide. *Am. J. Clin. Nutr.* **47**, 1–6.
- Woodward, A.S., 1895.** Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). British Museum.
- Worthy, G.A., Edwards, E.F., 1990.** Morphometric and biochemical factors affecting heat loss in a small temperate cetacean (*Phocoena phocoena*) and a small tropical cetacean (*Stenella attenuata*). *Physiol. Zool.* **63**, 432–442.
- Wright, L.E., Schwarcz, H.P., 1998.** Stable carbon and oxygen isotopes in human tooth enamel: identifying breastfeeding and weaning in prehistory. *Am. J. Phys. Anthropol. Off. Publ. Am. Assoc. Phys. Anthropol.* **106**, 1–18.
- Wyneken, J., Lohmann, K.J., Musick, J.A., 2013.** The biology of sea turtles. *CRC press*.
- Yamamoto, A., Abe-Ouchi, A., Yamanaka, Y., 2018.** Long-term response of oceanic carbon uptake to global warming via physical and biological pumps. *Biogeosciences* **15**, 4163–4180.
- Yeates, L.C., Houser, D.S., 2008.** Thermal tolerance in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *J. Exp. Biol.* **211**, 3249–3257.
- Yoshida, N., Miyazaki, N., 1991.** Oxygen isotope correlation of cetacean bone phosphate with environmental water. *J. Geophys. Res. Oceans* **96**, 815–820.
- Young, C.-C., Dong, Z.M., 1972.** *Chaohusaurus geishanensis* from Anhui province. *Mem. Inst. Vertebr. Paleontol. Paleoanthropology Acad. Sin. A* **9**, 11–14.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., De Andrade, M.B., Desojo, J.B., Beatty, B.L., Steel, L., Fernández, M.S., Sakamoto, M., Ruiz-Omeñaca, J.I., Schoch, R.R., 2012.** The cranial osteology and feeding ecology of the metriorhynchid crocodylomorph genera *Dakosaurus* and *Plesiosuchus* from the Late Jurassic of Europe. *PLoS One* **7**, e44985.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Ruta, M., de Andrade, M.B., 2010.** The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity, and biomechanics. *Zool. J. Linn. Soc.* **158**, 801–859.
- Young, M.T., de Andrade, M.B., 2009.** What is *Geosaurus*? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Bayern, Germany. *Zool. J. Linn. Soc.* **157**, 551–585.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001.** Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* **292**, 686–693.

- Zammit, M., Kear, B.P., Norris, R.M., 2014.** Locomotory capabilities in the Early Cretaceous ichthyosaur *Platypterygius australis* based on osteological comparisons with extant marine mammals. *Geol. Mag.* **151**, 87–99.
- Zazzo, A., Lécuyer, C., Mariotti, A., 2004a.** Experimentally-controlled carbon and oxygen isotope exchange between bioapatites and water under inorganic and microbially-mediated conditions. *Geochim. Cosmochim. Acta* **68**, 1–12.
- Zazzo, A., Lecuyer, C., Sheppard, S.M., Grandjean, P., Mariotti, A., 2004b.** Diagenesis and the reconstruction of paleoenvironments: A method to restore original $\delta^{18}\text{O}$ values of carbonate and phosphate from fossil tooth enamel. *Geochim. Cosmochim. Acta* **68**, 2245–2258.
- Zioupos, P., Currey, J.D., Casinos, A., 2000.** Exploring the effects of hypermineralisation in bone tissue by using an extreme biological example. *Connect. Tissue Res.* **41**, 229–248.
- Zverkov, N.G., Efimov, V.M., 2019.** Revision of *Undorosaurus*, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm. *J. Syst. Palaeontol.*
- Zverkov, N.G., Grigoriev, D.V., Danilov, I.G., 2021.** Early Jurassic palaeopolar marine reptiles of Siberia. *Geol. Mag.* **158**, 1305–1322.
- Zverkov, N.G., Prilepskaya, N.E., 2019.** A prevalence of *Arthropterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic - Earliest Cretaceous of the Boreal Realm. *PeerJ*, **7**, e6799.
- Zylberberg, L., 2021.** Bone Cells and Organic Matrix, in: *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology*. *CRC Press*, pp. 85–108.

Liste des figures

- Figure 1 :** Performance relative de plusieurs paramètres physiologiques chez l'iguane du désert *Dipsosaurus dorsalis* BAIRD & GIRARD 1852, en fonction de sa température corporelle. TCI et TCS correspondent respectivement à la température critique inférieure et supérieure. Figure modifiée d'après Huey et Kingsolver (1989). L'explosivité correspond à la capacité d'un organisme à enclencher, en un temps court, une forte contraction musculaire..... 26
- Figure 2 :** Représentation schématique de la contribution de chaque source de chaleur chez les vertébrés marins en fonction de leur stratégie thermorégulatrice. Nicolas Séon © 30
- Figure 3 :** Observation au microscope des trois grands types osseux. **A.** Os à fibres lamellaires provenant d'un radius d'*Alligator mississippiensis* DAUDIN, 1802. **B.** Os à fibres enchevêtrées d'une vertèbre de *Dimetrodon* COPE, 1878 (Permien). **C.** Os à fibres parallèles d'un fémur de *Confuciusornis* HOU, ZHOU, MARTIN & FEDUCCIA 1995 (Crétacé). Figure extraite de Padian et Lamm (2013)..... 37
- Figure 4 :** Représentation schématique du fonctionnement d'un cycle de la pompe Na^+/K^+ -ATPase. **A.** La protéine est en position d'accueil des ions Na^+ . **B.** Une molécule d'ATP vient se fixer sur la protéine et change la conformation de la protéine. La protéine s'ouvre vers l'extérieur et libère les ions Na^+ lors de l'hydrolyse de la molécule d'ATP. **C.** Dans ce même temps, les ions K^+ viennent se fixer sur la protéine. **D.** Le phosphate inorganique se délie de la protéine impliquant un retour à la conformation stable de la protéine. Les ions K^+ sont expulsés vers l'intérieur de la cellule. 39
- Figure 5 :** **A gauche**, localisation du tissu adipeux brun chez le grand dauphin commun (*Tursiops truncatus* MONTAGU, 1821). Les artères et les veines qui irriguent le tissu adipeux brun sont respectivement représentées en rouge et en bleu. **A droite**, représentation schématique d'un adipocyte brun et d'un adipocyte blanc. Figure créée avec BioRender.com. 41
- Figure 6 :** Schéma illustrant le fonctionnement de la protéine transmembranaire UCP1. Figure créée avec BioRender.com. 42
- Figure 7 :** Profondeur moyenne de plongée de quelques espèces de vertébrés marins à respiration pulmonaire. Le gradient de couleur illustre le gradient thermique des masses d'eau en fonction de la profondeur. Figure extraite et modifiée d'après Favilla et Costa (2020). 43
- Figure 8 :** Phylogénie simplifiée des Cetacea. Figure extraite et modifiée d'après McGowen *et al.* (2020). 45
- Figure 9 :** Morphologie générale de deux espèces d'Odontoceti (Cetacea). **A gauche**, un béluga (*Delphinapterus leucas*) et **à droite**, un grand dauphin commun (*Tursiops truncatus*). Les deux spécimens ne sont pas à l'échelle. 46
- Figure 10 :** Profil de température (courbe bleue) en fonction de la profondeur par rapport à la peau d'une baleine de Minke (*Balaenoptera acutorostrata* LACEPEDE, 1804) mâle de 3,45 t. La droite pointillée indique la température de l'eau. Figure extraite et modifiée de Folkow et Blix (1992). 46
- Figure 11 :** Conductivité de la couche de tissu adipeux (*blubber*) en fonction de l'épaisseur pour différentes espèces de mammifères marins et de la tortue luth au regard de leur distribution latitudinale et de leur masse corporelle. Figure modifiée d'après Favilla et Costa (2020)..... 47
- Figure 12 :** CT scan d'un dauphin à flancs blancs du Pacifique (*Lagenorhynchus obliquidens*, en haut) et d'un marsouin de Dall (*Phocoenoides dalli*, en bas). Les flèches indiquent le lard,

a : vertèbre, b : poumon, c : cœur, d : muscles squelettiques, e : intestin, f : melon, g : cerveau, h : foie, i : cavité thoracique, j : cavité abdominale, k : œil. Echelle = 10 cm. Photographies extraites de Hashimoto <i>et al.</i> (2015).	48
Figure 13 : Représentation schématique du fonctionnement d'un échangeur de chaleur à contre-courant.	49
Figure 14 : Représentation schématique de la réponse vasomotrice face à des conditions de températures environnementales basses (à gauche) et élevées (à droite). Figure modifiée d'après Moyes et Schulte (2014).	50
Figure 15 : Synthèse des mécanismes de production (cercles blancs) et de rétention (cercles gris) de la chaleur corporelle chez les Cetacea.	50
Figure 16 : Température corporelle (courbe rouge) en fonction de la distance à la peau d'un Alopiidae BONAPARTE, 1838 ectotherme, <i>Alopias pelagicus</i> NAKAMURA, 1935 (à gauche) et d'un Lamnidae endotherme <i>Lamna ditropis</i> (à droite). La droite bleue indique la température de l'eau environnante. Figure modifiée d'après Bernal <i>et al.</i> (2012).	52
Figure 17 : Représentation graphique de la température musculaire en degrés Celsius (°C) de différentes espèces de Thunnini en fonction de la température de l'eau. Figure modifiée d'après Carey et Teal (1966).	53
Figure 18 : Photographies illustrant la position des muscles rouges chez l'espadon (<i>Xiphias gladius</i> , à gauche) et le thon rouge de l'Atlantique (<i>Thunnus thynnus</i> , à droite). Les photographies représentent une section des muscles dorsaux en vue antérieure.	54
Figure 19 : Synthèse des mécanismes de production (cercles blancs) et de rétention (cercles gris) de la chaleur corporelle chez les Thunnini et Lamnidae, les Xiphidae et les Osteichthyes au sens large.	55
Figure 20 : Phylogénie des Chelonioidea. Figure extraite et modifiée d'après Duchene <i>et al.</i> (2012).	56
Figure 21 : Synthèse des mécanismes de production (cercles blancs) et de rétention (cercles gris) de la chaleur corporelle chez les Cheloniidae et les Dermochelyidae.	58
Figure 22 : Echelle des temps géologiques du Mésozoïque (Gradstein <i>et al.</i> , 2020) et cartes paléogéographiques du Trias inférieur, Jurassique moyen et Crétacé supérieur. Cartes modifiées à partir de Deep time maps (http://www.deeptimemaps.com).	64
Figure 23 : Cartes paléoclimatiques illustrant les différentes ceintures climatiques au Mésozoïque, modifiées d'après Boucot <i>et al.</i> (2013).	66
Figure 24 : Carte paléogéographique de la Téthys occidentale au Jurassique inférieur, à gauche. Les courants océaniques proposés par Dera et Donnadieu (2012) sont représentés par les flèches bleues et rouges. Carte paléogéographique de la Téthys occidentale au Jurassique supérieur, à droite, modifiée d'après Jelby <i>et al.</i> (2020).	68
Figure 25 : Evolution de la température des eaux océaniques de surface du Bajocien au Tithonien à basses latitudes. Les estimations de températures ont été réalisées avec un $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer à 0 ‰. Le rectangle bleu représente la gamme de température des océans tropicaux actuels. Figure modifiée d'après Lécuyer <i>et al.</i> (2003).	70
Figure 26 : Illustration des gradients de température océanique (A.) et de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ (B.) pour le Jurassique à partir de différents proxys. La courbe bleue correspond à la modélisation	

- climatique réalisée par Dera et Donnadiou (2012). Figure modifiée d'après Letulle *et al.* (2022).
 72
- Figure 27** : Phylogénie générale incluant les différents groupes de reptiles marins au Mésozoïque. Les barres rouges représentent taxons étudiés au cours de ce travail. Figure modifiée d'après Houssaye (2013). **A** : Sauropterygia, **B** : Lepidosauria HAECKEL, 1866 et **C** : Archosauromorpha VON HUENE, 1946. 74
- Figure 28** : Arbre phylogénétique simplifié des Ichthyosauria d'après Motani (1999) et illustration des différences morphologiques entre les formes triasiques et post-triasiques. 75
- Figure 29** : Photographies illustrant la morphologie des Ichthyosauria. **A**. Un spécimen de *Stenopterygius* juvénile presque complet avec une enveloppe de tissus mous. Le spécimen réside au musée Goldfuß à Bonn, en Allemagne (voir aussi Sander, 2000). **B**. Aperçu des tissus mous de la queue d'un autre spécimen de *Stenopterygius* immature. Notez la courbure vers le bas de la colonne vertébrale et la forme générale en croissant de lune de la nageoire caudale. Le spécimen est exposé au Urweltmuseum Hauff, en Allemagne. **C**. Aperçu de la nageoire dorsale du même spécimen. **D**. Nageoire pectorale d'un spécimen de *Stenopterygius* hébergé au Paleontologiska Museet, Uppsala, Suède, avec la présence de tissus mous. **E**. Contenu intestinal de couleur foncée à l'intérieur de la cavité abdominale d'un *Stenopterygius* adulte, provenant probablement de céphalopodes comme indiqué par les crochets et contenant probablement aussi des restes de sacs d'encre mélanisés. Le spécimen est exposé à l'Urweltmuseum Hauff, en Allemagne. **Barres d'échelle** : **A, B**. 10 cm, **C–E**. 2cm. Figure extraite de Eriksson *et al.* (2022). 76
- Figure 30** : Illustration de membres antérieurs gauches en vue dorsale de plusieurs genres d'Ichthyosauria. **A**. *Utatusaurus hataii* SHIKAMA, KAMEL & MURATA 1978 (Trias), d'après Motani (1997). **B**. *Mixosaurus cornalianus* BASSANI, 1886 (Trias), d'après Repposi (1902) et Merriam (1908). **C**. *Shastasaurus neoscapularis* MCGOWAN, 1994 (Trias), d'après McGowan (1994). **D**. *Shonisaurus popularis* CAMP, 1976 (Trias), d'après Camp (1980). **E**. *Stenopterygius* sp. (Jurassique), d'après Caldwell (1997). **F**. *Ophthalmosaurus icenicus* SEELEY, 1874 (Jurassique), d'après Caldwell (1997). **G**. *Platypterygius platydactylus* BROILI, 1907 (Crétacé), d'après Broili (1907). **Abréviations** : H = humérus, R = radius, U = ulna, i = intermédiaire, p = pisiforme, r = radiale, 1-4 = carpes et I-V = métacarpes. Figure tirée de Sander (2000). 77
- Figure 31** : Illustration des différents types de nage et leurs espèces représentatives. Figure extraite de Lapiere (2014). 78
- Figure 32** : **En haut**, silhouette des deux morpho-groupes : **A**. plésiosaumorphe et **B**. pliosaumorphe. **En bas**, photographie du spécimen INAH CPC RFG 2544 P.F.1 de *Mauriciosaurus fernandesi* FREY, MULDER, STINNESBECK, RIVERA-SYLVA, PADILLA-GUTIERREZ & GONZALEZ-GONZALEZ, 2017 (**A**) et dessin interprétatif (**B**) extraits de Frey *et al.* (2017). 80
- Figure 33** : Membres antérieurs et postérieurs gauche de Plesiosauria du Jurassique et du Crétacé. **A**. Membre antérieur de *Plesiosaurus hawkinsi* OWEN, 1838, d'après Carroll (1985). **B**. Membre antérieur de *Plesiosaurus brachypterygius* VON HUENE, 1923, d'après Robinson (1975a). **C**. Membre postérieur de *Plesiosaurus hawkinsi*, d'après Carroll (1985). **D**. Membre postérieur de *Plesiosaurus brachypterygius*, d'après Robinson (1975). **E**. Membre antérieur de *Peloneustes philarchus* SEELEY, 1869, d'après Halstead (1960). **F**. Membre antérieur de *Dolichorhynchops osborni* WILLINSTON, 1903, d'après Williston (1903). **Abréviations** : A =

astragale ; c = calcanéum ; ce = os central ; F = fémur ; Fi = fibula ; H = humérus ; in = intermédiaire ; p = pisiforme ; r = radiale ; R = radius ; T = tibia ; u = ulnare ; U = ulna ; p = pisiforme ; i-v = métacarpiens/métatarsiens ; 1-4 = carpes distaux ou tarses distaux. Figuré extraite et modifiée d'après Caldwell (1997)..... 81

Figure 34 : Photographies du spécimen NHMUK R.3948 de *Rhacheosaurus gracilis* VON MEYER, 1831. **A.** Aperçu du squelette associé à la présence de contours de tissus mous. **B.** Aperçu détaillé de la nageoire caudale. Barre d'échelle en cm. Photographies extraites de Spindler *et al.* (2021)..... 82

Figure 35 : **A.** Silhouette d'un spécimen de *Metriorhynchus* sp. appartenant à la sous-famille des Metriorhynchinae. **B.** Silhouette d'un spécimen de *Torvoneustes* sp. appartenant à la sous-famille des Geosaurinae. Les silhouettes proviennent du site <http://www.phylopic.org/>. 83

Figure 36 : Carte de répartition géographique des reptiles marins actuels. Figure extraite et modifiée d'après Rasmussen *et al.* (2011) et Bardet *et al.* (2021). 86

Figure 37 : Distribution paléogéographique des Ichthyosauria, des Plesiosauria et des Metriorhynchidae au Jurassique supérieur d'après Bardet *et al.* (2014). Les ceintures climatiques de l'époque définies par Boucot *et al.* (2013), sont reportées sur la figure. 87

Figure 38 : Représentation schématique des trois isotopes stables de l'oxygène..... 138

Figure 39 : Illustration du principe du fractionnement isotopique. Les cercles noirs et blancs représentent deux isotopes de l'élément chimique « rond ». 140

Figure 40 : Représentation schématique du fonctionnement d'un spectromètre de masse. Exemple de la mesure des rapports d'abondance pour une molécule de CO₂. 142

Figure 41 : Schémas illustrant les réservoirs et les flux d'oxygène chez les Cetacea (**en haut**), les Pinnipedia (**au milieu**) et les Chelonioidea (**en bas**)..... 144

Figure 42 : Carte du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ des eaux marines de surface. La composition isotopique est exprimée en pour mille (‰, V-SMOW). D'après LeGrande et Schmidt (2006)..... 146

Figure 43 : En haut, illustration schématique des processus de fractionnement isotopique de l'oxygène lors de la circulation des masses d'eau vapeur. Figure extraite de Pederzani et Britton (2019). En bas, moyenne annuelle de la composition isotopique de l'oxygène des précipitations en Europe. Carte extraite du site https://wateriso.utah.edu/waterisotopes/media/IsoMaps/jpegs/o_Euro/Oma_Europe.jpg..... 148

Figure 44 : Représentation schématique de la structure interne d'un os long..... 154

Figure 45 : Dynamique du processus d'ossification endochondrale. Figure modifiée d'après Gasser et Kneissel (2017)..... 155

Figure 46 : Illustration schématique des différentes étapes du remodelage osseux. Figure modifiée d'après Vigier (2008). 156

Figure 47 : **A.** Proportion des principaux composants de l'os, le ciment, la dentine et l'émail. Figure modifiée d'après Pasteris *et al.* (2008). **B.** Schéma représentant l'organisation globale d'une dent thécodonte. 157

Figure 48 : Enrichissement en ¹⁸O, exprimé en pour mille (‰), de l'eau corporelle de plusieurs espèces de vertébrés terrestres et semi-aquatiques par rapport à l'eau buée. Les données utilisées sont extraites des études de Longinelli (1984a), Barrick *et al.* (1999), Amiot *et al.* (2007), Wolf (2013), Abeni *et al.* (2015), Angst *et al.* (2015), Lazzerini *et al.* (2016) et Green *et al.* (2018).

Chaque petit point correspond à une donnée alors que les points de grandes tailles représentent la moyenne.	161
Figure 49 : Prise de sang au niveau du réseau veineux péri-artériel ventral de la nageoire caudale d'un grand dauphin commun, <i>Tursiops truncatus</i> . Photo prise par Romain Amiot au zoo marin Marineland ®	164
Figure 50 : Prise d'urine chez une orque, <i>Orcinus orca</i> . Photo prise par Romain Amiot au zoo marin Marineland ®	165
Figure 51 : Prélèvement d'un échantillon de muscle d'Osteichthyes, ici un rouget <i>Mullus barbatus</i> LINNÆUS, 1758. Photo prise par Romain Amiot au Laboratoire de Géologie de Lyon – Terre, Planètes, Environnement.	166
Figure 52 : Dispositif analytique pour la mesure du $\delta^{18}\text{O}$ des eaux de bassins et des fluides corporels de vertébrés marins avec, à droite , le système de préparation des échantillons isoFLOW™, et à gauche , le spectromètre de masse precisION™. © Nicolas Séon	167
Figure 53 : En haut , prélèvement de bioapatite sur un dauphin commun à bec court <i>D. delphis delphis</i> à l'Observatoire PELAGIS et en bas , sur un <i>Metriorhynchus</i> aff. <i>superciliosus</i> BLAINVILLE, 1853, Metriorhynchidae inventorié dans les collections du Paléospace. © Peggy Vincent et © Jonas Le Mort	169
Figure 54 : Dispositif analytique pour la mesure du $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite des vertébrés marins actuels et fossiles avec, à droite , l'analyseur élémentaire varioPYROcube™, et à gauche , le spectromètre de masse IsoPrime™. © Nicolas Séon	171
Figure 55 : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez un homme moderne (<i>Homo sapiens sapiens</i>), un éléphant d'Afrique (<i>Loxodonta africanus</i>), un renne (<i>Rangifer tarandus</i>), une autruche (<i>Struthio camelus</i>) et un Phasianidae. Les données sont extraites des études de Barrick (1998), Missel (2004) et Clauzel (2022).	180
Figure 56 : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez un spécimen de tortue luth (<i>Dermochelys coriacea</i>), un spécimen de tortue verte (<i>Chelonia mydas</i>), deux spécimens de tortues caouannes (<i>Caretta caretta</i>) et deux spécimens d'alligators (<i>Alligator mississippiensis</i>). Les données sont extraites des études de Stopskof <i>et al.</i> (2001) et Coulson <i>et al.</i> (2008).....	181
Figure 57 : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez un spécimen de <i>Tyrannosaurus</i> OSBORN, 1905, un spécimen de <i>Triceratops</i> MARSH, 1898, un spécimen d' <i>Hypacrosaurus</i> , un spécimen d' <i>Hypracosaurus</i> juvénile, un spécimen de <i>Montanoceratops</i> STERNBERG, 1951, un spécimen d' <i>Achelousaurus</i> SAMPSON, 1995, un spécimen d' <i>Orodromeus</i> HORNER & WEISHAMPEL, 1988, un spécimen de Varanidae HARDWICKE & GRAY, 1828 et un spécimen d' <i>Acrocantosaur</i> STOVALL & LANGSTON, 1950. Les données sont extraites des études de Barrick et Showers (1994, 1995), Barrick <i>et al.</i> (1996) et Missell (2004).....	182
Figure 58 : Evolution de la température de différentes régions du corps d'un phoque commun (<i>Phoca vitulina</i>) juvénile en fonction de la température environnementale. Hormis la température rectale, les autres températures correspondent à des températures de peau mesurées par thermométrie classique. D'après Miller et Irving (1975).....	184
Figure 59 : Vertébrés marins échantillonnés lors de l'étude de la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$. A. <i>Delphinus delphis delphis</i> , M.1162 des collections de l'Observatoire PELAGIS ; B. <i>Delphinus delphis delphis</i> , MNHN-ZM-AC-1876-275 ; C. <i>Cephalorhynchus commersonii kerguelensis</i> , MNHN-ZM-AC-1983-058 ; D. <i>Thunnus thynnus</i> ; E. <i>Xiphias gladius</i> et F. <i>Phoca vitulina vitulina</i> , MNHN-ZM-AC-1894-524. Les éléments squelettiques figurés en bleu	

correspondent aux éléments squelettiques analysés. Les organismes ne sont pas représentés à l'échelle. © Nicolas Séon..... 186

Figure 60 : A. Variabilité intra-squelettique des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ au sein du squelette d'un phoque commun provenant de la Baie de Somme (MNHN-ZCAC-1894-524). Le $\Delta^{18}\text{O}_p$ correspond à la différence entre la valeur du $\delta^{18}\text{O}_p$ de l'élément squelettique et la valeur du mid-range ($(\delta^{18}\text{O}_{p-\text{max}} - \delta^{18}\text{O}_{p-\text{min}})/2$). Lorsque les éléments squelettiques droit et gauche ont été échantillonnés (par exemple tibia gauche et droit), la valeur moyenne est utilisée. De même, lorsque l'épine neurale et le centrum d'une même vertèbre sont échantillonnés. **B.** Boîtes à moustaches illustrant les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ par région squelettique. **Abréviations :** Sq. = squelette ; ant. = antérieur et post. = postérieur. 236

Figure 61 : Estimation de la température de l'eau de la mer Méditerranée à partir de différents éléments squelettiques appartenant à deux spécimens d'Osteichthyes (*X. gladius*, l'espadon et *T. thynnus* le thon rouge de l'Atlantique). Les estimations de températures ont été réalisées à partir de l'équation de Lécuyer *et al.*, (2013) et avec un $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ de 1,5 ‰ correspondant au $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ moyen de la mer Méditerranée occidentale (Pierre, 1999). Le fond bleu représente la gamme de température de la mer Méditerranée actuellement. Chaque cercle noir symbolise un élément squelettique différent, les cercles rouges symbolisent la médiane de chaque région squelettique et les cercles blancs symbolisent les valeurs aberrantes. Les données isotopiques utilisées proviennent de l'étude de Séon *et al.* (2022). La déviation standard de chaque mesure de $\delta^{18}\text{O}_p$ est de 0,2 ‰. **Abréviations :** Nag. = nageoires, Axial.A = squelette axial antérieur, Axial.P = squelette axial postérieur, Arc B. = arcs branchiaux. 241

Figure 62 : Equations de fractionnement isotopique de l'oxygène entre le groupement phosphate et l'eau environnementale chez plusieurs groupes de vertébrés. Les données sont issues des études de Longinelli (1984b), d'Angela et Longinelli (1990), Ciner *et al.* (2016), Amiot *et al.* (2007, 2017), Coulson *et al.* (2008) et Daux *et al.* (2008)..... 242

Figure 63 : Temps d'enregistrement des tissus minéralisés chez les Cetacea. 244

Figure 64 : Variations intra-squelettiques du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez plusieurs espèces d'Odontoceti. Les données sont issues des travaux de Barrick *et al.* (1992), Ciner *et al.* (2016) et Séon *et al.* (2022). Les données situées dans l'ombre grise sont à considérer à part car les données ont été acquises selon la méthode de fluorination élaborée par Tudge (1960), puis modifiée par Kolodny *et al.* (1983) et Shemesh *et al.* (1988), tandis que les autres ont été acquises par pyrolyse (Fourrel *et al.*, 2011). Chaque point représente une mesure dont la déviation standard est d'environ $\pm 0,2$ ‰ mis à part pour les données de Séon *et al.* (2022), pour lesquels plusieurs éléments squelettiques ont été échantillonnés, pour ces données la variabilité est donnée par les barres d'erreurs. Les dents avec un * symbolisent les dents sur lesquelles plusieurs mesures ont été effectuées (Ciner *et al.*, 2016)..... 246

Figure 65 : Comparaison entre les différentes équations de fractionnement phosphate – eau chez les Odontoceti. **A gauche**, une équation globale (dents + os), issue des travaux de Ciner *et al.* (2016), comparée à l'équation de Yoshida et Miyazaki (1991) et **à droite**, une équation basée sur les dents et une autre sur les os, comparées à l'équation de Yoshida et Miyazaki (1991). Figure modifiée d'après Ciner (2016). 248

Figure 66 : Estimations du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ de la formation géologique de Pisco (Pérou) au cours du Néogène. Les estimations de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ ont été réalisées à partir de l'équation globale de Lécuyer *et al.* (2013), en fixant une température de 36 °C (= température corporelle moyenne des Cetacea actuels ; Morrison, 1962 ; Hampton *et al.*, 1971 ; Yeates et Housers, 2008) et avec un

enrichissement de l'eau corporelle en ^{18}O des Cetacea par rapport à l'eau bue de 0 ‰ et +0,5 ‰ (Séon *et al.*, [soumis](#) ; cf Chapitre V). Les données de $\delta^{18}\text{O}_p$ sont issues de l'étude d'Amiot *et al.* (2008). 249

Figure 67 : A. Schémas indiquant la position des glandes à sels chez les vertébrés en vue dorsale (**en haut**) et en vue ventrale (**en bas**). **B.** Position des glandes à sels (en rouge) selon les taxons. **Abréviations :** IL = glande infralabiale, L = glande lachrymale, Li = glande linguale, N = glande nasale, PM = glande pré-maxillaire, S = glande(s) sublinguales, SL = glande supralabiale. La langue est représentée en bordeaux et le symbole † représente les taxons disparus. Figure extraite et modifiée d'après Babonis et Brischoux (2012). 308

Figure 68 : Exemple de valeurs nutritionnelles (en %) des différents types de proies des Ichthyosauria, Plesiosauria et Metriorhynchidae. Les valeurs nutritionnelles de *Sardina pilchardus* WALBAUM, 1792 et *Mallotus villosus* MÜLLER, 1776 sont issues de Séon *et al.* ([soumis](#)), celles de *Loligo edulis* HOYLE, 1885 de Loppies *et al.* (2021), et celles de *Crocodylus niloticus* de Hoffman *et al.* (2000). 311

Figure 69 : Enrichissement moyen en ^{18}O des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau corporelle}}$ de l'eau corporelle par rapport au $\delta^{18}\text{O}_w$ de l'eau « bue » des vertébrés marins étudiés par Séon *et al.* ([soumis](#)), en fonction du rapport entre le flux d'eau métabolique et le flux d'eau libre et du pourcentage de lipides dans le bol alimentaire. **Abréviations :** TT = *T. truncatus*, OO = *O. orca*. Chaque chiffre associé aux espèces correspond à un individu dont les informations sont accessibles dans l'étude de Séon *et al.* ([soumis](#)). 313

Figure 70 : Hypothèses concernant l'enrichissement en ^{18}O de l'eau corporelle des reptiles marins du Mésozoïque par rapport au $\delta^{18}\text{O}_w$ de l'eau préformée (eau environnementale + eau des proies) en fonction : du rapport entre le flux d'eau métabolique et le flux d'eau libre et du pourcentage hypothétique de lipides dans leur diète. 315

Figure 71 : Comparaison entre les anciennes et les nouvelles estimations de paléotempératures corporelles des reptiles marins du Mésozoïque (Ichthyosauria, Plesiosauria et Metriorhynchidae) au regard des estimations de températures océaniques des gisements dans lesquels ils ont été retrouvés. Les paléotempératures corporelles ainsi que les températures océaniques ont été calculées à partir de l'équation de Lécuyer *et al.* (2013), et une estimation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}} = -0.5$ ‰ pour tous les gisements sauf pour le gisement d'Antarctique pour lequel un $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}} = -1.25$ ‰ a été considéré (Leuzinger *et al.*, 2022). Les données ont été compilées à partir des études de Anderson *et al.* (1994), Bernard *et al.* (2010), Séon *et al.* (2020) et Leuzinger *et al.* (2022). Les valeurs isotopiques de chaque spécimen sont disponibles dans le **Tableau A14 des Annexes**. 317

Figure 72 : Photographies de l'Elasmosauridae de Saint-Rémy du Val (EMV2005.16.1). **En haut**, la région cervicale et **en bas**, la région dorsale et caudale. © Nicolas Séon 324

Figure 73 : Photographie du *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* (MPV 2010.3.610) étudié. La règle mesure 30 cm et fait office d'échelle. © Nicolas Séon 325

Figure 74 : A. Localisation du gisement des Falaises des Vaches Noires au Jurassique. **B.** Log sédimentaire synthétique des Falaises des Vaches-Noires. Figure extraite et modifiée de Le Mort *et al.* (2022). 325

Figure 75 : En haut, photographie du spécimen de l'Ichthyosaure de Coulangeron. © Peggy Vincent au Muséum d'histoire Naturelle d'Auxerre. **En bas**, photographie de la vue ventrale du rostre et d'une vue sur la partie antérieure du rostre. **Abréviations :** gd = germe dentaire,

rd = reste dentaire. Photographie extraite du mémoire de Master de Maxime Grosmougin. © Peggy Vincent 327

Figure 76 : **En haut**, Excavation d'un spécimen d'Ichthyosauria et **en bas**, d'un Plesiosauria. © Spitsbergen Jurassic Research Group 328

Figure 77 : **A gauche**, Localisation actuelle du Svalbard et carte géologique de la région de Janusfjellet–Knorringfjellet. **A droite**, Log sédimentaire synthétique du Membre Slottsmøya dans la région de Janusfjellet–Knorringfjellet. Les flèches indiquent la position stratigraphique à laquelle ont été retrouvés les spécimens étudiés. La présence et l'absence de bivalves et d'ammonites sont symbolisées par les formes grises. Figure extraite et modifiée d'après Delsett *et al.* (2016). 329

Figure 78 : Photographies du specimen PMO 222.669 (*Palvennia hoybergeti*). **A gauche**, le crâne en vue dorsale et **à droite**, les deux membres antérieurs en vue dorsale. © Nicolas Séon. 331

Figure 79 : **A gauche**, quelques vertèbres cervicales articulées du spécimen PMO 212.662, Cryptoclididae. Pour information, la longueur du tiroir métallique est de 1 m environ. **A droite**, éléments osseux du membre antérieur gauche en vue dorsale. La règle mesure 30 cm et fait office d'échelle. © Nicolas Séon..... 332

Figure 80 : **En haut**, ensemble de plusieurs vertèbres caudales articulées du spécimen PMO 222.663, *Colymbosaurus svalbardensis* en vue latérale gauche. **En bas**, éléments squelettiques du membre postérieur gauche (**à gauche**) et droit (**à droite**) en vue ventrale. Sur chacune des photographies, la règle mesure 30 cm et fait office d'échelle. © Nicolas Séon 333

Figure 81 : Illustration des éléments squelettiques échantillonnés sur les reptiles marins du Mésozoïque étudiés. Les spécimens ne sont pas représentés à l'échelle. Les éléments bleus représentent les éléments squelettiques échantillonnés ; les gris clairs, les éléments squelettiques disponibles et les gris foncés, les éléments squelettiques manquants. Certains spécimens ayant été retrouvés désarticulés, la position exacte n'est pas toujours connue. Les os échantillonnés sur la partie droite du corps sont ici représentés sur la partie gauche. 334

Figure 82 : Localisation géographique actuelle des gisements d'où proviennent les éléments squelettiques isolés de reptiles marins du Mésozoïque analysés. 335

Figure 83 : Vue schématique des processus diagénétiques affectant la bioapatite. **A.** *In vivo*, la bioapatite est constituée d'une phase minérale et d'une phase organique. **B.** Au cours du temps et des changements de conditions de pression et de température, le collagène est dégradé et laisse place à des espaces poreux propices au mouvement de fluides transportant des ions dissous. **C.** La substitution d'éléments dans le réseau de bioapatite entraîne la formation de phases minérales secondaires, avec une porosité réduite et une taille de cristallite accrue. Figure extraite et modifiée d'après Keenan (2016). 338

Figure 84 : Illustration de la porosité de plusieurs éléments squelettiques chez les Ichthyosauria. Figure réalisée à partir de l'étude de Anderson *et al.* (2019). Pour chaque élément squelettique, le blanc correspond à l'os et le noir correspond aux pores. **Abréviations :** D = dent, CP = cavité pulpaire. 340

Figure 85 : Illustration de la porosité de plusieurs éléments squelettiques chez les Plesiosauria. Pour chaque élément squelettique, le blanc correspond à l'os et le noir correspond aux pores. Figure réalisée à partir de l'étude de Delsett et Hurum (2012) et Houssaye (2013). 340

- Figure 86** : Illustration de la porosité de plusieurs éléments squelettiques chez les Metriorhynchidae. Pour chaque élément squelettique, le blanc correspond à l'os et le noir correspond aux pores. Figure réalisée à partir de l'étude de Hua et de Buffrénil (1996). 341
- Figure 87** : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez l'Elasmosauridae de Saint-Rémy du Val (EMV2005.16.1). Lorsque les éléments squelettiques gauches et droits ont été échantillonnés, la moyenne est illustrée sur l'élément squelettique gauche. 345
- Figure 88** : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez le spécimen MPV 2010.3.610 *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* des Falaises des Vaches Noires. 346
- Figure 89** : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez l'Ichthyosaure de Coulangeron. La valeur issue de l'échantillon ICK8 n'a pas été prise en compte pour l'élaboration de la figure. 346
- Figure 90** : Variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ des spécimens d'Ichthyosauria et de Plesiosauria du Membre Slottsmøya du Volgien (Svalbard, Norvège). 350
- Figure 91** : Boîtes à moustaches illustrant les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ mesurées par région squelettique selon les différents reptiles marins du Mésozoïque étudiés. Les astérisques indiquent la significativité des différences observées entre deux séries d'observation : * pour *p-value* < 0,05, ** pour *p-value* < 0,01, *** pour *p-value* < 0,001. Les valeurs aberrantes (outliers) sont représentées par les cercles blancs. **Abréviations** : Dors. = région dorsale, Mem. = membres, MAG = membre antérieur gauche, MPG = membre postérieur gauche, MAD = membre antérieur droit, MPD = membre postérieur droit et Cau. = région caudale. 352
- Figure 92** : Photographies de quelques éléments squelettiques échantillonnés et de leur état de préservation. **A.** Échantillon K18, vertèbre présacrée du spécimen PMO 222.667 *Kelhauia* sp. en vue antérieure ; **B.** Échantillon PH16, atlas-axis du spécimen PMO 222.669 *Palvennia hoybergeti* en vue antérieure ; **C.** Échantillons PH14 & PH15, crâne du spécimen PMO 222.669 *Palvennia hoybergeti* ; **D.** Échantillons G1 à G8, membre postérieur droit du spécimen PMO 222.663 *Colymbosaurus svalbardensis*, en vue ventrale ; **E.** Échantillon ICK15, vertèbre caudale de l'Ichthyosaure de Coulangeron en vue antérieure ; **F.** Échantillons M18 & M19, vertèbre cervicale du spécimen MPV 2010.3.610 de *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* en vue latérale droite ; **G.** Échantillon SS4, vertèbre dorsale du spécimen PMO 212.662 de Cryptoclididae en vue latérale ; **H.** Échantillon G20, vertèbre dorsale du spécimen PMO 222.663 de *Colymbosaurus svalbardensis* en vue antérieure ; **I.** Échantillon M1, crâne du spécimen MPV 2010.3.610 de *Metriorhynchus* aff. *superciliosus*, en vue ventrale. **Barre d'échelle** = 2 cm sauf pour D où la barre d'échelle = 30 cm. 354
- Figure 93** : Planche photographique du rostre (dentaires + prémaxillaires) et des vertèbres dorsales et caudales du spécimen de *Kelhauia nui* (PMO 222.655). **A et B** : dentaires en vue latérale et prémaxillaire en vue ventrale. Vertèbre dorsale antérieure en vue latérale gauche (**C**) et postérieure (**D**) ; vertèbre sacrée ? en vue antérieure (**E**) ; vertèbre dorsale postérieure en vue latérale droite (**F**) et antérieure (**G**) ; vertèbre caudale antérieure en vue antérieure (**H**) ; vertèbre caudale en vue latérale et antérieure ? (**J**) ; vertèbre caudale distale en vue antérieure ou postérieure (**K**) et latérale (**L**). **Abréviations** : dp = diapophyses, dt = dentaire, na = nasal, nc = canal neural, pmx = prémaxillaire, pp = parapophyses, r = côte. Planche photographique extraite de Delsett *et al.* (2017). 355
- Figure 94** : Illustration des paramètres spectraux Raman des échantillons de vertébrés actuels et fossiles analysés 358

- Figure 95 :** Evaluation de la préservation de la composition isotopique de l'oxygène des éléments squelettiques et des dents des reptiles marins du Mésozoïque étudiés en fonction de sa nature pour les Ichthyosauria (**A.**) et les Plesiosauria (**B.**). **C.** Composition isotopique de l'oxygène du groupement carbonate de la bioapatite des éléments squelettiques et des dents de l'Ichthyosaure de Coulangeron comparée à celle des recristallisations de calcite présente dans les fractures. Les aires de couleurs indiquent les valeurs pour lesquelles il est suggéré que la composition isotopique originelle de l'oxygène n'est pas préservée, soit par altération microbienne (rouge), soit par altération inorganique (bleue turquoise)..... 360
- Figure 96 :** Evaluation de la préservation de la composition isotopique de l'oxygène des éléments squelettiques isolés des reptiles marins du Mésozoïque étudiés. Les aires de couleurs indiquent les valeurs pour lesquelles il est suggéré que la composition isotopique originelle de l'oxygène n'est pas préservée, soit par altération microbienne (rouge), soit par altération inorganique (bleue turquoise)..... 361
- Figure 97 :** Composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate de la bioapatite ($\delta^{18}\text{O}_p$) en fonction de la porosité des éléments squelettiques. Le gradient de porosité correspond au gradient de porosité arbitraire du **Tableau 5**. Les cercles noirs correspondent à la médiane de chaque groupe de valeurs. 362
- Figure 98 :** Variabilité du $\delta^{18}\text{O}_p$ le long de l'axe de croissance de dents d'Ichthyosauria (**A.**) et de Plesiosauria (**B.**). Données extraites de Bernard (2010) et de Wierzbowski *et al.* (2019).364
- Figure 99 :** **A.** variabilité du $\delta^{18}\text{O}_p$ des vertèbres cervicales du spécimen PMO 212.662 de Cryptoclididae selon la position anatomique au sein de la région cervicale. Les symboles grisés représentent les éléments squelettiques disposant de teneurs en carbonates élevées (%wt $\text{CO}_3 > 13,4\%$). **B.** Variabilité du $\delta^{18}\text{O}_p$ des vertèbres cervicales du spécimen EMV2005.16.1 d'Elasmosauridae de Saint-Rémy du Val selon la position anatomique au sein de la région cervicale. 367
- Figure 100 :** Variabilité du $\delta^{18}\text{O}_p$ des éléments du membre antérieur gauche du spécimen PMO 212.662 de Cryptoclididae (**A.**) et des membres du spécimen PMO 222.663 *Colymbosaurus svalbardensis* (**B.**). Les symboles grisés en (A.) représentent les éléments squelettiques disposant de teneurs en carbonates élevées (%wt $\text{CO}_3 > 13,4\%$). 368
- Figure 101 :** **A.** Composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate de la bioapatite des Ichthyosauria et des Plesiosauria en fonction de la paléolatitute. En **B.** et **C.** sont respectivement représentées les données des Ichthyosauria et des Plesiosauria. Les points violets correspondent aux reptiles marins du Trias, les points bleus aux reptiles marins du Jurassique et les points verts aux reptiles marins du Crétacé. Les symboles aux bordures grises correspondent aux données issues de gisements de l'hémisphère sud. Les données de $\delta^{18}\text{O}_p$ utilisées sont issues de cette étude ainsi que des études de Anderson *et al.* (1994), Bernard *et al.* (2010), Séon *et al.* (2020) et Leuzinger *et al.* (2022)..... 373

Liste des tableaux

Tableau 1 : Masse et charge des particules élémentaires. Abréviations : C = Coulomb et kg = kilogramme.	138
Tableau 2 : Nom et nature des standards de référence utilisés au cours de ce travail de thèse.	143
Tableau 3 : Composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate ($\delta^{18}\text{O}_p$) de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de <i>Phoca vitulina vitulina</i> (MNHN-ZC-AC-1894-524). Abréviations : Sq. = squelette, Stylo. = stylopode, Zeugo. = zeugopode.	234
Tableau 4 : Valeur moyenne et erreur standard sur la moyenne (SEM) du $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite par région squelettique du spécimen MNHN-ZC-AC-1894-524 de <i>Phoca vitulina vitulina</i>	236
Tableau 5 : Porosité relative de quelques éléments squelettiques chez les reptiles marins du Mésozoïque. Les catégories ont été définies de façon arbitraire.	341
Tableau 6 : Valeur moyenne du $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite par région squelettique du spécimen EMV2005.16.1 d'Elasmosauridae, du spécimen MPV 2010.3.610 <i>Metriorhynchus</i> aff. <i>superciliosus</i> et de l'Ichthyosaure de Coulangeron. Le $\Delta \delta^{18}\text{O}_p$ est égale à la différence entre la valeur maximale et la valeur minimale de $\delta^{18}\text{O}_p$. Les valeurs sont exprimées en ‰, V-SMOW.	346
Tableau 7 : Valeur moyenne du $\delta^{18}\text{O}_p$ de la bioapatite par région squelettique du spécimen PMO 222.667 de <i>Kelhauia</i> sp., du spécimen PMO 222.669 de <i>Palvennia hoybergeti</i> , du spécimen PMO 212.662 de Cryptoclididae et du spécimen PMO 222.663 de <i>Colymbosaurus svalbardensis</i> . Le $\Delta \delta^{18}\text{O}_p$ est égale à la différence entre la valeur maximale et la valeur minimale de $\delta^{18}\text{O}_p$. Les valeurs sont exprimées en ‰, V-SMOW.	349
Tableau 8 : Synthèse des données de spectroscopie Raman.	357
Tableau 9 : Teneurs en carbonate (% wt CO_3) des spécimens étudiés.	359
Tableau 10 : Estimation de la température de minéralisation des dents des deux spécimens d'Ichthyosauria du Membre Slottsmøya et de l'Ichthyosaure de Coulangeron à partir du $\delta^{18}\text{O}_p$ des dents.	370

Annexes

Liste des annexes

Tableau A1: Eléments squelettiques échantillonnés dans les précédents travaux sur la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez les vertébrés actuels.	467
Tableau A2 : Composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate ($\delta^{18}\text{O}_p$) de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen d'Elasmosauridae de Saint Rémy du Val (EMV2005.16.1).	469
Tableau A3 : Composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate ($\delta^{18}\text{O}_p$) de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de <i>Metriorhynchus</i> aff. <i>superciliosus</i> (MPV 2010.3.610).....	470
Tableau A4 : Compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone de la bioapatite des éléments squelettiques de l'Ichthyosaure de Coulangeron.	471
Tableau A5 : Teneur en carbonates (%wt CO_3) des éléments squelettiques de l'Ichthyosaure de Coulangeron.	475
Tableau A6 : Composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate ($\delta^{18}\text{O}_p$) de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de <i>Kelhauia nui</i> (PMO 222.655).....	476
Tableau A7 : Compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de <i>Kelhauia</i> sp. (PMO 222.667).	478
Tableau A8 : Compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de <i>Palvennia hoybergeti</i> (PMO 222.669).	480
Tableau A9 : Compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de Cryptoclididae (PMO 212.662).	483
Tableau A10 : Compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de <i>Colymbosaurus svalbardensis</i> (PMO 222.663). Abréviations : MPD = Membre postérieur droit, MPG = Membre postérieur gauche, MAD = Membre antérieur droit, MAD = Membre antérieur droit.....	487
Tableau A11 : Composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate ($\delta^{18}\text{O}_p$) de la bioapatite des éléments squelettiques isolés d'Ichthyosauria, Plesiosauria et Metriorhynchidae.	491
Tableau A12 : Compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone et teneurs en carbonates de la bioapatite des éléments squelettiques isolés d'Ichthyosauria, Plesiosauria et Metriorhynchidae.	497
Tableau A13 : Teneurs en carbonates (%wt CO_3) des éléments squelettiques des Ichthyosauria et Plesiosauria du Membre Slotsmøya (Svalbard, Norvège).	502
Tableau A14 : Estimation de la température corporelle des Ichthyosauria, des Plesiosauria et des Metriorhynchidae à partir des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ de leurs restes minéralisés. Les estimations de température océanique ont été calculées à partir des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des restes minéralisés de Chondrichthyes et d'Osteichthyes retrouvés en association et de l'équation de Lécuyer <i>et al.</i> (2013) en considérant un $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ de -1,25 ‰, V-SMOW ou de -0,5 ‰, V-SMOW. Les estimations de température corporelle sont représentées de façon graphique dans la Figure 71.	504

Annexes

Tableau A1: Eléments squelettiques échantillonnés dans les précédents travaux sur la variabilité intra-squelettique du $\delta^{18}\text{O}_p$ chez les vertébrés actuels.

Taxon	Écologie	Statut	Élé. Sq. échantillonnés	Références
<i>Alligator mississippiensis</i>	Semi-aq.	Captifs maintenus à 32 ± 2 °C	Vertèbre thoracique Vertèbre lombaire Vertèbre caudale (x 2) Humérus Fémur Tibia Métatarses / Phalanges	Stoskopf <i>et al.</i> , 2001
<i>Alligator mississippiensis</i>	Semi-aq.	Sauvage, Nord de la Floride (États-Unis)	Vertèbre thoracique Vertèbre lombaire Vertèbre caudale (x 2) Humérus Fémur Tibia Métatarses / Phalanges	Stoskopf <i>et al.</i> , 2001
<i>Caretta caretta</i>	Aquatique	Sauvage	Scapula Humérus Radius Métacarpe II	Coulson <i>et al.</i> , 2008
<i>Caretta caretta</i>	Aquatique	Sauvage	Plaque pleurale Plaque suprapygale Radius Phalange	Coulson <i>et al.</i> , 2008
<i>Dermochelys coriacea</i>	Aquatique	Sauvage	Carapace Humérus Métacarpes (x 2)	Coulson <i>et al.</i> , 2008
<i>Chelonia mydas</i>	Aquatique	Sauvage	Scapula Humérus Radius	Coulson <i>et al.</i> , 2008
<i>Loxodonta africanus</i>	Terrestre	Captif, North Carolina Zoo	Vertèbre lombaire Vertèbre caudale Côte Fémur Tibia Métatarse II	Missel, 2004
<i>Struthio camelus</i>	Terrestre	Captif, North Carolina State Univ. School of Veterinary Medicine	Dentaire Palatin Vertèbre cervicale Vertèbre dorsale Ulna Fémur Tibia Métatarse Phalange	Missel, 2004

Faisan	Terrestre	Sauvage, Iowa (États-Unis)	Vertèbre Furcula Coracoïd Humérus Ulna Fémur Tibiotarsus	Barrick, 1998
<i>Rangifer tarandus</i>	Terrestre	Sauvage, Iowa (États-Unis)	Vertèbre Côte Tibia	Barrick, 1998

Tableau A2 : Composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate ($\delta^{18}\text{O}_p$) de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen d'Elasmosauridae de Saint Rémy du Val (EMV2005.16.1).

#Echantillon	Elément squelettique	Région squelettique	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)		
			Moy.	SD	N
EL1	Côte	Côte	18,3	0,1	5
EL2	Humérus	Squelette appendiculaire	18,5	0,0	5
EL3	Humérus	Squelette appendiculaire	18,3	0,1	4
EL4	« 1 ^{ère} » vertèbre cervicale	Région cervicale	18,3	0,1	5
EL5	« 2 ^{nde} » vertèbre cervicale	Région cervicale	17,9	0,1	5
EL6	« 3 ^{ème} » vertèbre cervicale	Région cervicale	18,4	0,1	5
EL7	« 9 ^{ème} » vertèbre cervicale	Région cervicale	18,4	0,1	5
EL8	« 13 ^{ème} » vertèbre cervicale	Région cervicale	18,4	0,2	5
EL9	« 16 ^{ème} » vertèbre cervicale	Région cervicale	18,1	0,2	5
EL10	« 2 ^{nde} » vertèbre pectorale	Région dorsale	18,2	0,1	5
EL11	« 3 ^{ème} » vertèbre dorsale	Région dorsale	17,5	0,1	2
EL12	« 6 ^{ème} » vertèbre dorsale	Région dorsale	18,1	0,1	5
EL13	« 9 ^{ème} » vertèbre dorsale	Région dorsale	18,4	0,1	5
EL14	« 14 ^{ème} » vertèbre dorsale	Région dorsale	18,1	0,0	5
EL15	« 2 ^{nde} » vertèbre sacrée	Région dorsale	18,1	0,1	5
EL16	« 5 ^{ème} » vertèbre caudale	Région caudale	18,2	0,2	5
EL17	« 6 ^{ème} » vertèbre caudale	Région caudale	18,2	0,1	5
EL18	« 7 ^{ème} » vertèbre caudale	Région caudale	17,8	0,2	5
EL19	« 8 ^{ème} » vertèbre caudale	Région caudale	18,1	0,2	4
EL20	« 9 ^{ème} » vertèbre caudale	Région caudale	18,0	0,1	3
EL21	« 10 ^{ème} » vertèbre caudale	Région caudale	17,6	0,1	4
EL22	« 11 ^{ème} » vertèbre caudale	Région caudale	18,5	0,4	4
Min. $\delta^{18}\text{O}_p$			17,5		
Max. $\delta^{18}\text{O}_p$			18,5		
Moy. $\delta^{18}\text{O}_p$			18,2	0,3	
$\Delta\delta^{18}\text{O}_p$			1,0		
Mid-range			18,0		

Tableau A3 : Composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate ($\delta^{18}\text{O}_p$) de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de *Metriorhynchus aff. superciliosus* (MPV 2010.3.610).

# Echantillon	Élément squelettique	Localisation du prélèvement	Région squelettique	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)		
				Moyenne	SD	N
M1	Maxillaire		Crâne	19,7	0,2	4
M2	Mandibule		Crâne	19,9	0,1	5
M3	Squamosal		Crâne	19,4	0,2	4
M4	Côte indet.		Côtes	19,3	0,2	4
M5	Côte dorsale		Côtes	19,9	0,2	4
M6	Côte dorsale		Côtes	19,9	0,1	5
M7	Ischion droit		Région dorsale	20,2	0,3	5
M8	Axis	Pleurocentre	Région cervicale	20,0	0,2	4
M9	«2 ^{nde} » vertèbre dorsale	Centrum, face latérale droite	Région dorsale	20,2	0,1	5
M10	«5 ^{ème} » vertèbre dorsale	Centrum, face latérale droite	Région dorsale	20,2	0,2	3
M11	«13 ^{ème} » vertèbre dorsale	Centrum, face latérale droite	Région dorsale	20,1	0,3	5
M12	1 ^{ère} vertèbre sacrée	Centrum, face latérale gauche	Région dorsale	19,8	0,2	5
M13	1 ^{ère} vertèbre caudale	Centrum, face ventrale	Région caudale	19,9	0,3	5
M14	7 ^{ème} vertèbre caudale	Centrum, face ventrale	Région caudale	19,9	0,1	5
M15	14 ^{ème} vertèbre caudale	Centrum, face latérale droite	Région caudale	20,0	0,2	5
M16	23 ^{ème} vertèbre caudale	Centrum, face latérale droite	Région caudale	20,1	0,1	5
M17	Vertèbre caudale distale	Centrum, face latérale droite	Région caudale	19,9	0,1	5
M18	3 ^{ème} vertèbre cervicale	Centrum, face latérale droite	Région cervicale	19,7	0,1	4
M19	3 ^{ème} vertèbre cervicale	Centrum, face latérale droite	Région cervicale	20,3	0,2	5
M21	Os de la ceinture pelvienne indet.		Région dorsale	19,3	0,1	5
		Min. $\delta^{18}\text{O}_p$		19,3		
		Max. $\delta^{18}\text{O}_p$		20,3		
		Moy. $\delta^{18}\text{O}_p$ / SEM		19,9	0,3	
		$\Delta\delta^{18}\text{O}_p$		1,1		
		Mid-range		19,8		

Tableau A4 : Compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone de la bioapatite des éléments squelettiques de l'Ichthyosaure de Coulangeron.

Coll. N°	# Ech.	Élément squelettique	Infos sup.	Région Sque.	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)			$\delta^{18}\text{O}_c$ (‰, V-SMOW)			$\delta^{18}\text{O}_c$ (‰, V-PDB)			$\delta^{13}\text{C}_c$ (‰, V-PDB)		
					Moy.	SD	N	Moy.	SD	N	Moy.	SD	N	Moy.	SD	N
299	ICK1	Vert. dorsale postérieure		Dorsale	18,3	0,3	3									
302	ICK2	Vert. caudale antérieure		Dorsale	19,4	0,1	3									
305	ICK3	Vert. dorsale antérieure		Dorsale	19,6	0,2	4									
307	ICK4	Vert. dorsale postérieure		Dorsale	19,2	0,3	3	25,7	0,20	3	-5,03	0,2	3	-1,84	0,26	3
310	ICK5	Vert. dorsale antérieure		Dorsale	19,7	0,3	4	24,1	0,37	3	-6,58	0,37	3	-5,89	0,6	3
311	ICK6	Vert. dorsale antérieure		Dorsale	19,9	0,3	4	25,5	0,05	3	-5,22	0,05	3	-2,89	0,42	3
312	ICK7	Vert. dorsale	Mid-dorsale	Dorsale	20,2	0,2	4	25,5	0,22	3	-5,24	0,22	3	-1,56	0,04	3
315	ICK8	Vert. dorsale	Mid-dorsale	Dorsale	16,1	0,7	4	26,1	0,11	2	-4,72	0,11	2	-1,74	0,07	2
313	ICK9	Vert. caudale antérieure		Caudale	17,5	0,2	5									
333	ICK10	Vert. dorsale postérieure		Dorsale	17,6	0,2	5									

338	ICK11	Vert. dorsale antérieure	Transition cervicale- dorsale	Dorsale	17,5	0,1	5	25,1	0,10	3	-5,65	0,1	3	-5,66	0,09	3
339	ICK12	Vert. dorsale antérieure	Transition cervicale- dorsale	Dorsale	17,5	0,2	4									
341	ICK13	Vert. caudale		Caudale	17,5	0,2	5	25,1	0,01	2	-5,65	0,01	2	-3,59	0,32	2
343	ICK14	Vert. caudale	Plus distale que ICK13	Caudale	17,4	0,1	3	25,1	0,10	2	-5,65	0,1	2	-6,48	0,01	2
344	ICK15	Vert. caudale	Plus distale que ICK14	Caudale	17,4	0,1	4									
	ICK16	Côte		Côtes	17,6	0,2	5									
	ICK17	Côte		Côtes	19,3	0,3	3	27,0	0,22	3	-3,83	0,22	3	-8,56	0,01	3
	ICK18	Côte		Côtes	17,5	0,2	3									
	ICK19	Nasal droit	Partie proximale	Crâne	17,7	0,1	5	27,4	0,40	3	-3,43	0,4	3	-8,39	0,14	3
	ICK20	Dentaire droit	Partie proximale	Crâne	17,6	0,1	5									
	ICK21	Coracoïde gauche		Dorsale	17,9	0,1	5	27,2	0,23	3	-3,62	0,23	3	-8,41	0,02	3
	ICK22	Humérus gauche		Membre	17,8	0,2	4									
	ICK23	Radius gauche		Membre	18,1	0,1	5	26,3	0,10	2	-4,51	0,1	2	-8,54	0,04	2
	ICK24	Ulna gauche		Membre	18,1	0,1	4									

ICK25	Phalange proximale		Membre												
ICK26	Phalange proximale		Membre	18,0	0,1	3									
ICK27	Phalange intermédiaire		Membre	17,9	0,1	4									
ICK28	Phalange intermédiaire		Membre	18,0	0,1	5	26,5	0,28	3	-4,33	0,28	3	-8,00	0,05	3
ICK29	Phalange distale		Membre	18,1	0,1	5									
ICK30	Phalange distale		Membre	18,5	0,2	5	25,7	0,12	3	-5,09	0,12	3	-7,45	0,37	3
ICK31	Phalange intermédiaire?		Membre	18,3	0,2	5	26,5	0,15	3	-4,31	0,15	3	-1,65	0,14	3
ICK32	Phalange intermédiaire?		Membre	18,3	0,1	5	25,4	-	1	-5,38	-	1	-4,43	-	1
ICK33	Phalange intermédiaire?		Membre	18,0	0,1	4	28,2	0,05	2	-2,63	0,05	2	-7,59	0,04	2
ICK34	Angulaire gauche	Partie proximale	Crâne	17,7	0,2	5	26,7	0,18	3	-4,08	0,18	3	-4,16	0,28	3
ICK35	Dentaire gauche	Partie distale	Crâne	18,2	0,2	5	27,5	0,20	3	-3,33	0,2	3	-8,46	0,01	3
ICK36	Dent	Sur le prémaxillaire	Crâne	18,3	0,2	4	28,3	0,23	3	-2,56	0,23	3	-8,18	0,26	3
ICK37	Dent	<i>Hypscormus</i> sp. associée		18,1	0,2	5	27,3	0,17	3	-3,53	0,17	3	-4,27	0,15	3
ICK38	Prémaxillaire gauche		Crâne	18,2	0,2	4	28,2	0,31	3	-2,61	0,31	3	-8,19	0,15	3

Min.	16,1		24,1	-8,6
Max.	20,2		28,3	-1,6
Moy. / SEM	18,2	0,8	26,4	-5,7
Δ	4,1		4,1	7,0
Mid-range	18,1		26,2	-5,1

Tableau A5 : Teneur en carbonates (%wt CO₃) des éléments squelettiques de l'Ichthyosaure de Coulangeron.

Coll. N°	# Echantillon	Elément squelettique	%wt CO ₃		
			Moyenne	SD	N
307	ICK4	Vert. dorsale postérieure	24	2	3
310	ICK5	Vert. dorsale antérieure	16	1	3
311	ICK6	Vert. dorsale antérieure	21	1	3
312	ICK7	Vert. dorsale	32	1	3
315	ICK8	Vert. dorsale	31	2	2
338	ICK11	Vert. dorsale antérieure	12	1	3
341	ICK13	Vert. caudale	21	3	2
343	ICK14	Vert. caudale	11	0	3
	ICK17	Côte	9	0	3
	ICK19	Nasal droit	3	0	3
	ICK21	Coracoïde gauche	7	0	3
	ICK23	Radius gauche	8	0	2
	ICK28	Phalange intermédiaire	9	0	3
	ICK30	Phalange distale	9	0	3
	ICK31	Phalange intermédiaire ?	40	3	3
	ICK32	Phalange intermédiaire ?	16	-	1
	ICK33	Phalange intermédiaire ?	5	1	2
	ICK34	Angulaire gauche	13	1	3
	ICK35	Dentaire gauche	6	0	3
	ICK36	Dent	4	0	3
	ICK38	Prémaxillaire gauche	4	0	3
		Min.	3		
		Max.	40		
		Moy. / SEM	14	10	
		Δ	37		
		Mid-range	21		

Tableau A6 : Composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate ($\delta^{18}\text{O}_p$) de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de *Kelhaulia nui* (PMO 222.655).

# Echantillon	Element squelettique	Informations supplémentaires	Région squelettique	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)		
				Moy.	SD	N
Mi1	Fragment de vertèbre présacrée	Approximativement la 5 ^{ème}	Dorsale	13,1	0,3	5
Mi2	Fragment de vertèbre présacrée	Approximativement la 6 ^{ème}	Dorsale			
Mi3	Fragment de vertèbre présacrée	Approximativement la 7 ^{ème}	Dorsale	15,6	0,1	4
Mi4	Fragment de vertèbre présacrée	Approximativement la 8 ^{ème}	Dorsale	15,7	0,2	5
Mi5	Fragment de vertèbre présacrée	Approximativement la 16 ^{ème}	Dorsale	15,3	0,1	2
Mi6	Fragment de vertèbre présacrée	Approximativement la 17 ^{ème}	Dorsale			
Mi7	Fragment de vertèbre présacrée	Approximativement la 18 ^{ème}	Dorsale			
Mi8	Fragment de vertèbre présacrée	Approximativement la 29 ^{ème}	Dorsale	14,4	0,0	2
Mi9	Fragment de vertèbre présacrée	Approximativement la 39 ^{ème}	Dorsale			
Mi10	Humérus droit		Membre			
Mi11	Radius ?		Membre	14,9	0,1	5
Mi12	Os du membre		Membre			
Mi13	Os du membre		Membre			
Mi14	Vertèbre caudale	Proche du sacrum	Caudale			
Mi15	Vertèbre caudale	Approximativement la 54 ^{ème}	Caudale	14,8	0,1	4
Mi16	Vertèbre caudale	Approximativement la 55 ^{ème}	Caudale			

Mi17	Vertèbre caudale	Approximativement la 56 ^{ème}	Caudale
Mi18	Vertèbre caudale	Approximativement la 71 ^{ème} , probablement post-flexurale	Caudale
Mi19	Vertèbre caudale	Approximativement la 70 ^{ème} , probablement post-flexurale	Caudale
Mi20	Vertèbre caudale	Approximativement la 68 ^{ème} , probablement post-flexurale	Caudale
Mi21	Vertèbre caudale	Approximativement la 64 ^{ème} , probablement post-flexurale	Caudale
Mi22	Dentaire		Crâne
Mi23	Fragment de côte		Côtes
Mi24	Fragment de côte		Côtes

Min. $\delta^{18}\text{O}_p$

13,1

Max. $\delta^{18}\text{O}_p$

15,7

Moy. $\delta^{18}\text{O}_p$ / SEM

14,8

0,9

$\Delta\delta^{18}\text{O}_p$

2,5

Mid-range

14,4

Tableau A7 : Compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de *Kelhauia* sp. (PMO 222.667).

Coll. N°	# Ech.	Elément Sque.	Région sque.	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)			$\delta^{18}\text{O}_c$ (‰, V-SMOW)			$\delta^{18}\text{O}_c$ (‰, V-PDB)			$\delta^{13}\text{C}_c$ (‰, V-PDB)			
				Moy.	SD	N	Moy.	SD	N	Moy.	SD	N	Moy.	SD	N	
PMO 222.667/143	K1	Dent	Dents	14,8	0,2	5										
PMO 222.667/143	K2	Dent	Dents	15,1	0,3	4										
PMO 222.667/143	K3	Dent	Dents	14,7	0,2	2										
PMO 222.667/1	K4	Dentaire	Crâne	14,2	0,1	5										
PMO 222.667/14	K5	Carré gauche ?	Crâne	13,7	0,2	3										
PMO 222.667/7	K6	Atlas-axis	Dorsale	12,8	0,1	5										
PMO 222.667/9	K7	Scapula droite	Dorsale	13,8	0,1	5										
PMO 222.667/12	K8	Humérus droit	Membres (droit)	15,1	0,1	5	18,37	0,20	3	-12,17	0,2	3	-6,77	0,05	3	
PMO 222.667/146	K9	Os du membre	Membres	13,4	0,2	5										
PMO 222.667/154	K10	Os du membre	Membres	13,7	0,1	5										
PMO 222.667/147	K11	Os du membre	Membres	14,3	0,0	1										
PMO 222.667/153	K12	Phalange ?	Membres	13,8	0,2	5										
PMO 222.667/152	K13	Phalange ?	Membres	14,4	0,1	5										
PMO 222.667/155	K14	Phalange ?	Membres	13,4	0,1	5										

PMO 222.667/28	K15	Phalange distale	Membres (droit)	13,7	0,1	5									
PMO 222.667/27	K16	Phalange proximale	Membres (droit)	14,0	0,1	5									
PMO 222.667/17	K17	Radius droit ?	Membres	14,1	0,1	5									
PMO 222.667/4	K18	Vertèbre #21	Dorsale	13,2	0,1	5									
PMO 222.667/6	K19	Vertèbre #22	Dorsale	11,8	0,1	5									
-	K20	Fragment de côte	Côtes	13,9	0,1	5									
-	K21	Fragment de côte	Côtes	15,0	0,1	5									
-	K22	Fragment de côte	Côtes	13,7	0,1	5	17,51	0,01	2	-13,01	0,01	2	-8,40	0,40	2
-	K23	Fragment de côte	Côtes	14,4	0,1	5	17,87	0,10	3	-12,66	0,10	3	-8,05	0,29	3
-	K24	Fragment de côte	Côtes	13,9	0,2	5									
PMO 222.667/24	K25	Coracoïde droit	Dorsale	15,1	0,1	5									
			Min.	11,8			17,51			-13,01			-8,40		
			Max.	15,1			18,37			-12,17			-6,77		
			Moy. / SEM	14,0	0,8		17,92	0,43		-12,61	0,42		-7,74	0,86	
			Δ	3,3			0,87			0,84			1,63		
			Mid-range	13,5			17,94			-12,59			-7,59		

Tableau A8 : Compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de *Palvennia hoybergeti* (PMO 222.669).

Coll. N°	# Ech.	Elément sque.	Région sque.	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)			$\delta^{18}\text{O}_c$ (‰, V-SMOW)			$\delta^{18}\text{O}_c$ (‰, V-PDB)			$\delta^{13}\text{C}_c$ (‰, V-PDB)		
				Moy.	SD	N	Moy.	SD	N	Moy.	SD	N	Moy.	SD	N
-	PH1	Email dentaire	-	15,9	0,1	5									
-	PH2	Email dentaire	-	15,7	0,2	5									
-	PH3	Email dentaire	-	15,5	0,2	5									
-	PH4	Email dentaire	-	15,7	0,2	5									
PMO 222.669/32	PH5	Humérus gauche	Membres (gauche)	15,4	0,2	5									
PMO 222.669/33	PH6	Elément préaccessoire	Membres (gauche)	14,2	0,2	3									
PMO 222.669/34	PH7	Ulna	Membres (gauche)												
PMO 222.669/36	PH8	Os du membre	Membres (gauche)	15,3	0,1	2									
PMO 222.669/109	PH9	Fragment de côte	Côtes	15,8	0,2	5									
PMO 222.669/109	PH10	Fragment de côte	Côtes	15,5	0,1	5									
PMO 222.669/109	PH11	Vertèbre	Dorsale	15,8	0,1	5									
PMO 222.669/109	PH12	Vertèbre	Dorsale	15,3	0,2	5	19,0	0,16	3	-11,56	0,16	3	-10,60	0,10	3
PMO 222.669/109	PH13	Fragment de côte	Côtes	15,8	0,2	5									
PMO 222.669/103	PH14	Dentaire gauche	Crâne	15,2	0,1	5	18,3	0,30	3	-12,27	0,3	3	-9,89	0,12	3

PMO 222.669/103	PH15	Prémaxillaire gauche	Crâne	14,1	0,2	4									
PMO 222.669/104	PH16	Atlas-axis	Dorsale	14,8	0,0	2									
PMO 222.669/13	PH17	Humérus droit	Membres (droit)	15,3	0,0	5									
PMO 222.669/15	PH18	Radius droit	Membres (droit)	15,3	0,2	5									
PMO 222.669/48	PH19	Phalange ?	Membres (gauche)												
PMO 222.669/69	PH20	Pisiforme	Membres (gauche)	15,0	0,2	5									
PMO 222.669/40	PH21	Os du membre	Membres (gauche)	14,2	0,1	5	18,5	0,17	3	-12,03	0,17	3	-9,31	0,08	3
PMO 222.669/27	PH22	Os du membre	Membres (droit)	14,5	0,1	5									
PMO 222.669/25	PH23	Carpe distal #4	Membres (droit)	14,9	0,2	5									
PMO 222.669/19	PH24	Ulnare	Membres (droit)	15,0	0,1	5									
PMO 222.669/11a	PH25	Coracoïde	Dorsale	14,6	0,1	5	19,1	0,15	3	-11,43	0,15	3	-8,70	0,07	3
PMO 222.669/64	PH26	Côte #3	Côtes	14,8	0,2	5	18,2	0,33	3	-12,37	0,33	3	-7,88	0,66	3
PMO 222.669/64	PH27	Côte #4	Côtes	15,2	0,2	5									

PMO 222.669/65	PH28	Côte #1	Côtes	14,4	0,2	5
PMO 222.669/63	PH29	Côte #8	Côtes	15,5	0,1	5

Min.	14,1		18,2		-12,4		-10,6	
Max.	15,9		19,1		-11,4		-7,9	
Moy. / SEM	15,1	0,5	18,6	0,5	-11,9	0,5	-9,3	0,5
Δ	1,8		1,0		0,9		2,7	
Mid-range	15,0		18,7		-11,9		-9,2	

Tableau A9 : Compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de Cryptoclididae (PMO 212.662).

Coll. N°	# Ech.	Élément sque.	Infos supp.	Région sque.	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)			$\delta^{18}\text{O}_c$ (‰, V-SMOW)			$\delta^{18}\text{O}_c$ (‰, V-PDB)			$\delta^{13}\text{C}_c$ (‰, V-PDB)		
					Moy.	SD	N	Moy.	SD	N	Moy.	SD	N	Moy.	SD	N
	SS1	Fragment de côte		Côtes	15,9	0,2	5	18,9	0,13	3	-11,68	0,13	3	-9,79	0,04	3
	SS2	Fragment de côte		Côtes	16,1	0,1	4	18,1	0,07	3	-12,44	0,07	3	-10,08	0,07	3
	SS3	Processus transverse de vert. dorsale		Dorsale	16,7	0,2	5	18,8	0,12	2	-11,76	0,12	2	-10,40	0,5	2
	SS4	Vertèbre		Dorsale	16,6	0,2	5									
	SS5	Vertèbre		Dorsale	16,7	0,2	5									
	SS6	Vertèbre		Dorsale	16,7	0,1	5	18,6	0,20	3	-11,99	0,2	3	-10,00	0,12	3
	SS7	Fragment de côte		Côtes	16,7	0,1	5	19,1	0,21	3	-11,45	0,21	3	-9,85	0,03	3
	SS8	Fragment de côte		Côtes	16,9	0,1	5									
	SS9	Fragment de propode		Membres	16,6	0,1	5									
	SS10	Fragment de vert. dorsal		Dorsale	16,7	0,1	5									
	SS11	Fragment de côte		Dorsale	17,0	0,1	5	18,7	0,20	3	-11,85	0,20	3	-9,21	0,1	3
PMO 212.662/002	SS12	Vertèbre cerv.	La plus antérieure	Cervicale	17,0	0,1	5	16,2	0,08	3	-14,27	0,08	3	-11,99	0,05	3

PMO 212.662/ 004	SS13	Vertèbre cerv.	Entre SS12 et SS14	Cervicale	16,4	0,1	5	16,9	0,16	3	-13,55	0,16	3	-11,95	0,07	3
PMO 212.662/ 006	SS14	Vertèbre cerv.	Entre SS13 et SS15	Cervicale	16,7	0,1	5									
PMO 212.662/ 008	SS15	Vertèbre cerv.	Entre SS14 et SS16	Cervicale	17,0	0,1	5	18,3	0,08	3	-12,24	0,08	3	-10,22	0,1	3
PMO 212.662/ 010	SS16	Vertèbre cerv.	Entre SS15 et SS17	Cervicale	16,1	0,1	5	18,1	0,42	2	-12,46	0,42	2	-11,00	0,48	2
PMO 212.662/ 013	SS17	Vertèbre cerv.	Entre SS16 et SS18	Cervicale	15,9	0,2	5	18,4	0,05	3	-12,11	0,05	3	-10,23	0,07	3
PMO 212.662/ 016	SS18	Vertèbre cerv.	Entre SS17 et SS19	Cervicale	15,9	0,2	5	18,4	0,08	3	-12,14	0,08	3	-10,01	0,28	3
PMO 212.662/ 021	SS19	Vertèbre cerv.	Entre SS18 et SS20	Cervicale	16,1	0,1	5	18,4	0,06	3	-12,14	0,06	3	-10,82	0,42	3
PMO 212.662/ 023	SS20	Vertèbre cerv.	Entre SS19 et SS22	Cervicale	16,7	0,0	5									
PMO 212.662/ 025	SS21	Vertèbre cerv.	Entre SS20 et SS22	Cervicale	16,4	0,2	5									

PMO 212.662/ 026	SS22	Vertèbre cerv.	Entre SS21 et SS23	Cervicale	16,3	0,1	5	18,1	0,08	3	-12,47	0,08	3	-9,89	0,03	3
PMO 212.662/ 029	SS23	Vertèbre cerv.	La plus postérieure	Cervicale	15,8	0,2	5	19,2	0,13	2	-11,39	0,13	2	-9,91	0,06	2
	SS24	Côte dorsale	Partie distale	Côtes	16,8	0,1	5	18,9	0,03	3	-11,61	0,03	3	-10,32	0,04	3
	SS25	Côte dorsale		Côtes	16,6	0,2	5									
	SS26	Vertèbre dorsale		Dorsale	16,4	0,1	5									
	SS27	Vertèbre dorsale		Dorsale	16,3	0,1	4									
	SS28	Côte dorsale	Partie proximale	Côtes	16,1	0,2	5	18,7	0,23	3	-11,84	0,23	3	-10,23	0,1	3
	SS29	Côte dorsale	Partie médiane	Côtes	16,1	0,2	5	19,0	0,00	3	-11,6	0,00	3	-10,22	0,03	3
	SS30	Humérus gauche		Membres	16,5	0,2	5									
PMO 212.662/ 046	SS31	Radius gauche		Membres	16,8	0,1	5									
PMO 212.662/ 044	SS32	Ulna gauche		Membres	16,0	0,1	5									
PMO 212.662/ 042	SS33	Intermedium gauche		Membres	16,9	0,1	4									
PMO 212.662/ 045	SS34	4ème métacarpe		Membres	16,0	0,2	4									

PMO 212.662/ 051	SS35	I,1	Membres	16,5	0,2	5									
PMO 212.662/ 034	SS36	III, 2	Membres	17,1	0,1	5									
PMO 212.662/ 050	SS37	II,4	Membres	16,7	0,2	5	18,0	0,04	3	-12,57	0,04	3	-9,56	0,13	3
PMO 212.662/ 054	SS38	Phalange distale	Membres	16,5	0,2	5	20,0	0,01	2	-10,61	0,01	2	-9,69	0,03	2

Min.				15,8			16,21						-14,27			-11,99	
Max.				17,1			19,98						-10,61			-9,21	
Moy. / SEM				16,5	0,4		18,44	0,80					-12,11	0,78		-10,27	0,71
Δ				1,3			3,77						3,66			2,78	
Mid-range				16,5			18,10						-12,44			-10,60	

Tableau A10 : Compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone de la bioapatite des éléments squelettiques du spécimen de *Colymbosaurus svalbardensis* (PMO 222.663). Abréviations : MPD = Membre postérieur droit, MPG = Membre postérieur gauche, MAD = Membre antérieur droit, MAD = Membre antérieur droit.

Coll. N°	# Ech.	Élément Sque.	Informations Supp.	Région sque.	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)			$\delta^{18}\text{O}_c$ (‰, V-SMOW)			$\delta^{18}\text{O}_c$ (‰, V-PDB)			$\delta^{13}\text{C}_c$ (‰, V-PDB)		
					Moy.	SD	N	Moy.	SD	N	Moy.	SD	N	Moy.	SD	N
PMO 222.663/2	G1	Fibula droit		MPD	14,2	0,2	5	18,38	0,16	3	-12,16	0,16	3	-8,04	0,11	3
PMO 222.663/9	G2	Métatarse du doigt I		MPD												
PMO 222.663/186	G3	V,1 (1 ^{ère} phalange du 5 ^{ème} doigt)		MPD	14,4	0,1	4									
PMO 222.663/17	G4	III,2		MPD	14,6	0,1	4	17,94	0,08	3	-12,59	0,08	3	-8,18	0,01	3
PMO 222.663/28	G5	II, 5		MPD	14,3	0,1	5									
PMO 222.663/30	G6	V, 5		MPD	14,0	0,3	5									
PMO 222.663/45	G7	IV, 6		MPD	14,1	0,1	5	19,51	0,01	3	-11,07	0,01	3	-8,37	0,03	3
PMO 222.663/55	G8	III, 11		MPD	14,0	0,2	5	17,84	0,25	2	-12,69	0,25	2	-7,92	0,02	2
PMO 222.663/111	G9	Fibula gauche		MPG	13,7	0,2	5									

PMO 222.663/87	G10	Métatarse du doigt I	MPG	13,8	0,2	4											
PMO 222.663/107	G11	V,1	MPG	13,1	0,1	5											
PMO 222.663/95	G12	III,2	MPG	14,2	0,1	5											
PMO 222.663/82	G13	II, 5	MPG	13,3	0,1	5											
PMO 222.663/64	G14	V, 5	MPG	13,3	0,1	5											
PMO 222.663/78	G15	IV, 6	MPG	14,0	0,1	5											
PMO 222.663/68	G16	III, 13	MPG	13,3	0,2	5											
PMO 222.663/201	G17	Vert. caudale ant.?	Caudale	14,4	0,3	5											
-	G18	Dernière vertèbre caudale	Caudale	13,7	0,1	5											
PMO 222.663/117	G19	Vert. sacrée	Dorsale	13,2	0,2	5											
-	G20	Vert. dorsale	Dorsale	14,4	0,1	4	18,10	0,23	3	-12,44	0,23	3	-9,76	0,08	3		
PMO 222.663/158	G21	Vert. sacrée	Dorsale	13,7	0,2	5											
-	G22	Humérus gauche	MAG	14,9	0,1	5											
PMO 222.663/159	G23	Humérus droit	MAD	15,0	0,1	5											

PMO 222.663/162	G24	Fémur gauche		MPG	13,2	0,1	5									
PMO 222.663/1	G25	Fémur droit		MPD	13,7	0,1	5	17,83	0,07	3	-12,7	0,07	3	-9,49	0,51	3
PMO 222.663/160	G26	Radius droit		MAD	14,2	0,1	5									
PMO 222.663/171	G27	Osselet post-axial		MAD	15,1	0,1	3									
PMO 222.663/170	G28	Intermedium		MAD	14,5	0,1	5									
PMO 222.663/168	G29	Carpe distal du doigt II		MAD	15,7	0,1	5									
PMO 222.663/165	G30	Vert. dorsale		Dorsale	15,7	0,1	5									
PMO 222.663/175	G31	Vert. dorsale		Dorsale	15,9	0,1	5									
PMO 222.663/178	G32	Vert. dorsale		Dorsale	14,5	0,1	4	18,65	0,01	3	-11,9	0,01	3	-9,27	0,05	3
-	G33	Fragment de côte		Côtes	15,6	0,1	5									
-	G34	Fragment de côte		Côtes	15,7	0,1	5									
PMO 222.663/148	G35	Côte		Côtes	13,7	0,1	4	17,84	0,08	3	-12,69	0,08	3	-10,01	0,07	3
PMO 222.663/131	G36	Côte		Côtes	14,6	0,2	4									
-	G37	Clavicule- interclavicule		Dorsale	15,2	0,2	3									
-	G38	Vert. caudale	Antérieure à G39	Caudale	13,6	0,2	5	19,32	0,01	2	-11,25	0,01	2	-9,27	0,03	2

-	G39	Vert. caudale	Antérieure à G40	Caudale	13,5	0,1	5
-	G40	Vert. caudale		Caudale	13,8	0,2	4
-	G41	Côte		Côtes	14,4	0,1	5

			Min.		13,1		17,8		-12,70		-10,01	
			Max.		15,9		19,5		-11,07		-7,92	
			Moy. / SEM		14,3	0,8	18,4	0,7	-12,17	0,63	-8,92	0,80
			Δ		2,8		1,7		1,63		2,09	
			Mid-range		14,5		18,7		-11,89		-8,97	

Tableau A11 : Composition isotopique de l'oxygène du groupement phosphate ($\delta^{18}\text{O}_p$) de la bioapatite des éléments squelettiques isolés d'Ichthyosauria, Plesiosauria et Metriorhynchidae.

Coll. N°	#Ech	Taxa	Mat.	Elément squel.	Localité	N° sur la Figure 82	Etage	Etage	Paléo- lat. (°N)	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V- SMOW)		
										N	Moy.	SD
-	T-RM	Plesiosauria indet.	Os	Vertèbre	Carrière de Peygros, France	1	Norien- Rhétien	-	26	5	18,4	0,1
-	AEL1	Elasmosauridae	Os	Vertèbre cervicale	Tartonne, France	17	Albien	-	34	5	19,1	0,2
-	AEL2	Elasmosauridae	Os	Vertèbre dorsale	Tartonne, France	17	Albien	-	34	5	18,6	0,1
-	AEL3	Elasmosauridae	Os	Côte sacrée	Tartonne, France	17	Albien	-	34	4	18,4	0,2
-	AEL4	Elasmosauridae	Os	Fémur	Tartonne, France	17	Albien	-	34	5	18,8	0,1
-	PLI1	Pliosauridae	Email dentaire	Dent	La Celle, France	6	Toarcien	-	32	4	20,5	0,1
-	PLI2	Pliosauridae	Dentine	Dent	La Celle, France	6	Toarcien	-	32	4	19,9	0,2
MHNLM EMV 2015.9.175	LMI2	<i>Ichthyosaurus</i> sp.	Os	Côte	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	5	Toarcien	Inf. - Moy.	30	4	18,2	0,2
MHNLM EMV 2015.9.175	LMI3	<i>Ichthyosaurus</i> sp.	Os	Côte	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	5	Toarcien	Inf. - Moy.	30	5	18,2	0,3
MHNLM EMV 2015.9.175	LMI4	<i>Ichthyosaurus</i> sp.	Os	Côte	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	5	Toarcien	Inf. - Moy.	30	5	18,4	0,2
MHNLM EMV 2015.9.175	LMI5	<i>Ichthyosaurus</i> sp.	Os	Côte	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	5	Toarcien	Inf. - Moy.	30	5	18,4	0,3
MHNLM EMV 2015.9.175	LMI7	<i>Ichthyosaurus</i> sp.	Os	Côte	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	5	Toarcien	Inf. - Moy.	30	5	18,7	0,2
MHNLM EMV 2015.9.1281	LMI9	Ichthyosauria indet.	Os	Vertèbre	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	5	Toarcien	Inf. - Moy.	30	5	18,5	0,2
MHNLM 2003.1.1051 6	LMI10	<i>Ichthyosaurus</i> sp.	Os	Vertèbre	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	5	Toarcien	Inf. - Moy.	30	1	17,3	-

MHNLM 2003.1.1051 6	LMI11	<i>Ichthyosaurus</i> sp.	Os	Vertèbre	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	5	Toarcien	Inf. - Moy.	30	5	18,1	0,1
MHNLM 2003.4.6558	LMI12	<i>Ichthyosaurus</i> sp.	Os	Vertèbre	Laize-la-Ville Carrière d'Etavaux, Saint-André sur Orne	4	Pliensbach ien	Basal	40	4	18,8	0,2
MNHLM 2010.4.6710	LMI14	Ichthyosauridae	Os	Côte	Carrière d'Etavaux, Saint-André sur Orne	2	Pliensbach ien	Inf.	40	3	19,3	0,1
MNHLM 2010.4.6710	LMI15	Ichthyosauridae	Os	Côte	Carrière d'Etavaux, Saint-André sur Orne	2	Pliensbach ien	Inf.	40	5	19,1	0,1
MNHLM 2010.4.6710	LMI16	Ichthyosauridae	Os	Vertèbre	Carrière d'Etavaux, Saint-André sur Orne	2	Pliensbach ien	Inf.	40	5	18,9	0,1
MNHLM 2003.1.1051 5	LM1	Plesiosauridae	Os	Mandibule	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	5	Toarcien	Inf. - Moy.	30	5	18,2	0,1
MNHLM 2003.1.1051 7	LM2	Plesiosauridae	Os	Mandibule	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	5	Toarcien	Inf. - Moy.	30	5	18,3	0,3
MHNLM.20 10.4.6557	LM5	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Fresney-le-Puceux, France	3	Pliensbach ien		32	5	17,9	0,1
MHNLM.20 10.4.2310	LMM1	<i>Metriorhynchus</i> sp.	Os	Vertebra	Route de la Turpinière, Commerveil	13	Callovien	Moy.	30	2	19,0	0,1
MHNLM.20 10.4.6556	LMM2	<i>Metriorhynchus</i> sp.	Os	Vertebra	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien		31	3	20,3	0,2
MHNLM.20 10.4.6556	LMM3	<i>Metriorhynchus</i> sp.	Os	Vertebra	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien		31	5	20,4	0,1
MHNLM.20 03.1.10515	LMP1	Plesiosauridae	Os	Stylopoде ?	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	5	Toarcien	Inf. - Moy.	30	5	18,6	0,1
MHNLM.20 03.1.10515	LMP2	Plesiosauridae	Os	Stylopoде ?	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	5	Toarcien	Inf. - Moy.	30	5	18,7	0,1
MHNLM.20 03.1.10515	LMP3	Plesiosauridae	Os	Os du membre	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	5	Toarcien	Inf. - Moy.	30	4	19,2	0,1

MHNLM.20 10.4.4695	LMP4	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Route de Vigneral, Udon	14	Callovien	Moy.	29	5	19,4	0,1
MHNLM.20 03.1.3756	LMP5	Plesiosauridae	Os	Zeugopode	Saint-Benoît, Chemiré-le-gaudin	8	Bathonien		29	5	21,2	0,2
MHNLM.20 03.1.6635	LMP6	Plesiosauridae	Os	Os du membre	Le Mans	18	Cénomani en		40	4	20,6	0,2
MNHLM.20 03.1.5678	LMP8	Plesiosauridae	Os	Vertèbre dorsale	Le Mans	18	Cénomani en		40	4	20,1	0,2
MHNLM.20 03.1.10525	LMP9	Plesiosauridae	Os	Vertèbre pectorale	Chaufour-Notre- Dame	10	Callovien	Moy.	31	5	19,1	0,2
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP10	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	3	19,4	0,2
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP11	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	4	19,4	0,2
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP12	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	4	19,4	0,1
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP13	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	5	19,5	0,2
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP14	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	4	19,6	0,2
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP15	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	5	19,6	0,2
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP16	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31		-	-
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP17	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	2	19,2	0,2
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP18	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	5	19,6	0,2
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP19	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	5	19,4	0,2

MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP20	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	5	19,5	0,1
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP21	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	5	19,4	0,2
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP22	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	5	19,5	0,2
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP23	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	5	19,3	0,1
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP24	Plesiosauridae	Os	Zeugopode	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	5	19,6	0,1
MHNLM.20 03.1.10521 A & B	LMP25	Plesiosauridae	Os	Os du membre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	Sup.	31	5	19,8	0,1
MHNLM.20 03.1.10614	LMP26	Pliosauridae	Os	Mandibule gauche	Teillé, Sarthe	15	Callovien		33	4	19,4	0,2
MPV.2010.3 .64	PAL1	Plesiosauroidea	Os	Vertèbre dorsale	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callo- oxfordien		31	5	18,6	0,2
MPV.2010.3 .64	PAL2	Pliosauroida	Os	Vertèbre dorsale	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callo- oxfordien		31	5	18,2	0,1
MPV.2010.3 .64	PAL3	Plesiosauroidea	Os	Vertèbre dorsale	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callo- oxfordien		31	4	18,6	0,2
MPV.2010.3 .50	PAL4	Plesiosauroidea	Os	Vertèbre cervicale	Bavent, Le Mesnil	9	Callovien		30	2	19,3	0,1
MPV.2010.3 .50	PAL5	Plesiosauroidea	Os	Vertèbre cervicale	Bavent, Le Mesnil	9	Callovien		30	5	19,6	0,0
MPV.2010.3 .50	PAL6	Plesiosauroidea	Os	Vertèbre	Bavent, Le Mesnil	9	Callovien		30	5	19,7	0,2
MPV.2010.3 .60	PAL7	Pliosauroida	Os	Vertèbre dorsale	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien		31	5	19,4	0,2
MPV.2010.3 .60	PAL8	Pliosauroida	Os	Vertèbre dorsale	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien		31	5	18,9	0,2

MPV.2010.3 .68	PAL9	Pliosauroides	Os	Vertèbre cervicale	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	31	5	18,7	0,1
MPV.2010.3 .68	PAL10	Pliosauroides	Os	Vertèbre dorsale	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	31	5	19,2	0,2
MPV.2010.3 .68	PAL11	Pliosauroides	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	31	5	18,1	0,2
MPV.2010.3 .74	PAL13	Pliosauroides	Os	Vertèbre pectorale ?	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	31	4	19,2	0,1
MPV.2010.3 .74	PAL14	Pliosauroides	Os	Vertèbre pectorale ?	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	31	2	19,4	0,2
MPV.2010.3 .74	PAL15	Pliosauroides	Os	Vertèbre cervicale	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	31	4	19,5	0,1
MPV.2010.3 .74	PAL16	Pliosauroides	Os	Vertèbre cervicale	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	31	5	19,1	0,2
MPV.2010.3 .74	PAL17	Pliosauroides	Os	Vertèbre cervicale post.	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	31	5	18,9	0,1
MPV.2010.3 .75	PAL18	Pliosauroides	Email dentaire	Dent	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	31	5	19,6	0,1
MPV.2010.3 .75	PAL19	Pliosauroides	Os	Mandibule	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	31	5	19,9	0,1
MPV.2010.3 .75	PAL20	Pliosauroides	Os	Côte	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	12	Callovien	31	5	19,6	0,2
MPV.2010.3 .1779	PAL21	Plesiosauria	Os	Coracoïde	Fresnes d'Argences, Calvados	11	Callovien	32	5	19,3	0,2
MPV.2010.3 .1779	PAL22	Plesiosauria	Os	Vertèbre dorsale	Fresnes d'Argences, Calvados	11	Callovien	32	5	19,2	0,2
MPV.2010.3 .1779	PAL23	Plesiosauria	Os	Vertèbre dorsale	Fresnes d'Argences, Calvados	11	Callovien Kimmérid gien	32	5	19,7	0,2
-	YPLI1	Plesiosauria	Os	Vertèbre	Ouane, Yonne	16		32	4	19,0	0,2

-	YPOL1	Plesiosauria	Os	Vertèbre	Ouane, Yonne	16	Kimmérid gien	32	5	18,7	0,2
---	-------	--------------	----	----------	--------------	----	------------------	----	---	------	-----

Tableau A12 : Compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone et teneurs en carbonates de la bioapatite des éléments squelettiques isolés d'Ichthyosauria, Plesiosauria et Metriorhynchidae.

Coll. N°	#Ech	Taxa	Mat.	Élément squelettique	Localité	δ ¹⁸ Oc (‰, V-SMOW)			δ ¹³ Cc (‰, V-PDB)			% wt CO ₃	
						N	Moy.	SD	N	Moy.	SD	Moy.	SD
-	T-RM	Plesiosauria indet.	Os	Vertèbre	Carrière de Peygros, France	2	23,4	0,03	2	-9,94	0,15	7	0
-	AEL1	Elasmosauridae	Os	Vertèbre cervicale	Tartonne, France	3	25,6	0,11	3	-3,8	0,03	7	1
-	AEL2	Elasmosauridae	Os	Vertèbre dorsale	Tartonne, France	3	25,4	0,18	3	-3,87	0,09	4	0
-	AEL4	Elasmosauridae	Os	Fémur	Tartonne, France	3	25,4	0,25	3	-3,74	0,1	6	0
-	PLI2	Pliosauridae	Dentine	Dent	La Celle, France	3	27,4	0,4	3	-5,85	0,12	3	0
MHNLM EMV 2015.9.175	LMI2	<i>Ichthyosaurus</i> sp.	Os	Côte	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	3	24,8	0,09	3	-2,34	0,29	21	3
MHNLM EMV 2015.9.175	LMI3	<i>Ichthyosaurus</i> sp.	Os	Côte	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	3	26,3	0,21	3	-6,8	0,19	3	0
MHNLM EMV 2015.9.1281	LMI9	Ichthyosauria indet.	Os	Vertèbre	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	3	25,3	0,23	3	1,02	0,11	65	4
MHNLM 2003.1.10516	LMI11	<i>Ichthyosaurus</i> sp.	Os	Vertèbre	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite Champagne	3	25,7	0,01	3	-0,66	0,05	79	1
MHNLM 2003.4.6558	LMI12	<i>Ichthyosaurus</i> sp.	Os	Vertèbre	Laize-la-Ville	3	26,1	0,03	3	-4,18	0,26	7	1
MNHLM 2010.4.6710	LMI14	Ichthyosauridae	Os	Côte	Carrière d'Etavaux,	3	26,6	0,18	3	0,31	0,05	76	7

MNHLM 2010.4.6710	LMI15	Ichthyosauridae	Os	Côte	Saint-André sur Orne Carrière d'Etavaux, Saint-André sur Orne	2	26,4	0,31	2	-2,06	2,48	17	8
MNHLM 2010.4.6710	LMI16	Ichthyosauridae	Os	Vertèbre	Carrière d'Etavaux, Saint-André sur Orne	3	25,0	0,17	3	-0,02	0,06	58	4
MNHLM 2003.1.10515	LM1	Plesiosauridae	Os	Mandibule	Carrière de Vauroin, Cures, la Petite	2	27,5	0,63	2	-3,64	3,86	6	8
MHNLM.2003.1.10515	LMP1	Plesiosauridae	Os	Stylopede ?	Champagne Carrière de Vauroin, Cures, la Petite	3	25,5	0,03	3	-2,87	0,13	20	1
MHNLM.2003.1.10515	LMP2	Plesiosauridae	Os	Stylopede ?	Champagne Carrière de Vauroin, Cures, la Petite	3	25,0	0,13	3	-2,16	0,11	12	1
MHNLM.2003.1.10515	LMP3	Plesiosauridae	Os	Os du membre	Champagne Carrière de Vauroin, Cures, la Petite	2	25,2	0	2	-0,51	0,03	38	8
MHNLM.2003.1.3756	LMP5	Plesiosauridae	Os	Zeugopode	Champagne Saint-Benoît, Chemiré-le-gaudin	3	28,2	0,1	3	-4,8	0,12	5	0
MHNLM.2003.1.10521 A & B	LMP20	Plesiosauridae	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	3	24,6	0	3	-0,08	0,05	48	1
MHNLM.2003.1.10521 A & B	LMP24	Plesiosauridae	Os	Zeugopode	Marnes de Dives, Falaises des	3	27,7	0,33	3	-10,33	0,98	3	1

MHNLM.2003.1.10521 A & B	LMP25	Plesiosauridae	Os	Os du membre	Vaches Noires, France Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France Marnes de Dives, Falaises des Vaches	2	27,6	0,07	2	-10,92	0,03	4	0
MPV.2010.3.64	PAL1	Plesiosauroidea	Os	Vertèbre dorsale	Vaches Noires, France Marnes de Dives, Falaises des Vaches	3	25,7	0,11	3	-7,77	0,23	5	0
MPV.2010.3.64	PAL2	Pliosauroida	Os	Vertèbre dorsale	Vaches Noires, France Marnes de Dives, Falaises des Vaches	3	26,7	0,08	3	-3,25	0,09	42	5
MPV.2010.3.64	PAL3	Plesiosauroidea	Os	Vertèbre dorsale	Vaches Noires, France Marnes de Dives, Falaises des Vaches	3	25,0	0,03	3	-2,19	0,13	11	1
MPV.2010.3.50	PAL4	Plesiosauroidea	Os	Vertèbre cervicale	Vaches Noires, France Bavent, Le Mesnil	3	27,9	0,53	3	-10,45	0,08	5	0
MPV.2010.3.50	PAL5	Plesiosauroidea	Os	Vertèbre cervicale	Vaches Noires, France Bavent, Le Mesnil	3	27,3	0,08	3	-9,6	0,02	7	1
MPV.2010.3.50	PAL6	Plesiosauroidea	Os	Vertèbre	Vaches Noires, France Bavent, Le Mesnil	3	28,5	0,62	3	-10,22	0,08	5	1
MPV.2010.3.60	PAL7	Pliosauroida	Os	Vertèbre dorsale	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France Marnes de Dives, Falaises des Vaches	3	27,5	0,36	3	-8,02	0,15	3	0
MPV.2010.3.60	PAL8	Pliosauroida	Os	Vertèbre dorsale	Vaches Noires, France Marnes de Dives, Falaises des Vaches	2	28,0	1,35	2	-6,38	2,23	4	4
MPV.2010.3.68	PAL9	Pliosauroida	Os	Vertèbre cervicale	Vaches Noires, France Marnes de Dives, Falaises des	3	25,4	0	3	-7,14	0,16	9	0

MPV.2010.3.68	PAL10	Pliosauroides	Os	Vertèbre dorsale	Vaches Noires, France Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	2	25,5	0,05	2	-4,04	0,84	9	2
MPV.2010.3.68	PAL11	Pliosauroides	Os	Vertèbre	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	3	27,4	0,86	3	-11,08	0,05	4	0
MPV.2010.3.74	PAL13	Pliosauroides	Os	Vertèbre pectorale ?	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	3	28,1	0,16	3	-9,49	0,05	8	0
MPV.2010.3.74	PAL14	Pliosauroides	Os	Vertèbre pectorale ?	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	3	26,5	0,12	3	-7,78	0,09	8	0
MPV.2010.3.74	PAL15	Pliosauroides	Os	Vertèbre cervicale	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	3	26,6	0,11	3	-2,91	0,05	20	1
MPV.2010.3.74	PAL16	Pliosauroides	Os	Vertèbre cervicale	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	3	25,4	0,12	3	-1,67	0,27	23	2
MPV.2010.3.74	PAL17	Pliosauroides	Os	Vertèbre cervicale post.	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	2	24,7	0,11	3	-5,23	0,03	2	0
MPV.2010.3.75	PAL18	Pliosauroides	Email dentaire	Dent	Marnes de Dives, Falaises des	2	28,1	0,02	2	-8,33	0,32	1	0

MPV.2010.3.75	PAL19	Pliosauroida	Os	Mandibule	Vaches Noires, France Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	3	27,6	0,08	3	-9,52	0,06	5	0
MPV.2010.3.75	PAL20	Pliosauroida	Os	Côte	Marnes de Dives, Falaises des Vaches Noires, France	3	27,0	0,18	3	-6,62	0,28	5	0
MPV.2010.3.1779	PAL21	Plesiosauria	Os	Coracoïde	Fresnes d'Argences, Calvados	3	27,2	0,17	3	-10,7	0,09	8	0
MPV.2010.3.1779	PAL22	Plesiosauria	Os	Vertèbre dorsale	Fresnes d'Argences, Calvados	3	26,3	0,09	3	-7,84	0,14	12	1
-	YPLI1	Plesiosauria	Os	Vertèbre	Ouanne, Yonne	3	28,9	0,09	3	-4,68	0,05	24	1
-	YPOL1	Plesiosauria	Os	Vertèbre	Ouanne, Yonne	3	27,9	0,11	3	-8	0,07	37	2

Tableau A13 : Teneurs en carbonates (% wt CO₃) des éléments squelettiques des Ichthyosauria et Plesiosauria du Membre Slottsmøya (Svalbard, Norvège).

Coll. N°	Specimen	# Ech.	Élément squelettique	% wt CO ₃		
				Moy.	SD	N
PMO 222.667/12	<i>Kelhauia</i> sp.	K8	Humérus droit	8	0	3
-		K22	Fragment de côte	3	0	3
-		K23	Fragment de côte	4	0	3
PMO 222.669/109	<i>Palvennia hoybergeti</i>	PH12	Vertèbre dorsale	4	0	3
PMO 222.669/103		PH14	Dentaire gauche	8	1	3
PMO 222.669/40		PH21	Os du membre	5	0	3
PMO 222.669/11a		PH25	Coracoïde	7	0	3
PMO 222.669/64		PH26	Côte #3	8	0	3
-	Cryptoclididae	SS1	Fragment de côte	9	0	3
-		SS2	Fragment de côte	7	0	3
-		SS3	Processus transverse de vert. Dorsale	6	4	2
-		SS6	Vertèbre	9	1	3
-		SS7	Fragment de côte	9	0	3
-		SS11	Fragment de côte	7	0	3
PMO 212.662/002		SS12	Vertèbre cervicale	15	1	3
PMO 212.662/004		SS13	Vertèbre cervicale	15	1	3
PMO 212.662/008		SS15	Vertèbre cervicale	9	0	3
PMO 212.662/010		SS16	Vertèbre cervicale	11	1	2
PMO 212.662/013		SS17	Vertèbre cervicale	7	0	3
PMO 212.662/016		SS18	Vertèbre cervicale	4	2	3
PMO 212.662/021		SS19	Vertèbre cervicale	9	0	3
PMO 212.662/026	SS22	Vertèbre cervicale	7	0	3	
PMO 212.662/029	SS23	Vertèbre cervicale	8	0	2	
-	SS24	Côte dorsale	11	0	3	
-	SS28	Côte dorsale	9	0	3	
-	SS29	Côte dorsale	9	0	3	

PMO 212.662/050		SS37	II,4	8	0	3
PMO 212.662/054		SS38	Phalange distale	6	0	2
PMO 222.663/2	<i>Colymbosaurus svalbardensis</i>	G1	Fibula droit	4	0	3
PMO 222.663/17		G4	III,2	5	0	3
PMO 222.663/45		G7	IV,6	6	0	3
PMO 222.663/55		G8	III,11	4	1	2
-		G20	Vertèbre dorsale	5	0	3
PMO 222.663/1		G25	Fémur droit	4	0	3
PMO 222.663/178		G32	Vertèbre dorsale	6	0	3
PMO 222.663/148		G35	Côte	4	0	3
-		G38	Vertèbre caudale	4	0	2

Tableau A14 : Estimation de la température corporelle des Ichthyosauria, des Plesiosauria et des Metriorhynchidae à partir des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ de leurs restes minéralisés. Les estimations de température océanique ont été calculées à partir des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_p$ des restes minéralisés de Chondrichthyes et d'Osteichthyes retrouvés en association et de l'équation de Lécuyer *et al.* (2013) en considérant un $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ de -1,25 ‰, V-SMOW ou de -0,5 ‰, V-SMOW. Les estimations de température corporelle sont représentées de façon graphique dans la **Figure 71**.

# Ech	# de collection	Matériel	Taxon	Localité			$\delta^{18}\text{O}_p$		Reference	Température corporelle estimée (°C)				
				Nom, pays	Formation	Age	(‰, V-SMOW)	SD		$\delta^{18}\text{O}_p$	Min.	Max.	$\varepsilon = 2$	$\varepsilon = 1$
ARG-16A	MLP 13- XI-19-38	Email	Ichthyodectiformes ou Aulopiformes	Isla Marambio, Antarctique		Maastrichtien sup.	23.2	0.5	Leuzinger et al., (2022)	Moy.	Min.	Max.		
ARG-16A		Dentine	Ichthyodectiformes ou Aulopiformes	Isla Marambio, Antarctique		Maastrichtien sup.	22.6	0.4	Leuzinger et al., (2022)	Température océanique (°C)				
ARG-16B		Email	Ichthyodectiformes ou Aulopiformes	Isla Marambio, Antarctique		Maastrichtien sup.	23	0	Leuzinger et al., (2022)	Moy.	Min.	Max.		
ARG-16C		Email	Ichthyodectiformes ou Aulopiformes	Isla Marambio, Antarctique		Maastrichtien sup.	23.1	0.1	Leuzinger et al., (2022)	8	7	9		
ARG-6	MLP 15- I-24-41c	Email	Elasmosauridae ou Aristonectidae	Isla Marambio, Antarctique		Maastrichtien sup.	19.1	0.2	Leuzinger et al., (2022)				38	34
ARG-7	MLP 15- I-24-56	Email	Elasmosauridae ou Aristonectidae	Isla Marambio, Antarctique		Maastrichtien sup.	17	0.3	Leuzinger et al., (2022)				48	43
ARG-9A	MLP 13- XI-29-24	Email	Elasmosauridae ou Aristonectidae	Isla Marambio, Antarctique		Maastrichtien sup.	16.9	0.2	Leuzinger et al., (2022)				48	44
ARG-9B		Email	Elasmosauridae ou Aristonectidae	Isla Marambio, Antarctique		Maastrichtien sup.	20.3	0.3	Leuzinger et al., (2022)				33	28
ARG-9C		Email	Elasmosauridae ou Aristonectidae	Isla Marambio, Antarctique		Maastrichtien sup.	19.6	0.1	Leuzinger et al., (2022)				36	31
ARG-9C		Dentine	Elasmosauridae ou Aristonectidae	Isla Marambio, Antarctique		Maastrichtien sup.	19.7	0.1	Leuzinger et al., (2022)				36	31
-	-	Emailloïde	<i>Cretalamna</i> sp.	Maroc		Oulad Abdoun	21		Bernard et al. (2010)	Moy.	Min.	Max.		
-	-	Emailloïde	<i>Cretalamna</i> sp.	Maroc		Oulad Abdoun	19.7		Bernard et al. (2010)	Température océanique (°C)				
-	-	Emailloïde	<i>Squalicorax</i> sp.	Maroc		Oulad Abdoun	19.5		Bernard et al. (2010)	Moy.	Min.	Max.		
-	-	Emailloïde	Osteichthyes indet.	Maroc		Oulad Abdoun	21.5		Bernard et al. (2010)	24	18	27		
-	-	Os	Osteichthyes indet.	Maroc		Oulad Abdoun	19.7		Bernard et al. (2010)					

-	-	Email	Elasmosauridae indet.	Maroc	Oulad Abdoun	Maastrichtien sup.	20.5	Bernard et al. (2010)	32	27
-	-	Email	Elasmosauridae indet.	Maroc	Oulad Abdoun	Maastrichtien sup.	19.6	Bernard et al. (2010)	36	31
-	-	Email	Elasmosauridae indet.	Maroc	Oulad Abdoun	Maastrichtien sup.	19.4	Bernard et al. (2010)	37	32

									$\delta^{18}O_p$		
									Moy.	Min.	Max.
-	-	Emailloïde	<i>Squalicorax</i> sp.	Asen, Suède		Campanien inf.	21.5	Bernard et al. (2010)	20.6	19.3	22.0
-	-	Emailloïde	<i>Squalicorax</i> sp.	Asen, Suède		Campanien inf.	20	Bernard et al. (2010)	Température océanique (°C)		
-	-	Email	Osteichthyes indet.	Asen, Suède		Campanien inf.	22	Bernard et al. (2010)	Moy.	Min.	Max.
-	-	Emailloïde	<i>Carcharias</i> sp.	Asen, Suède		Campanien inf.	20.8	Bernard et al. (2010)	23	16	28
-	-	Email	Plesiosauria indet.	Asen, Suède		Campanien inf.	19.3	Bernard et al. (2010)			37 33
-	-	Email	Plesiosauria indet.	Asen, Suède		Campanien inf.	19.9	Bernard et al. (2010)			35 30

									$\delta^{18}O_p$		
									Moy.	Min.	Max.
-	-	Emailloïde	<i>Squalicorax</i> sp.	Ullstorp, Suède		Campanien inf.	20.8	Bernard et al. (2010)	20.5	19.8	21.2
-	-	Emailloïde	<i>Squalicorax</i> sp.	Ullstorp, Suède		Campanien inf.	20.1	Bernard et al. (2010)	Température océanique (°C)		
-	-	Email	Osteichthyes indet.	Ullstorp, Suède		Campanien inf.	21.2	Bernard et al. (2010)	Moy.	Min.	Max.
-	-	Email	Osteichthyes indet.	Ullstorp, Suède		Campanien inf.	19.8	Bernard et al. (2010)	23	20	26
-	-	Email	Plesiosauria indet.	Ullstorp, Suède		Campanien inf.	20.1	Bernard et al. (2010)			34 29
-	-	Email	Plesiosauria indet.	Ullstorp, Suède		Campanien inf.	20.1	Bernard et al. (2010)			34 29

									$\delta^{18}O_p$		
									Moy.	Min.	Max.
-	-	Email	<i>Saurocephalus</i> sp.	Cambridge, Angleterre		Albien sup.	20.2	Bernard et al. (2010)	19.7	18.5	20.3

-	-	Email	<i>Saurocephalus</i> sp.	Cambridge, Angleterre Cambridge, Angleterre		Albien sup. Albien sup.	20.3	Bernard et al. (2010)	Température océanique (°C) Moy.	Min.	Max. -0.5		
									27	24	32		
-	-	Email	<i>Platypterygius</i> sp.	Cambridge, Angleterre		Albien sup.	18.5	Bernard et al. (2010)				41	36
-	-	Email	<i>Platypterygius</i> sp.	Cambridge, Angleterre		Albien sup.	18.7	Bernard et al. (2010)				40	36
-	-	Email	<i>Platypterygius</i> sp.	Cambridge, Angleterre		Albien sup.	19	Bernard et al. (2010)				39	34
-	-	Email	<i>Polyptychodon</i> sp.	Cambridge, Angleterre		Albien sup.	18.8	Bernard et al. (2010)				40	35
-	-	Email + dentine	<i>Polyptychodon</i> sp.	Cambridge, Angleterre		Albien sup.	19.6	Bernard et al. (2010)				36	31
									Température océanique (°C)	Min.	Max.		
-	-	Email	Osteichthyes indet.	Dover station, Australie		Albien sup.	19.7	Bernard et al. (2010)	26.5	-	-		
-	-	Email	Elasmosauridae indet.	Dover station, Australie		Albien sup.	18.1	Bernard et al. (2010)				43	38
-	-	Email	Elasmosauridae indet.	Dover station, Australie		Albien sup.	18.3	Bernard et al. (2010)				42	37
									δ¹⁸O_p	Min.	Max.		
K- AMI1	-	Email + dentine	Amiiformes indet.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.3	Séon et al., (2020)	20.3	18.6	21.8		
K- AMI2	-	Email + dentine	Amiiformes indet.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.7	Séon et al., (2020)	Température océanique (°C)		-0.5		
K- AMI3	-	Email + dentine	Amiiformes indet.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	19.3	Séon et al., (2020)	Moy.	Min.	Max.		
K- AST1	-	Emailloïde	<i>Asteracanthus</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	21.1	Séon et al., (2020)	24	17	31		
K- AST2	-	Emailloïde	<i>Asteracanthus</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	18.6	Séon et al., (2020)					

K-AST3	-	Emailloïde	<i>Asteracanthus</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	19.2	Séon et al., (2020)
K-GYR1	-	Email + dentine	<i>Gyrodus cuvieiri</i>	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	19.9	Séon et al., (2020)
K-GYR2	-	Email + dentine	<i>Gyrodus cuvieiri</i>	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.5	Séon et al., (2020)
K-GYR3	-	Email + dentine	<i>Gyrodus cuvieiri</i>	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	19.6	Séon et al., (2020)
K-HYB1	-	Email + dentine	<i>Hybodus obtusus</i>	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.3	Séon et al., (2020)
K-HYB2	-	Email + dentine	<i>Hybodus obtusus</i>	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20	Séon et al., (2020)
K-HYB3	-	Email + dentine	<i>Hybodus obtusus</i>	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	19.8	Séon et al., (2020)
K-HYP1	-	Email + dentine	<i>Hypsocormus</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	21.8	Séon et al., (2020)
K-HYP2	-	Email + dentine	<i>Hypsocormus</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.9	Séon et al., (2020)
K-HYP3	-	Email + dentine	<i>Hypsocormus</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.7	Séon et al., (2020)
K-LEP1	-	Email + dentine	<i>Lepidotes</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.7	Séon et al., (2020)
K-LEP2	-	Email + dentine	<i>Lepidotes</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.3	Séon et al., (2020)
K-LEP3	-	Email + dentine	<i>Lepidotes</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.2	Séon et al., (2020)
K-PLA1	-	Email + dentine	<i>Planohybodus</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	21.3	Séon et al., (2020)
K-PLA2	-	Email + dentine	<i>Planohybodus</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	21.5	Séon et al., (2020)
K-PLA3	-	Email + dentine	<i>Planohybodus</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.3	Séon et al., (2020)

K-ICH1	-	Email + dentine	Ichthyosauridae indet.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	19.5	Séon et al., (2020)	36	32
K-ICH2	-	Email + dentine	Ichthyosauridae indet.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	19.4	Séon et al., (2020)	37	32
K-BRA1	-	Email	<i>Brachypterygius</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	19.5	Séon et al., (2020)	36	32
K-MT11	-	Email + dentine	Metriorhynchidae indet.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.5	Séon et al., (2020)	32	27
K-MT12	-	Email + dentine	Metriorhynchidae indet.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.3	Séon et al., (2020)	33	28
K-MT21	-	Email + dentine	Metriorhynchidae indet.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.9	Séon et al., (2020)	30	26
K-MT22	-	Email + dentine	Metriorhynchidae indet.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	19.9	Séon et al., (2020)	35	30
K-MPT1	-	Email + dentine	Metriorhynchidae indet.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	21	Séon et al., (2020)	30	25
K-MPT2	-	Email + dentine	Metriorhynchidae indet.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.3	Séon et al., (2020)	33	28
K-GEO1	-	Email + dentine	<i>Geosaurus</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20	Séon et al., (2020)	34	30
K-GEO2	-	Email + dentine	<i>Geosaurus</i> sp.	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20.2	Séon et al., (2020)	33	29
K-PLI	-	Email + dentine	<i>Pliosaurus kevani</i>	Smallmouth Sands, Angleterre	Lower Kimmeridge Clay	Kimméridgien	20	Séon et al., (2020)	34	30

									$\delta^{18}O_p$		
									Moy.	Min.	Max.
-	-	Ecaille	<i>Lepidotes</i> sp.	Westbury, Angleterre		Kimméridgien inf.	19.5	Bernard et al. (2010)	19.5	19.4	19.6
-	-	Ecaille	<i>Lepidotes</i> sp.	Westbury, Angleterre		Kimméridgien inf.	19.6	Bernard et al. (2010)	Température océanique (°C)		
-	-	Ecaille	<i>Lepidotes</i> sp.	Westbury, Angleterre		Kimméridgien inf.	19.4	Bernard et al. (2010)	Moy.	Min.	Max.
-	-	Ecaille	<i>Lepidotes</i> sp.	Westbury, Angleterre		Kimméridgien inf.	19.6	Bernard et al. (2010)	27	27	28

-	-	Email + dentine	cf. <i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Westbury, Angleterre		Kimméridgien inf.							
-	-	Email + dentine	cf. <i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Westbury, Angleterre		Kimméridgien inf.	20	Bernard et al. (2010)				34	30
-	-	Email + dentine	cf. <i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Westbury, Angleterre		Kimméridgien inf.	19.2	Bernard et al. (2010)				38	33
										δ¹⁸O_p			
										Moy.	Min.	Max.	
-	-	Email + dentine	<i>Sphenodus</i> sp.	Crussol, France		Oxfordien moyen	19.6	Bernard et al. (2010)		20.3	19.6	21.0	
-	-	Emailloïde	<i>Sphenodus</i> sp.	Crussol, France		Oxfordien moyen	21	Bernard et al. (2010)		Température océanique (°C)			
										Moy.	Min.	Max.	
											24	21	27
-	-	Email	Plesiosauria indet.	Crussol, France		Oxfordien moyen	19.1	Bernard et al. (2010)				38	34
										Température océanique (°C)			
										Moy.	Min.	Max.	
-	-	Email + dentine	Osteichthyes indet.	Bourgogne, France		Oxfordien inf.	21.1	Bernard et al. (2010)		20	-	-	
-	-	Email + dentine	Ichthyosauria indet.	Bourgogne, France		Oxfordien inf.	18.8	Bernard et al. (2010)				40	35
-	-	Email + dentine	Plesiosauria indet.	Bourgogne, France		Oxfordien inf.	19.3	Bernard et al. (2010)				37	33
										δ¹⁸O_p			
										Moy.	Min.	Max.	
O-HYB1	GLAHM 132848	Email + dentine	<i>Hybodus obtusus</i>	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.4	Séon et al., (2020)		20.1	18.6	21.3	
O-HYB2	GLAHM 132848	Email + dentine	<i>Hybodus obtusus</i>	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	21.3	Séon et al., (2020)		Température océanique (°C)			
O-HYB3	GLAHM 132848	Email + dentine	<i>Hybodus obtusus</i>	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.1	Séon et al., (2020)		Moy.	Min.	Max.	

O-HYB4	GLAHM 132848	Email + dentine	<i>Hybodus obtusus</i>	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	21	Séon et al., (2020)	25	19	31
O-HYB5	GLAHM 132848	Email + dentine	<i>Hybodus obtusus</i>	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	21	Séon et al., (2020)			
O-HYP1	GLAHM 132983	Emailloïde	<i>Hypsocormus</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.3	Séon et al., (2020)			
O-HYP2	GLAHM 132983	Emailloïde	<i>Hypsocormus</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	19.7	Séon et al., (2020)			
O-HYP3	GLAHM 132983	Emailloïde	<i>Hypsocormus</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.5	Séon et al., (2020)			
O-HYP4	GLAHM 132983	Email + dentine	<i>Hypsocormus</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.2	Séon et al., (2020)			
O-HYP5	GLAHM 132983	Emailloïde	<i>Hypsocormus</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.5	Séon et al., (2020)			
-	-	Arc branchiale	<i>Leedsichtys</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.1	Anderson et al. (1994)			
-	-	Os	<i>Lepidotes</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	19.9	Anderson et al. (1994)			
-	-	Ecaïlles	<i>Lepidotes</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	19.5	Anderson et al. (1994)			
-	-	Plaque dentaire	<i>Pachymylus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	19.5	Anderson et al. (1994)			
-	-	Email + dentine	<i>Asteracanthus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20	Anderson et al. (1994)			
-	-	Epine dorsale	<i>Hybodus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	19.2	Anderson et al. (1994)			
-	-	Cartilage	Hybodontidae indet.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	18.6	Anderson et al. (1994)			
O-MET1	GLAHM V1582	Email	<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	21.2	Séon et al., (2020)			29 24
O-MET2	GLAHM V1582	Email	<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.6	Séon et al., (2020)			31 27

O-MET3	GLAHM V1582	Email + dentine	<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.9	Séon et al., (2020)	30	26
O-MET4	GLAHM V1582	Email + dentine	<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.7	Séon et al., (2020)	31	27
O-MET5	GLAHM V1582	Email	<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20	Séon et al., (2020)	34	30
O-TYR1	GLAHM V1436	Email	<i>Tyrannoneustes</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	21.1	Séon et al., (2020)	29	25
O-TYR2	GLAHM V1436	Email	<i>Tyrannoneustes</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.4	Séon et al., (2020)	32	28
O-TYR3	GLAHM V1436	Email	<i>Tyrannoneustes</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	19.8	Séon et al., (2020)	35	31
O-TYR4	GLAHM V1436	Email	<i>Tyrannoneustes</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.4	Séon et al., (2020)	32	28
O-TYR5	GLAHM V1436	Email	<i>Tyrannoneustes</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	19.2	Séon et al., (2020)	38	33
-	-	Email + dentine	<i>Metriorhynchus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	18.6	Anderson et al. (1994)	40	36
O-OPH1	GLAHM V1002	Email	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	18.7	Séon et al., (2020)	40	36
O-OPH2	GLAHM V1002	Email	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	18.9	Séon et al., (2020)	39	35
O-OPH3	GLAHM V1002	Email + dentine	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	18.6	Séon et al., (2020)	40	36
O-OPH4	GLAHM V1002	Email	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	19	Séon et al., (2020)	39	34
-	-	Verèbre cervicale	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	18.2	Anderson et al. (1994)	42	38
-	-	Mandibule	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	16.9	Anderson et al. (1994)	48	44
-	-	Vertèbre thoracique	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	19.7	Anderson et al. (1994)	36	31

-	-	Element du membre	<i>Ophthalmosaurus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	19.7	Anderson et al. (1994)	36	31
O- PLE1	GLAHM V1434	Email	Plesiosauria indet.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	19.7	Séon et al., (2020)	36	31
O- PLE2	GLAHM V1434	Email	Plesiosauria indet.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	18.3	Séon et al., (2020)	42	37
O- PLE3	GLAHM V1434	Email	Plesiosauria indet.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20	Séon et al., (2020)	34	30
O- PLE4	GLAHM V1434	Email + dentine	Plesiosauria indet.	Peterborough, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.9	Séon et al., (2020)	30	26
-	-	Racine dentaire	<i>Liopleurodon</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	19.7	Anderson et al. (1994)	36	31
-	-	Email + dentine	<i>Cryptoclidus</i> sp.	Peterborough, Stewartby, Bletchley and Calvert, Angleterre	Oxford Clay	Callovien sup. - Oxfordien inf.	20.2	Anderson et al. (1994)	33	29

									$\delta^{18}\text{O}_p$		
									Moy.	Min.	Max.
P- PLA1	-	Email + dentine	<i>Planohybodus</i> sp.	Carrière “Les Lourdines”, Poitiers, France		Callovien moyen	19.8	Séon et al., (2020)	19.9	19.7	20.2
P- PLA2	-	Email + dentine	<i>Planohybodus</i> sp.	Carrière “Les Lourdines”, Poitiers, France		Callovien moyen	20.2	Séon et al., (2020)	Température océanique (°C)		
P- PLA3	-	Email + dentine	<i>Planohybodus</i> sp.	Carrière “Les Lourdines”, Poitiers, France		Callovien moyen	19.7	Séon et al., (2020)	Moy.	Min.	Max.
									26	24	27
P- MET1	-	Email	<i>Metriorhynchus</i> sp.	Carrière “Les Lourdines”, Poitiers, France		Callovien moyen	19.3	Séon et al., (2020)	37	33	
P- MET2	-	Email	<i>Metriorhynchus</i> sp.	Carrière “Les Lourdines”, Poitiers, France		Callovien moyen	19.6	Séon et al., (2020)	36	31	

									$\delta^{18}\text{O}_p$		
									Moy.	Min.	Max.
C-ISC1	-	Emailloïde	<i>Ischyodus</i> sp.	Falaises “Les vaches noires”, France	Marnes de Dives	Callovien	20.5	Séon et al., (2020)	20.8	20.4	21.2
C-ISC3	-	Emailloïde	<i>Ischyodus</i> sp.	Falaises “Les vaches noires”, France	Marnes de Dives	Callovien	20.9	Séon et al., (2020)	Température océanique (°C)		
C- PLA1	-	Email + dentine	<i>Planohybodus</i> sp.	Falaises “Les vaches noires”, France	Marnes de Dives	Callovien	21.1	Séon et al., (2020)	Moy.	Min.	Max.

C-PLA2	-	Email + dentine	<i>Planohyodus</i> sp.	Falaises “Les vaches noires”, France	Marnes de Dives	Callovien	21.2	Séon et al., (2020)	21	20	23		
C-PLA3	-	Email + dentine	<i>Planohyodus</i> sp.	Falaises “Les vaches noires”, France	Marnes de Dives	Callovien	20.4	Séon et al., (2020)					
C-MET1	-	Email	<i>Metriorhynchus</i> sp.	Falaises “Les vaches noires”, France	Marnes de Dives	Callovien	20.5	Séon et al., (2020)				32	27
C-MET2	-	Email	<i>Metriorhynchus</i> sp.	Falaises “Les vaches noires”, France	Marnes de Dives	Callovien	21.3	Séon et al., (2020)				28	24
C-MET3	-	Email	<i>Metriorhynchus</i> sp.	Falaises “Les vaches noires”, France	Marnes de Dives	Callovien	21.2	Séon et al., (2020)				29	24
C-MET4	-	Email	<i>Metriorhynchus</i> sp.	Falaises “Les vaches noires”, France	Marnes de Dives	Callovien	21	Séon et al., (2020)				30	25
C-MET5	-	Email	<i>Metriorhynchus</i> sp.	Falaises “Les vaches noires”, France	Marnes de Dives	Callovien	21.3	Séon et al., (2020)				28	24
C-LIO1	-	Email	cf. <i>Liopleurodon</i> sp.	Falaises “Les vaches noires”, France	Marnes de Dives	Callovien	20.6	Séon et al., (2020)				31	27
C-LIO2	-	Email	cf. <i>Liopleurodon</i> sp.	Falaises “Les vaches noires”, France	Marnes de Dives	Callovien	20.3	Séon et al., (2020)				33	28
									Température océanique (°C)				
									Moy.	Min.	Max.		
-	-	Emailloïde	<i>Hybodus</i> sp.	Sorel, France		Sinémurien inf.	19.7	Bernard et al. (2010)	26.5	-	-		
-	-	Email	Plesiosauria indet.	Sorel, France		Sinémurien inf.	18.8	Bernard et al. (2010)				40	35