Paléobiologie et paléoenvironnements au Miocène inférieur : apport des rongeurs aux corrélations inter-régionales en Afrique sub-saharienne

Laura Bento da Costa

▶ **To cite this version:**

Laura Bento da Costa. Paléobiologie et paléoenvironnements au Miocène inférieur : apport des rongeurs aux corrélations inter-régionales en Afrique sub-saharienne. Interfaces continentales, environnement. Sorbonne Université, 2020. Français. NNT : 2020SORUS182 . tel-03902490

HAL Id: tel-03902490
https://theses.hal.science/tel-03902490

Submitted on 16 Dec 2022

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.

Sorbonne Université

Ecole doctorale 398 – Géosciences, Ressources Naturelles et Environnement

UMR 7193 – Institut des Sciences de la Terre de Paris

UMR 7207 – Centre de Recherche en Paléontologie - Paris

Paléobiologie et paléoenvironnements au Miocène inférieur : Apport des rongeurs aux corrélations inter-régionales en Afrique sub-saharienne.

Par Laura Bento Da Costa

Thèse de doctorat interdisciplinaire en paléontologie et géochimie

Dirigée par Loïc Ségalen et Brigitte Senut

Présentée et soutenue publiquement le 15 Décembre 2020

Devant un jury composé de :

M. Pablo Pelaez-Campomanes	Senior Researcher - MNCN - CSIC	Rapporteur
M. Christophe Snoeck	Research Professor - Vrije Universiteit Brussel	Rapporteur
M. François Baudin	Professeur - Sorbonne Université	Examinateur
Mme Sophie Montuire	Directeur d'études EPHE - Université de Bourgogne	Examinatrice
M. Romain Amiot	Chargé de Recherche CNRS - UCB Lyon 1	Examinateur
M. Loïc Ségalen	Professeur - Sorbonne Université	Co-directeur
Mme Brigitte Senut	Professeur - Muséum National d'Histoire Naturelle	Co-directrice

“Let's suppose that you were able every night to dream any dream that you wanted to dream.

And that you could, for example, have the power within one night to dream 75 years of time.

Or any length of time you wanted to have.

And you would, naturally as you began on this adventure of dreams, you would fulfill all your wishes.

You would have every kind of pleasure you could conceive. And after several nights of 75 years of total pleasure each, you would say "Well, that was pretty great.

But now let's have a surprise. Let's have a dream which isn't under control.

Where something is gonna happen to me that I don't know what it's going to be.”

And you would dig that and come out of that and say "Wow, that was a close shave, wasn't it?"

And then you would get more and more adventurous, and you would make further and further out gambles as to what you would dream. And finally, you would dream ... where you are now.

You would dream the dream of living the life that you are actually living today.”

Alan Watts, (1915-1976)

Archives audio Out of your mind series, 2004

Remerciements

Et bien on y est, le temps des remerciements est arrivé, après 3 ans de thèse qui donnent l'impression que seulement 6 mois sont passés, et tous les souvenirs présents qui semblent remplir toute une vie. Je vous préviens, ces remerciements vont être longs, mais il y a tellement de personnes qui comptent que le nombre de pages importe peu.

Tout d'abord, je souhaite remercier le programme Interface Pour le Vivant et Sorbonne Université pour le financement de cette thèse. Je remercie aussi les laboratoires CR2P et ISTeP, ainsi que le MNHN et le CNRS de m'avoir permis de réaliser ces travaux.

Merci à Sylvie Leroy de m'avoir accueillie au sein de l'ISTeP, me permettant de faire mes analyses, de rencontrer des personnes géniales et même d'assister au repas de noël. Aussi, je vous remercie énormément pour le prolongement que vous avez proposé concernant la crise sanitaire, qui m'est actuellement d'une grande aide.

Je tiens à remercier Sylvie Crasquin pour toutes ces années au sein du laboratoire, pour son bon accueil, pour sa bienveillance, pour sa gestion, et aussi, ne l'oublions pas car c'est important, merci de m'avoir appris à faire du café filtre. Grâce à vous j'ai pu passer ces trois ans dans un couloir incroyable que je ne voulais pas quitter à la fin de mon master et bénévolat, car, comme vous me l'avez dit, « après tout, nous sommes comme une grande famille ».

Durant ces trois ans, j'ai eu la chance de pouvoir partir en mission de terrain en Ouganda et en Namibie grâce à différentes sources de financement et institutions que j'aimerais remercier : l'Uganda Palaeontology Expedition, l'Uganda Museum dont Rose Mwanja pour l'accueil chaleureux et l'accès et prêts des collections fossiles, Ezra Musiime, l'Uganda National Council for Science and Technology, le MEAE (Commission des Fouilles archéoogiques à l'Etranger), les Ambassades de France en Ouganda et en Namibie, le Geological Survey of Namibia, le National Council of Namibia, la NAMDEB pour l'accès à la zone interdite de la Sperrgebiet. Ces missions ont aussi été possibles grâce au Centre de Recherche en Paléontologie – Paris (CR2P), à l'Institut des Sciences de la Terre (ISTeP), au Collège de France (Yves Coppens), au Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), ainsi qu'au CNRS (missions de l'UMR 7207 (CR2P), GDR 183, PICS 1048, GDRI 193).

J'ai rencontré pendant ces missions des personnes incroyables, comme Sarah Musalizi et Jack Ssebuyungo, merci pour votre accueil et votre amitié. Merci aussi à Lazarus Kgasi et Nonny Vilakazi pour votre bel accueil et votre gentillesse. J'ai hâte de vous revoir et de retravailler bientôt avec vous !

Un soutien supplémentaire pour ces missions a été accordé par la Société des Amis du Museum ainsi que la Société Francophone de Primatologie. D'ailleurs à ce propos, promis les collègues de la SFDP, je ne vous oublie pas, je viendrai vous faire une présentation du tonnerre…!!

En plus de ces missions de terrain, j'ai eu la chance de partir étudier plusieurs collections de rongeurs actuels et fossiles : au Ditsong National Museum of Natural History (Afrique du Sud) (financement par la Mission Paléoanthropologique Franco-Sud-Africaine du MEAE). Merci à Teresa Kearney de m'avoir donné accès à ces collections ainsi que pour sa disponiblité. Merci à Violaine Nicolas pour l'accès aux collections du MNHN ainsi que pour sa disponibilité et réactivité. Merci à Emmanuel Gilissen pour l'accès aux collections du MRAC (Tervuren) et pour sa gentillesse et

disponiblité. Merci à Pip Brewer pour son accueil au sein du Natural History Museum (Londres) et de m'avoir donné accès aux collections fossiles du Kenya.

Merci beaucoup à Sophie Montuire, Romain Amiot et Loïc Villier pour leur écoute, leur aide et leurs conseils durant mes comités. Merci aussi aux deux rapporteurs de cette thèse Pablo Pelaez-Campomanes et Christophe Snoeck, ainsi qu'aux examinateurs Sophie Montuire, Romain Amiot et François Baudin. Merci d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Merci aux collègues qui m'ont aidé dans mes travaux : Alexandre Lethiers (je n'oublie pas votre boite de chocolats), Vincent Rommevaux pour les lames, Nathalie Labourdette qui m'a initiée à l'isotopie (ton regard compatissant pendant que je broyais mes echantillons m'a aidé à supporter cette routine), Amélie qui, accompagnée de Nathalie, m'ont appris à faire des micro pesées (qui n'ont rien de micro quand il s'agit d'user notre patience, mais on prend la main… !). Un très grand merci à Jérémie Bardin, sans qui je n'aurais pas pu réaliser mes analyses morphométriques (merci pour ta patience face à mes questions, ta manière de dompter R me laissera toujours admirative).

Merci aux gestionnaires administratifs pour l'aide apportée durant toute cette thèse : Angelina Bastos (CR2P), Eric Tourneur (CR2P), Suzy Colas (CR2P), Marie-José Queyroy (ISTeP), Sandrine Gay (ISTeP).

Je tiens particulièrement à remercier mes directeurs de thèse ainsi que tous ceux qui m'ont encadré durant ces dernières années :

Premièrement, mes remerciements vont à Loïc Ségalen. Vous avez fait le pari de m'encadrer pour cette thèse interdisciplinaire alors que je n'avais jamais été formée à la géochimie. Je sais que je n'ai pas été une étudiante facile (surtout lorsqu'on parle de moyennes et d'arrondis), merci pour votre calme. Merci pour votre écoute, votre aide, votre encadrement et vos conseils, et encore une fois, j'insiste, merci pour votre patience durant mes moments de doute. Merci de m'avoir fait découvrir le monde de la géochimie, j'y ai pris goût, et je ne compte pas m'arrêter à ces travaux !

Deuxièmement, mes remerciements vont à Brigitte Senut. Brigitte, j'ai tellement à dire, ces remerciements ne seront qu'un très court extrait des choses qui me viennent à l'esprit. Nous travaillons ensemble depuis mon stage de Master 1, et vous n'avez fait que renforcer mon intérêt pour la paléontologie. Vous m'avez permis de m'affirmer en tant que scientifique, de prendre confiance, d'enrichir mes capacités critiques et de vous contredire (et oui, et vous regrettez peut être vu les quelques conversations « houleuses » dans lesquelles nous avons fait preuve toutes les deux d'une patience extrême). Vous m'avez soutenue, bien au-delà de ce que je pouvais espérer, et vous m'avez permis d'évoluer dans une vision de la science que j'adore, non seulement dans ce qu'elle contient mais aussi dans la manière de l'utiliser. Merci, pour tout.

Troisièmement, merci à Dominique Gommery. Tout comme pour Brigitte, beaucoup de choses à dire, je vais essayer d'être courte. Tout d'abord, merci d'avoir répondu dans l'heure au mail désespéré d'une petite étudiante (moi) en recherche de stage de Master 1, cela m'a permis d'entrer dans cette aventure incroyable. Vous m'avez encadré durant mon master, conseillé durant ma thèse, soutenu, vous m'avez appris à développer mon sens critique, à prendre du recul. Vous m'avez permis de me construire en tant que chercheuse, et de développer mes compétences. Merci d'avoir été présent, dans la vie de laboratoire quotidienne, merci pour votre bonne humeur et votre bienveillance.

Quatrièmement, je remercie Martin Pickford pour son enseignement et son initiation au groupe des rongeurs. Merci pour tous tes conseils, ta patience, tes corrections. J'ai beaucoup appris grâce à nos conversations, et beaucoup ri grâce à ton humour britannique. J'ai pu évoluer en tant que chercheuse aussi grâce à toi, par les connaissances et les valeurs que tu transmets.

Enfin, je souhaiterais remercier Frank Senegas. Tu m'as encadré dans mon apprentissage des caractères dentaires chez les rongeurs, ce qui n'est pas une mince affaire… ! Merci pour ta bonne humeur, ton ouverture, ton humour que je dois « supporter » tous les jours au laboratoire. Tu fais partie de la liste des personnes qui font ce que je suis en tant que scientifique aujourd'hui (wouhou !!), merci à toi pour tes conseils et ta bienveillance.

A toutes ces personnes, j'espère pouvoir continuer à travailler encore longtemps avec vous, vous m'avez accueillie dans votre cercle scientifique, et j'en suis extrêmement honorée.

Pour finir, je souhaite remercier les personnes qui construisent mon environnement personnel et qui me permettent de me sentir bien :

Premièrement, il y a des personnes que l'on rencontre au cours de ses études, et qui deviennent un des piliers de notre construction personnelle. Merci à Isabelle Deregnaucourt, nous nous sommes connues en Master, avons commencé notre thèse ensemble, dans le même bureau, terminé notre thèse ensemble, rendu notre manuscrit quasiment en même temps, bref, nous avons fusionné dans le processus universitaire (hoho). Merci d'être là au quotidien, de m'écouter, de rire à mes blagues pourries, de me faire rire (je pense toujours à ta dernière blague en écrivant ces remerciements d'ailleurs). Tu fais partie de ceux qui ont fait que ces trois années de thèse ont été absolument incroyables. Il y a des personnes avec qui les liens se créent mais les chemins se séparent avec le temps, et d'autres où on sait que le chemin sera commun tout au long de notre aventure. Tu fais partie de cette deuxième catégorie, et je suis extrêmement chanceuse de pouvoir te compter parmi mes amis proches. Donc, avec toute mon admiration pour ce que tu accomplis, ta manière de prendre soin des personnes, ta manière d'évoluer, je voulais tout simplement te dire merci, merci d'être toi.

Ensuite, nous avons eu l'arrivée au cours de notre deuxième année de la dernière pièce du puzzle qui constitue le magnifique « Bureau des Belles Doctorantes » ou « Best bureau EVER ». Merci à Béatrice Below (toutouuuu loutoutou) pour ce que tu incarnes, tu fais aussi partie des personnes qui me sont chères et qui m'ont permis de passer des moments inoubliables. Merci pour ta bonne humeur, ton sourire perpétuel, ton humour (hehehe…), ta spontanéité et ta « mignonitude ».

Merci à Marine Fau et Marjorie Roscian de faire partie des personnes qui m'ont permis de m'épanouir durant cette thèse. Marine, alias « le détraqueur », pour les moments qu'on a partagé, qu'on partage et qu'on partagera. Merci d'être là, pour notre amitié, pour nos conversations, pour nos moments de folies et ce que tu m'apportes. Tu fais aussi partie du cercle fermé du Bureau des Belles Doctorantes, et je suis heureuse d'avoir partagé ces moments de bonheur avec toi. Marjo, merci pour ton amitié, et pour nos moments swing !! Merci pour les moments fous, les rires, les apprentissages crochet et tricot et les moments heureux.

Il y a des personnes que vous rencontrez au détour d'un verredredi, et avec qui vous créez des liens forts qui vous permettent d'avancer et d'indirectement faire en sorte que la thèse se passe bien. Merci à Laetitia Carrive, Nicolas Bekkouche et César-Frédéric Pianelli, vous faites partie des personnes que je considère comme pilier de mon environnement personnel. Vous avez fait en sorte de rendre cette

dernière année de thèse vraiment chouette et vous m'avez permis d'avancer non seulement professionnellement par vos conseils mais aussi personnellement. Merci pour nos moments, pour ceux passés et ceux à venir qui, je l'espère (et j'en suis sûre), seront nombreux.

Merci aux amis du master et thèse, Margot, Alexis, Loulou, Nathan, Garine pour tous ces moments, hâte d'en passer de nouveaux avec vous. Merci Louise S. pour ton amitié, et tes conseils sur ma partie locomotion !

Merci aux habitants du couloir du CR2P et particulièrement au CR2B : Jérémie, Lolo, Isabelle K., Isabelle R., Delphine, Paul C., Paul Z., Valou, Jorge… Vous êtes géniaux, merci de m'avoir accueillie dans votre monde, vous m'avez fait passer une thèse de folie et ce n'est que le début !

Merci aux collègues de l'ISTeP qui viennent squatter le CR2P, Laurent, Slah, Jojo, Sylvain, Julien, Damien, Thomas, Bruno, vous hantez le couloir à la recherche de café et de moments de convivialité, vous amenez cette dernière par la même occasion.

Merci aux amis proches que je connais depuis des années. Merci à Emmanuelle Nicolas et Olivier Beaurain, vous m'accompagnez durant ma vie et me soutenez dans la vie de tous les jours, je suis chanceuse de vous avoir. Merci à Alexandre Alixe pour le soutien, la patience et tout ce qu'il m'a apporté. Tu fais partie de ceux qui m'ont poussé à partir vers le choix de la paléontologie, et m'as apporté cette sérénité qui fait que j'ai pu me lancer dans cette aventure.

Enfin, merci à ma famille :

Tout d'abord ma mère, qui m'a permis de devenir ce que je suis maintenant, qui m'a construite, et qui m'a montré l'exemple de persévérance et de force que l'ont doit avoir pour pouvoir avancer. Merci pour tout ce qu'a mãe m'a apporté, et continue de m'apporter.

Ensuite, mes sœurs Ana et Sara. Ana, merci d'être là, de me soutenir, de me faire rire. Merci pour ces moments qui me rendent plus forte et apte à traverser les difficultés qu'on peut rencontrer aussi bien personellement que professionnellement. Merci de m'avoir rassurée dans mes moments de doute, et de m'écouter. Sara, merci à toi aussi d'avoir été présente et de m'avoir soutenue dans mes choix. Merci pour ta bienveillance et ton écoute. Merci à toutes les deux de faire partie des personnes qui font de moi ce que je suis maintenant.

Sommaire

Introduction générale 1

Partie I : Systématique des rongeurs du Miocène inférieur d'Ouganda et de Namibie 5

Chapitre 1 : Contexte et généralités 7
I. Présentation des sites d'étude 7
1. Les sites du Miocène inférieur d'Ouganda 7
2. Les sites du Miocène inférieur de Namibie 9
II. Historique des espèces étudiées : les rongeurs du Miocène inférieur 11

Chapitre 2 : Systématique des rongeurs miocènes 15
I. Description de l'espèce *Diamantomys luederitzi* Stromer, 1922 15
1. Description dentaire 15
2. Description des restes osseux 19
II. Description de l'espèce *Paranomalurus bishopi* Lavocat, 1973 29
1. Description dentaire 29
2. Description des restes osseux 34
III. Description dentaire de l'espèce *Paranomalurus walkeri* Lavocat, 1973 40
1. Description dentaire 41
2. Description des restes osseux 43
IV. Description de l'espèce *Nonanomalurus soniae* (Lavocat, 1973) 45
1. Description dentaire 45
2. Description des restes osseux 50
V. Description de l'espèce *Renefossor songhorensis* (Mein & Pickford, 2008) 51
1. Description dentaire 51
2. Description des restes osseux 53
VI. Description dentaire de l'espèce *Bathyergoides neotertiarius* (Stromer, 1923) 54

Chapitre 3 : Description d'un squelette partiel de *Bathyergoides neotertiarius* (Stromer, 1923) et implications comportementales 59

Partie II : Comportement locomoteur des espèces de rongeurs du Miocène inférieur d'Ouganda et de Namibie 113

Introduction 115

Chapitre 1 : Adaptations locomotrices chez l'espèce du Miocène inférieur *Diamantomys luederitzi* (Stromer, 1922) d'Ouganda (Napak) 120
I. Introduction 120
II. Materials and methods 121
1. Institutional abbreviations 121
2. Materials and methods 121
III. Results 133
1. Linear Discriminant Analyses based on measurements 133
2. Linear Discriminant Analyses and geometric morphometrics 137
3. Phylogenetic Flexible Discriminant Analyses and traditional morphometry 143
4. Phylogenetic Flexible Discriminant Analyses and geometric morphometrics 147
IV. Discussion 151
1. Discussion of the methods 151
2. Locomotor adaptations in extant and fossil species 153
V. Conclusions 158

Chapitre 2 : Prédiction du comportement locomoteur chez l'espèce *Bathyergoides neotertiarius* (Stromer, 1923) du Miocène inférieur de Namibie (Grillental, Langental). 160
I. Introduction 160
II. Materials and methods 161
1. Institutional abbreviations 161
2. Materials and methods 161
III. Results 167
1. Linear Discriminant Analysis based on measurements 167
2. Linear Discriminant Analyses and geometric morphometrics 174
3. Phylogenetic Flexible Discriminant Analyses and traditional morphometry 178
4. Phylogenetic Flexible Discriminant Analyses and geometric morphometrics 185
IV. Discussion 189
V. Conclusions 192

Chapitre 3 : Prédiction du comportement locomoteur chez les rongeurs anomaluroïdes *Paranomalurus bishopi* (Lavocat, 1973), *Paranomalurus walkeri* (Lavocat, 1973) et *Nonanomalurus soniae* (Lavocat, 1973) 194
I. Introdution 194
II. Materials and methods 195
1. Institutionnal abbreviations 195
2. Materials and methods 195
III. Results 202
1. Linear Discriminant Analysis based on measurements 202
2. Linear Discriminant Analysis and geometric morphometrics 209
3. Phylogenetic Flexible Discriminant Analyses and traditional morphometry 212
4. Phylogenetic Flexible Discriminant Analyses and geometric morphometrics 219
IV. Discussion 222
V. Conclusions 229

Conclusion 230

Partie III : Paléoenvironnements et comparaisons inter-régionales 235

Chapitre 1 : Généralités et introduction à la géochimie isotopique 237
I. Introduction générale 237
II. La structure de la dent chez les mammifères 239
1. Structure générale 239
2. L'émail dentaire 241
3. La dentine 245
4. Le cément 247
III. Les isotopes stables en domaine continental 248
1. Généralités 248
2. Les isotopes stables du carbone : les plantes actuelles 251
3. Les isotopes stables de l'oxygène : le $\delta^{18}O$ 253
IV. Matériel et méthodes des analyses géochimiques 255
1. Spécimens d'étude 255
2. Protocole d'étude des spécimens fossiles 256
3. Protocole d'étude des spécimens actuels 257
4. Analyse du signal isotopique des échantillons 258
5. Traitement des données 258
V. Etat de préservation et efficacité du traitement 260
1. Observations MEB et cartographie des éléments majeurs 261
2. Analyse de l'état de préservation de la bioapatite par IRTF 266

Chapitre 2 : Climats actuel et passé en Ouganda : Géochimie des rongeurs du Miocène inférieur de Napak 270
I. Le climat actuel en Ouganda : le cas de la plaine du Karamoja 270
1. Généralités 270
2. Climat actuel du Karamoja 270
3. Le rapport $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations : recherche d'un gradient Sud-Ouest/Nord-Est en Ouganda 272
II. Le rapport isotopique du carbone de l'émail dentaire des rongeurs du Miocène inférieur de Napak 283
1. Résultats des analyses isotopiques $\delta^{13}C$ 283
2. Interprétations paléoenvironnementales 287
III. Le rapport isotopique de l'oxygène de l'émail dentaire des rongeurs du Miocène inférieur de Napak 300
1. Résultats des analyses isotopiques en $\delta^{18}O$ 300
2. Interprétations paléoenvironnementales 303
IV. Conclusion 309

Chapitre 3 : Climats actuel et passé en Namibie : Géochimie des rongeurs du Miocène inférieur de la Sperrgebiet 311
I. Le climat actuel en Namibie : le cas du désert du Namib 311
1. Généralités 311
2. Le climat actuel du désert du Namib 313
II. Le rapport isotopique du carbone de l'émail dentaire des rongeurs du Miocène inférieur de la Sperrgebiet 316
1. Résultats des analyses isotopiques en $\delta^{13}C$ 316
2. Interprétations paléoenvironnementales 319
III. Le rapport isotopique de l'oxygène de l'émail dentaire des rongeurs du Miocène inférieur de la Sperrgebiet 324
1. Résultats des analyses isotopiques en $\delta^{18}O$ 324
2. Interprétations paléoenvironnementales 327
IV. Conclusion 331

Chapitre 4 : Comparaisons inter-régionales, conclusions et perspectives 333
I. Comparaisons inter-régionales en Afrique sub-saharienne 333
1. Résultats et significativité des comparaisons isotopiques 333
2. Faune et implications paléoenvironnementales 338
II. Conclusion et perspectives 340

Conclusion générale 343

Références 349

Annexe 1 : Nomenclatures dentaires 369

Annexe 2 : Liste des spécimens actuels et fossiles utilisés (Systématique et analyses morphométriques) 373

Annexe 3 : tests de répétabilité 382

Annexe 4 : Poids des échantillons et perte liée au traitement 384

Annexe 5 : Rapports isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ des rongeurs fossiles et des plantes ingérées 388

Annexe 6 : Rapports isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ des rongeurs actuels 391

Annexe 7 : Valeurs des plantes actuelles d'Afrique subsaharienne (Roche, 2012) 392

Annexe 8 : Valeurs isotopiques en $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations actuelles (WISER). 401

Annexe 9 : Valeurs isotopiques du $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ des grands mammifères du Miocène inférieur d'Ouganda et de Namibie (Roche, 2012) 405

Annexe 10 : Spectres infrarouges (IRTF, ATR Diamant) réalisés sur les spécimens de rongeurs actuels et fossiles. 407

Liste des figures 409

Liste des tableaux 424

Introduction générale

Au cours du Néogène, des fluctuations climatiques ont eu lieu en Afrique, induisant de nombreux changements environnementaux. Ces variations ont impacté non seulement la flore mais aussi la faune, engendrant des adaptations morphologiques variées répondant à des environnement hétérogènes (Bonnefille, 1984 ; Cerling, 1992 ; Bonnefille, 1995 ; Zachos *et al*., 2001 ; Pickford et Senut, 2003 ; Senut *et al*., 2009 ; Senut *et al*., 2010). Ainsi, les rongeurs constituent un groupe aux modes de vie diversifiés qui présentent un intérêt certain pour reconstituer les paléoenvironnements (Van Dam, 1997 ; Winkler, 1997 ; Winkler, 2002 ; Grimes *et al*., 2008 ; Jeffrey *et al*., 2015 ; Royer *et al*., 2013). Cette diversité associée à un milieu de vie restreint dû à leur petite taille fait d'eux d'excellents indicateurs d'environnements locaux, essentiels pour la compréhension de l'évolution des paysages au cours du temps (Andrews, 1990). Depuis les années 1985, des expéditions régulières ont été menées dans les niveaux Miocène inférieur d'Ouganda (Uganda Palaeontology Expedition) et de Namibie (Namibia Palaeontology Expedition), qui ont livré d'abondants restes fossiles appartenant à une faune très variée (programmes de l'UMR 7207-CR2P en association avec l'UMR 7193-ISTeP). Bien que de nombreuses études aient été réalisées sur plusieurs groupes tels que les gastéropodes, les primates, les tragulidae, les proboscidiens ou encore les carnivores, peu de travaux ont été consacrés aux rongeurs, d'où l'intérêt de cette étude. Pour les espèces du Miocène inférieur d'Afrique Orientale, les dernières descriptions ont été réalisées par René Lavocat en 1973, en majorité sur le matériel kenyan et quelques pièces ougandaises. Pour celles du Miocène inférieur de Namibie, bien que les micromammifères soient très abondants, peu ont été étudiés en dehors des travaux de Stromer (1926) et de la Namibia Palaeontology Expedition (Senut, 1997 ; Pickford, 2000 ; Mein & Senut, 2003 ; Mein et Pickford, 2003, 2008, Pickford et Senut, 2003 ; Senut, 2016). Il s'avère donc nécessaire de reprendre l'étude du groupe pour enrichir les connaissances anatomiques, systématiques et écologiques des taxons récoltés dans les sites miocènes d'Afrique australe et orientale. Pour cette étude, les localités qui permettent d'illustrer au mieux les variations au sein des deux régions et entre elles, ont été retenues: Napak en Ouganda et Grillental, Langental, Elisabethfeld en Namibie. Ces sites renferment des familles communes, avec des taxons de

grande taille semblables ou proches : certaines sont bien représentées comme les Diamantomyidae (*Diamantomys luederitzi*), les Bathyergidae (*Bathyergoides neotertiarius*) et les Renefossoridae (*Renefossor songhorensis*). Par ailleurs, de nombreux rongeurs anomaluroïdes sont présents dans les sites ougandais (*Paranomalurus bishopi*, *Paranomalurus walkeri*, *Nonanomalurus soniae*), mais absents des namibiens soulignant une différence faunique et probablement d'environnement entre les deux régions d'Afrique subsaharienne. Ces quatres groupes présentent des comportements locomoteurs variés, supposés adaptés à modes de vie variés: terrestres, arboricoles planeurs, arboricoles non planeurs et fouisseurs. Ainsi, il est intéressant de mettre en évidence leurs adaptations locomotrices, reflétées dans les morphologies crâniodentaire et postcrânienne afin de reconstituer leur milieu de vie. Pour compléter ces données, plusieurs approches ont été développées, notamment l'approche biogéochimique (isotopique), aujourd'hui largement appliquée à de nombreux sites africains mio-pliocènes pour mieux comprendre les paléoenvironnements d'Afrique orientale. Celle-ci n'avait jamais été appliquée aux rongeurs des sites du Miocène inférieur étudiés ici, les précédentes analyses étant essentiellement centrées sur les grands mammifères (Roche, 2012). Ainsi, l'utilisation des isotopes stables de l'oxygène et du carbone chez les groupes présents dans les localités miocènes ougandaises et namibiennes permettrait une reconstitution paléoenvironnementale à l'échelle locale, complétant les données déjà recueillies chez les grands mammifères des mêmes sites. L'étude de la faune des différents sites permettra des comparaisons inter-régionales, que ce soit au niveau faunique, et donc systématique et locomoteur, mais aussi paléoenvironnemental grâce à l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'oxygène. Ainsi, l'approche complémentaire de deux champs disciplinaires, la paléontologie et la biogéochimie, s'intègre parfaitement au cadre d'un projet « Interface Pour le Vivant ».

Afin de comprendre le paléoenvironnement et la faune du Miocène inférieur d'Afrique australe et orientale, cette thèse est divisée en trois parties, permettant d'enrichir les connaissances systématiques, écologiques et paléoenvironnementales.

La première partie est consacrée à la description crâniodentaire et postcrânienne des espèces d'intérêt du Miocène inférieur de Napak (Ouganda) et de Grillental, Langental et Elisabethfeld (Namibie). Premièrement, majoritairement basée sur des spécimens kenyans, l'espèce *Diamantomys luederitzi* a été décrite de manière détaillée par Lavocat (1973).

Cependant, il est nécessaire d'actualiser ces descriptions grâce aux nouvelles nomenclatures. L'apport de nouveau matériel des localités ougandaises et namibiennes permet de mettre en évidence la variabilité chez cette espèce, soulevant des questionnements nomenclaturaux et taxonomiques. De même, les descriptions des rongeurs anomaluroïdes *Paranomalurus bishopi* et *Paranomalurus walkeri* ont été enrichies par l'apport de nouveaux spécimens ougandais tels que les fémurs et humérus distaux, permettant de compléter en plus d'actualiser les données déjà récoltées (Lavocat, 1973). Les restes dentaires sont décrits en détail, soulignant des variations interspécifiques propres au genre *Paranomalurus*. Il en est de même pour l'espèce *Nonanomalurus soniae*, dont les descriptions dentaires ont été réalisées. Enfin, les espèces *Renefossor songhorensis* et *Bathyergoides neotertiarius* ont été étudiées, partageant une morphologie dentaire proche. Le squelette partiel de l'espèce namibienne *Bathyergoides neotertiarius* a été décrit pour la première fois, permettant de réaliser des comparaisons avec les espèces fouisseuses actuelles.

La deuxième partie est focalisée sur l'étude du répertoire locomoteur des espèces décrites en première partie, à l'exception de *Renefossor songhorensis*, le matériel disponible n'étant pas suffisamment préservé. Les prédictions locomotrices sont réalisées à partir du crâne, de l'humérus, de l'ulna ainsi que du fémur, permettant de souligner les adaptations morphologiques liées à des modes de vie précis. La catégorisation de la locomotion des espèces fossiles est réalisée par le biais d'analyses discriminantes établissant des référentiels à partir des espèces actuelles, modèles dans lesquels les spécimens miocènes seront positionnés.

La troisième et dernière partie concerne l'étude des rapports isotopiques en $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ de l'émail dentaire des rongeurs miocènes à des fins d'étude paléoenvironnementale. Les analyses portent sur les groupements carbonates de la bioapatite, permettant de mettre en évidence le type de végétation consommée par les rongeurs du Miocène inférieur ($\delta^{13}C$) ainsi que des conditions climatiques de l'époque ($\delta^{18}O$) reflétées par les eaux de boissons ingérées provenant des eaux météoriques et foliaires. Cette étude permet ainsi la comparaison entre les deux régions au Miocène inférieur, les données recueillies dans les parties précédentes complétant les interprétations paléoenvironnementales apportées par la géochimie. Ainsi, la mise en parallèle des informations paléontologiques et géochimiques nous permettrons de conclure sur les milieux du Miocène inférieur d'Ouganda et de Namibie.

Partie I

Systématique des rongeurs du Miocène inférieur d'Ouganda et de Namibie

Chapitre 1 : Contexte et généralités

I. Présentation des sites d'étude

1. Les sites du Miocène inférieur d'Ouganda

Les sites fossilifères de Napak se situent au Nord-Est de l'Ouganda, dans la province du Karamoja (figures I.1.1 et I.1.2). Les localités étudiées sont Napak IV, V, XV, XXX et XXXI, réparties dans deux niveaux stratigraphiques : le Membre inférieur d'Iriri (Napak XXX et XXXI), et le Membre supérieur de Napak où se situent Napak IV, V et XV (Pickford *et al.* 1986 ; Senut, 2017, rapport non publié).

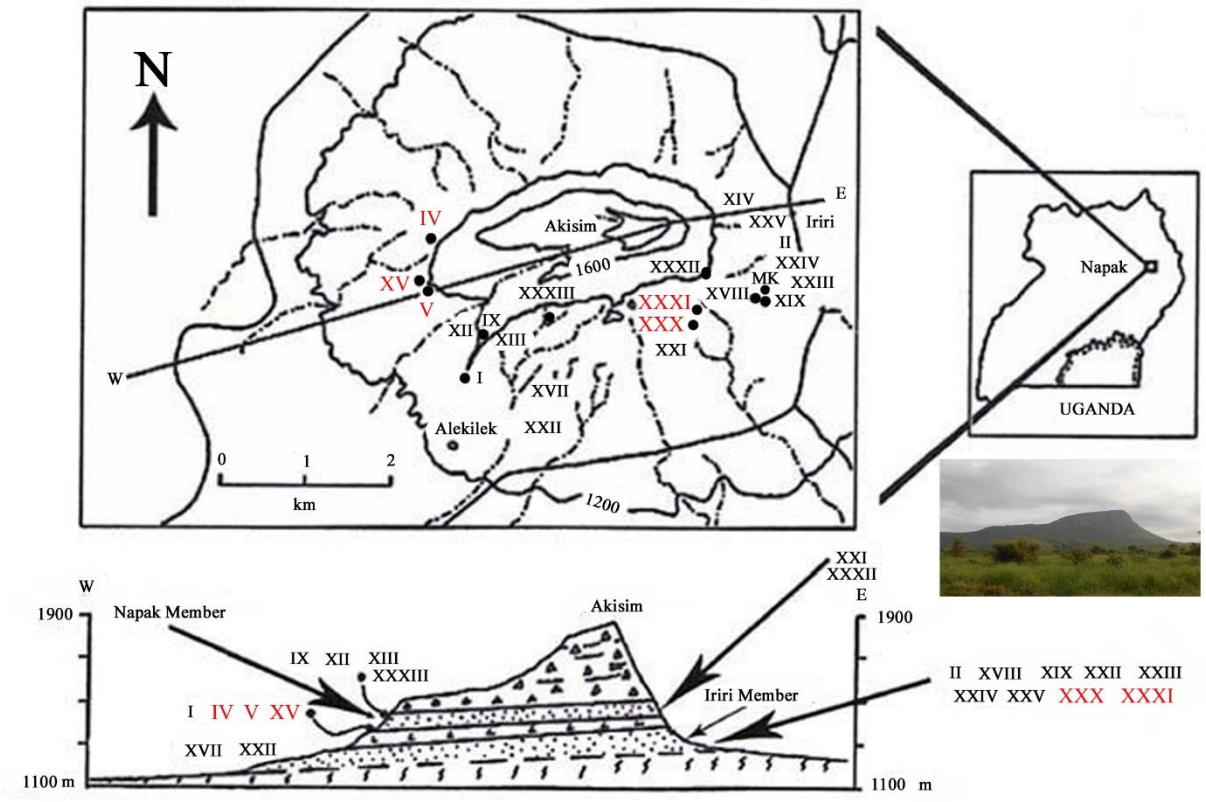


Figure I.1.1 : Carte topographique et coupe stratigraphique du Mont Akisim et présentation des sites étudiés signalés en rouge (d'après Pickford *et al.,* 2020).

Les gisements sont situés sur les flancs du mont Akisim, un témoin du volcan éteint de Napak, un édifice de 40 km de diamètre, sur lequel 34 sites fossilifères ont été recensés jusqu'aujourd'hui (figure I.1.1). Les dépôts volcano-sédimentaires associés sont de type

carbonatite/néphélinite, se présentant comme une succession de niveaux cinéritiques grisâtres, dans lesquels les restes fossiles sont bien préservés, intercalés de laves ayant permis la définition des différents niveaux.

Figure I.1.2 : Présentation des sites d'intérêt. A – Napak IV, B – Napak V, C- Napak XV, D- Napak XXX, E – Napak XXXI.

L'âge Miocène inférieur des sites a été établi par les méthodes de datations au K-Ar, le Membre d'Iriri est daté de 20,5 millions d'années, celui de Napak entre 19 et 20,5 millions d'années (Bishop *et al*., 1969 ; Pickford *et al*., 2020) (figure I.1.3). Le Membre d'Iriri est formé de dépôts fluvio-lacustres (Pickford *et al.*, 1986), dans lesquels des restes de crocodiliens, de tortues eau douce et de mollusques sont abondants (Senut, 2017 rapport non publié). Certains assemblages de fossiles, concentrés par les eaux, renferment des squelettes articulés et/ou partiels. Le Membre de Napak, d'une autre part, est composé de dépôts subaériens, contenant des paléosols où les fossiles sont rarement en connexion (Pickford *et al.*, 1981). Les gisements est-ougandais ont livré une riche faune au cours des expéditions organisées depuis les années 1980, témoignant d'une grande diversité taxonomique au Miocène inférieur. Les faunes des deux membres appartiennent à l'assemblage faunique PI (Miocène inférieur) établi par Pickford (1986) pour les dépôts est-africains.

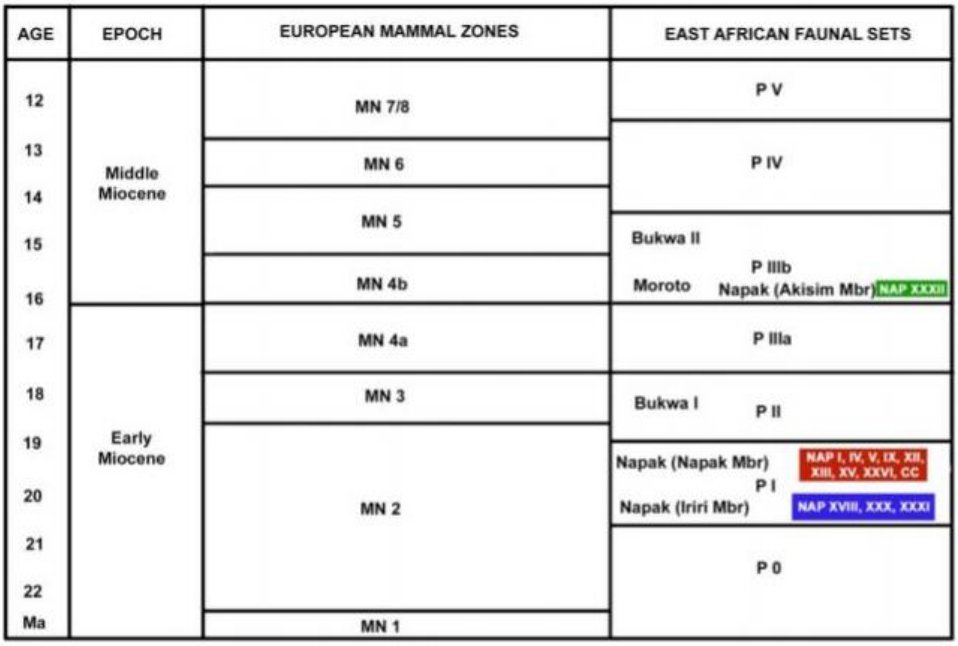


Figure I.1.3: Biostratigraphie des sites miocènes de Napak (Pickford *et al*., 2020).

2. Les sites du Miocène inférieur de Namibie

Les localités de Langental, Grillental et Elisabethfeld se situent dans la partie Nord de la Sperrgebiet (zone interdite diamantifère) au sein du désert du Namib en Namibie (Pickford et Senut, 2000) (figures I.1.4 et I.1.5). Ces gisements, formés dans un contexte de plaine d'inondation, sont composés de dépôts fluviatiles (Pickford et Senut, 2000).

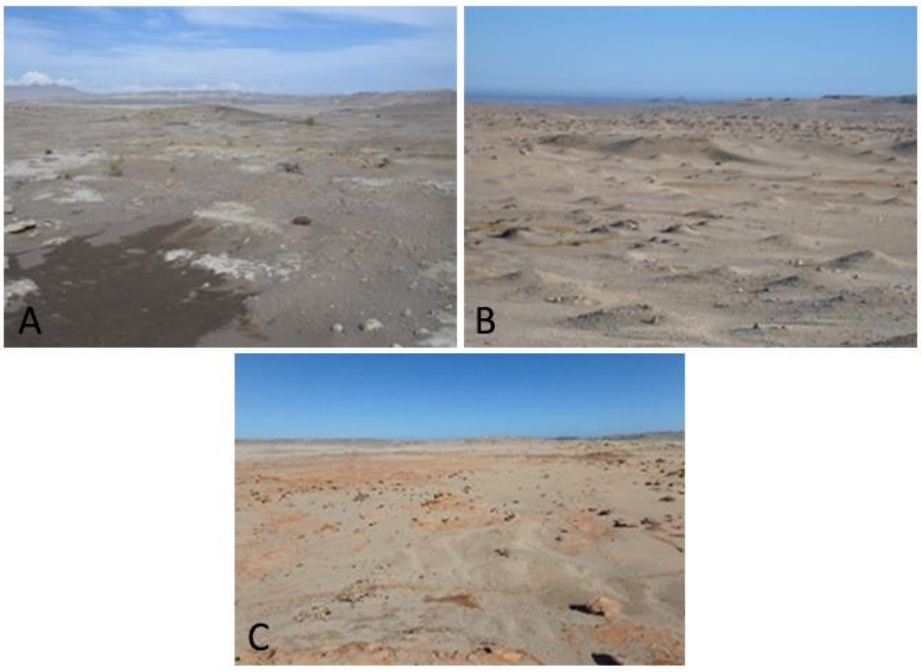


Figure I.1.4 : Présentation des sites namibiens d'intérêt. A – Grillental, B – Langental, C – Elisabethfeld.

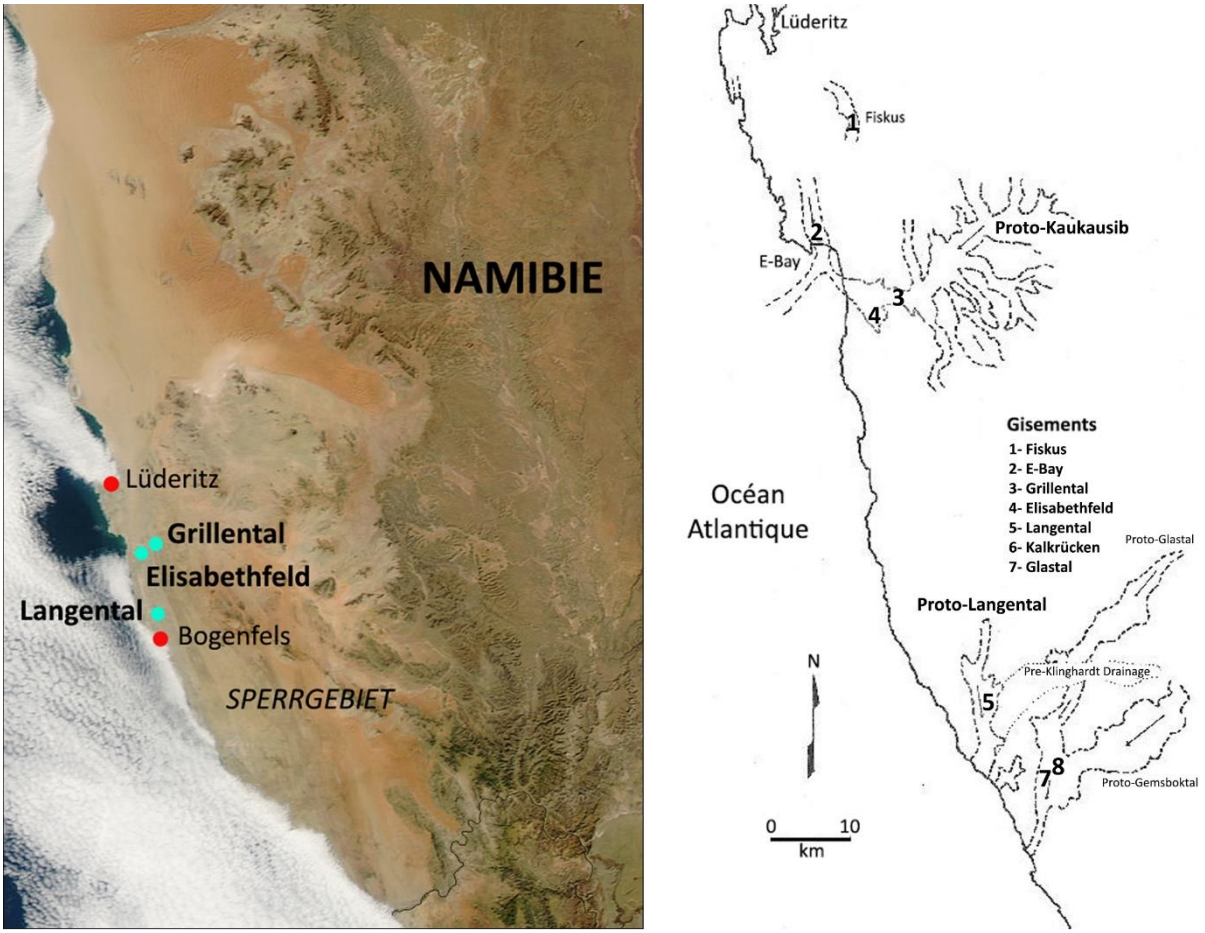


Figure I.1.5 : Localisation des sites du Miocène inférieur de la Sperrgebiet (Namibie) (modifié d'après Pickford et Senut, 2000).

Les localités de Grillental et Elisabethfeld sont situées dans le bassin du fleuve Proto-Kaukausib (Pickford et Senut, 2000). Les dépôts fossilifères du site d'Elisabethfeld sont essentiellement constitués de limons rouges, de calcaires impurs et de niveaux de travertins. Le site de Grillental présente des sédiments constitués d'argiles vertes surmontant le socle, délimités au sommet par des sables fluviatiles à grains grossiers. A l'ouest de ce site se situe un large plateau de travertins et d'éolianites intercalés (Pickford, 2008).

La localité de Langental se situe dans le bassin du fleuve Proto-Langental (Pickford et Senut, 2000). Les sédiments sont constitués de marnes vertes à marrons et de grès à gros grains de quartz. Deux niveaux principaux sont reconnus, contenant des nodules de calcaire d'origine pédogénique. La présence de la faune aquatique suggère qu'une partie du dépôt est fluviale, mais la plupart consistent en des paléosols ; en outre, des nodules calcaires indiquent des dépôts subaériens sujets à la pédogénèse (Pickford, 2008).

L'âge de ces sites est estimé entre 20 et 19 millions d'années (Miocène inférieur) par corrélation biostratigraphique avec la faune est-africaine ; ils correspondent à la biozone à mammifères « PI » (Pickford, 1981 ; Pickford et Senut, 2000) (figure I.1.6).

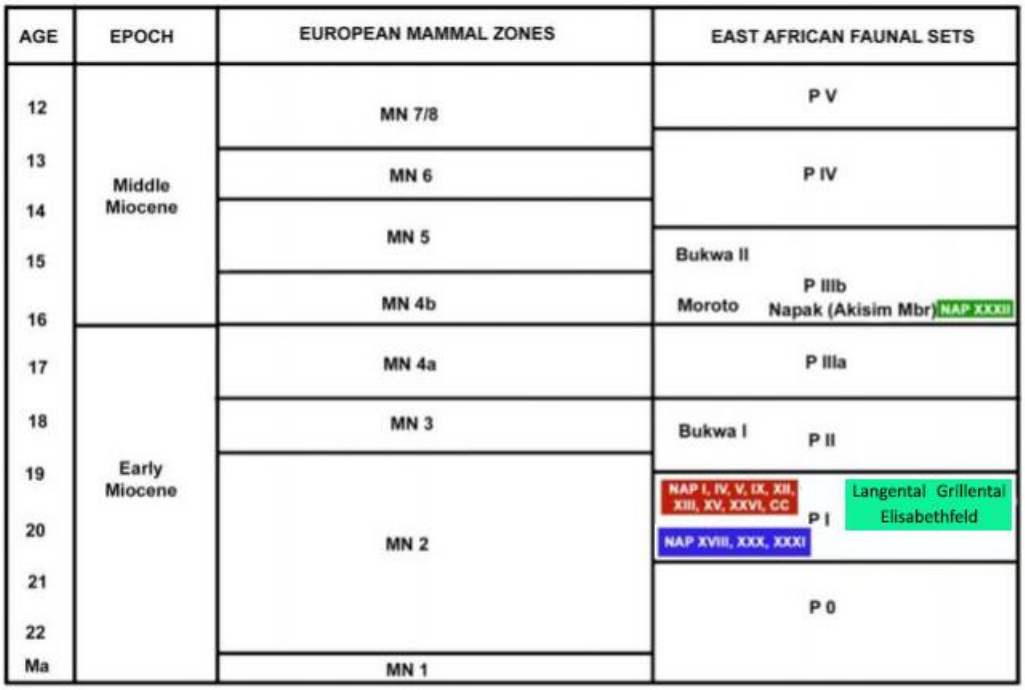


Figure I.1.6 : Biostratigraphie des sites du Miocène inférieur ougandais et namibien (modifiée d'après Pickford *et al*., 2020).

II. Historique des espèces étudiées : les rongeurs du Miocène inférieur

Ce projet est focalisé sur l'étude de cinq familles de rongeurs retrouvées dans les localités du Miocène inférieur d'Ouganda et/ou de Namibie : les Bathyergidae, les Renefossoridae, les Diamantomyidae, les Anomaluridae et les Nonanomaluridae.

Actuellement représentés par les rats-taupes, les Bathyergidae se caractérisent par leur mode de vie fouisseur et souterrain. Ce dernier est reflété par une morphologie robuste du crâne et de la mandibule, ainsi que par de larges incisives massives leur servant à creuser leurs terriers (Stuart et Stuart, 2015). Cette famille est représentée à la fois dans les localités namibiennes et ougandaises, où sont reconnues les espèces *Bathyergoides neotertiarius* Stromer, 1923 et anciennement *Renefossor songhorensis* Mein et Pickford, 2008 (figure I.1.7). Initialement considérés comme appartenant à la même espèce (*Bathyergoides neotertiarius*) sur la base de leurs caractères dentaires (Lavocat, 1973), les spécimens ougandais ont été attribués à la famille nouvelle des Renefossoridae ainsi qu'au genre nouveau et àla nouvelle

espèce *Renefossor songhorensis* après la découverte de restes crâniens et mandibulaires montrant une morphologie très différente de celle des fossiles namibiens (Mein et Pickford, 2008). Ainsi, l'espèce *Bathyergoides neotertiarius* n'est représentée que dans les localités namibiennes, tandis que *Renefossor songhorensis* n'est retrouvée qu'en Afrique de l'Est.

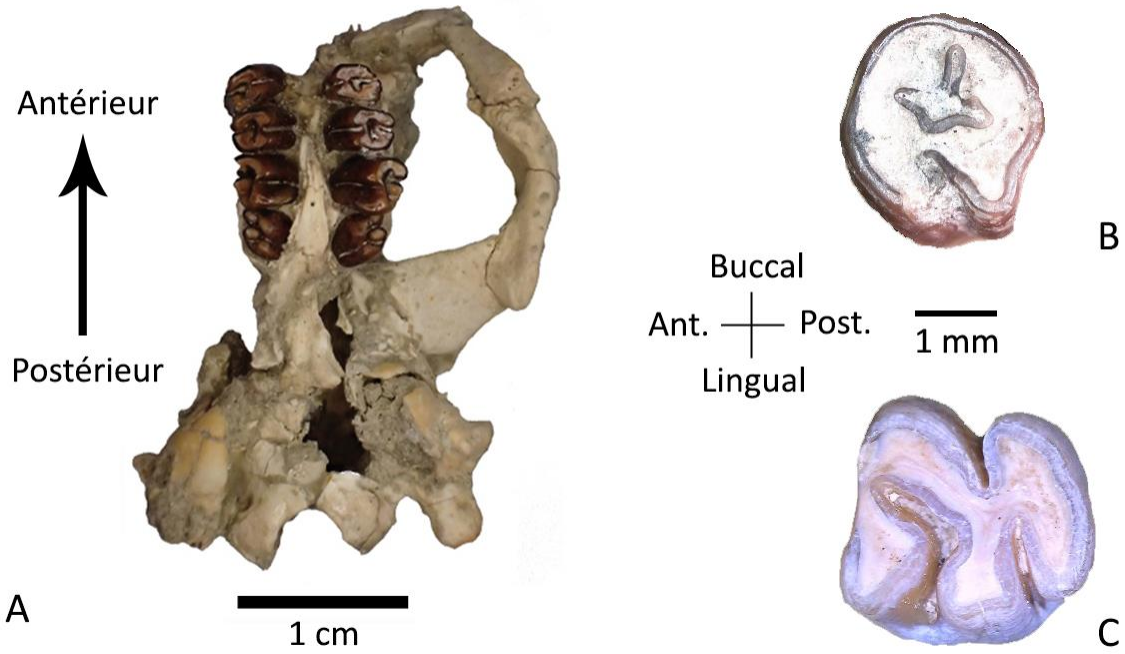


Figure I.1.7 : A – Vue occlusale d'un crâne de *Bathyergoides neotertiarius* (GT 50'06). B - Molaire supérieure *Renefossor songhorensis* (NAP IV 127'13). C - Molaire inférieure gauche de *Renefossor songhorensis* (NAP XV 300'08). Légende : Ant. = Antérieur, Post. = Postérieur.

Une deuxième famille, les Diamantomyidae, est signalée à la fois dans les localités namibiennes et ougandaises ; elle y est représentée par la même espèce *Diamantomys luederitzi* Stromer, 1922 (figure I.1.8), reconnue pour la première fois en Namibie, dans les niveaux diamantifères de la Sperrgebiet (Stromer, 1922). Puis, de nombreux restes en ont été décrits ultérieurement dans des localités ougandaises et kenyanes, notamment par René Lavocat (1973). Connu par une espèce dans les localités namibiennes (*Diamantomys luederitzi*), le genre *Diamantomys* Stromer, 1922 a été divisé en trois espèces distinctes différant essentiellement par leur taille mais possédant une morphologie dentaire similaire : *Diamantomys morotoensis* (la plus grande, mais aussi la plus jeune), *Diamantomys ugandensis* (la plus petite) et *Diamantomys luederitzi* de taille intermédiaire (Pickford et Mein, 2006). Aujourd'hui éteinte, cette famille est rapprochée des Thryonomyidae actuels (rats des

roseaux) sur la morphologie dentaire (Lavocat, 1973) et représentée par deux espèces : *Thryonomys swinderianus* (le grand aulacode) et *Thryonomys gregorianus* (le petit aulacode). Les rats des roseaux sont essentiellement terrestres, vivant à proximité de points d'eau douce ou situés au sein de marécages et zones inondables (Stuart et Stuart, 2015).

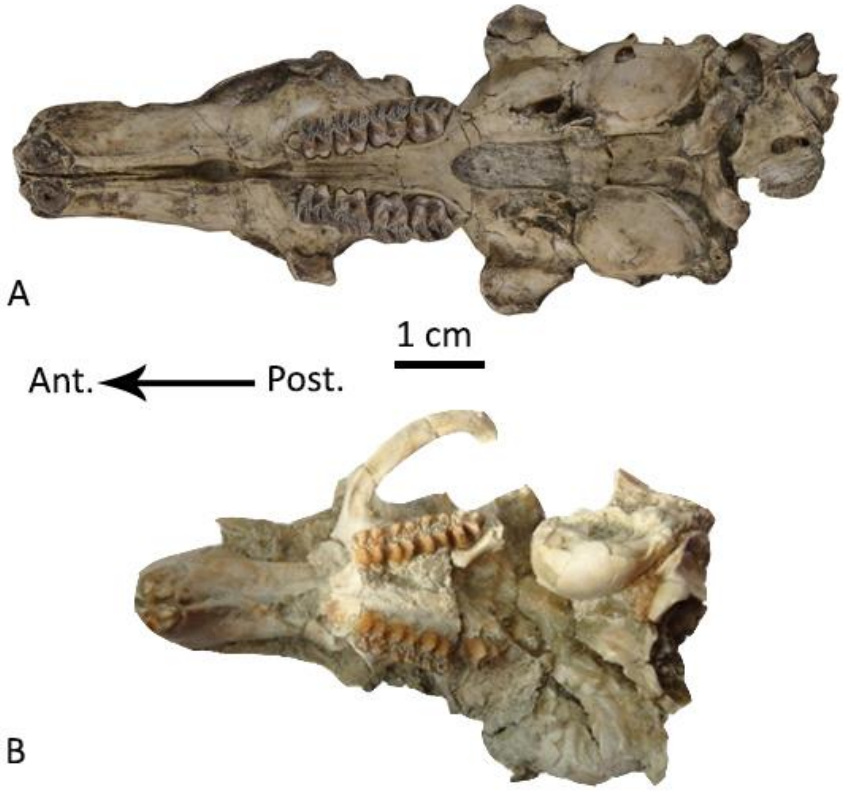


Figure I.1.8 : Vues occlusales de crânes de *Diamantomys luederitzi*. A - NAP XV 268'08 de Napak XV (Ouganda), B - GT 15'17 de Grillental (Namibie). Légende : Ant. = Antérieur, Post. = Postérieur.

Le dernier groupe est représenté par les rongeurs anomaluroïdes, divisés en deux familles : les Anomaluridae et les Nonanomaluridae (figure I.1.9). Ce groupe n'est présent que dans les localités ougandaises, jamais recensé dans les sites namibiens. Selon Lavocat 1973, trois espèces fossiles de la famille des Anomaluridae sont connues en Afrique orientale : *Paranomalurus bishopi*, *Paranomalurus soniae* et *Paranomalurus walkeri*. Ces espèces ont été identifiées sur la base de restes crâniodentaires et mandibulaires. La découverte d'un squelette partiel en connexion avec le crâne et la mandibule du spécimen dans le site de Napak XV a permis de placer l'espèce *Paranomalurus soniae* dans une nouvelle famille, les Nonanomaluridae, pour laquelle un nouveau genre a été créé : *Nonanomalurus*. Ainsi, l'espèce *Paranomalurus soniae* a été renommée *Nonanomalurus soniae* (Pickford *et al*., 2013),

sur la base de caractères crâniens, mandibulaires et postcrâniens différant de ceux genre *Paranomalurus*.

Les rongeurs anomaluroïdes sont toujours vivants actuellement et représentés par les Anomaluridae (anomalures africains), et les genres *Anomalurus* et *Idiurus*. Les espèces appartenant à ces deux genres sont arboricoles planeuses, vivant dans les environnements forestiers à canopée fermée (Stuart et Stuart, 2015). Une autre espèce a été rapprochée de la famille des Anomaluridae et initialement incluse dans cette dernière : *Zenkerella insignis*, appelée communément anomalure aptère. Comme son nom vernaculaire l'indique, cette espèce est arboricole mais ne possède aucune adaptation au vol plané.

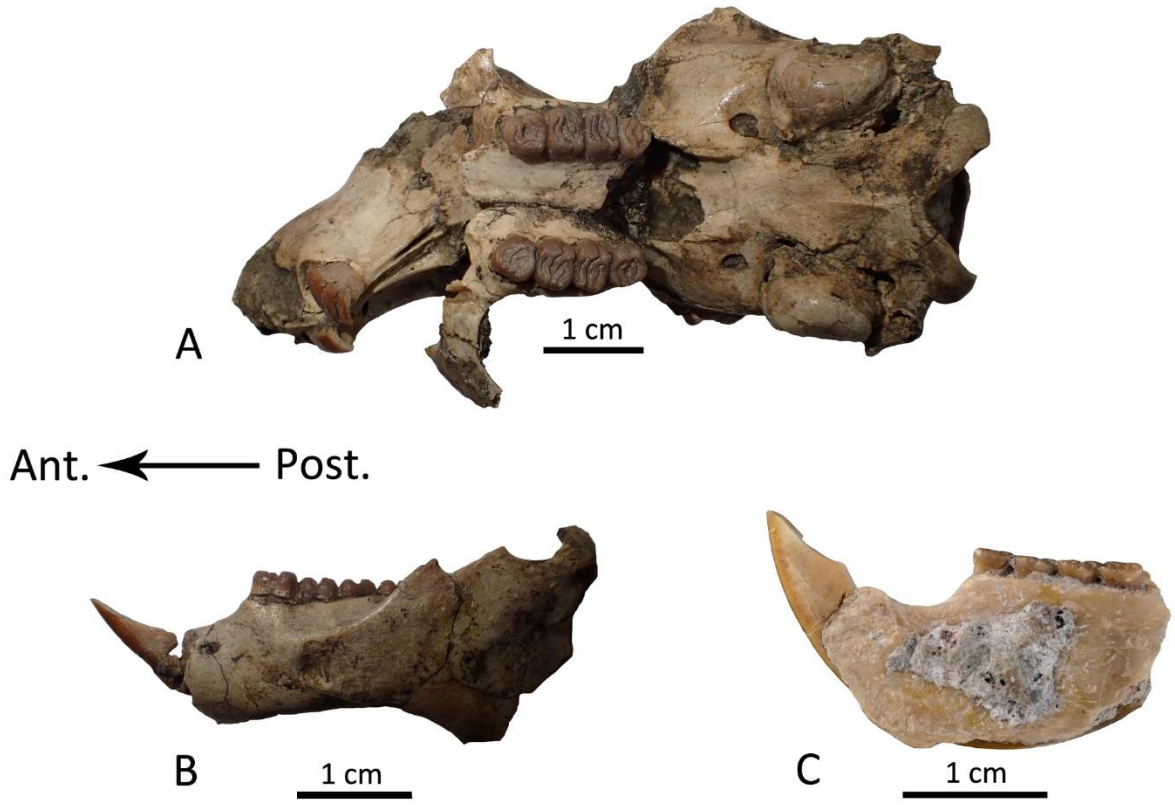


Figure I.1.9 : Rongeurs anomaluroïdes retrouvés à Napak. A - NAP XV 170'07, crâne de *Nonanomalurus soniae* (vue occlusale). B - NAP XV 170'07 : hémimandibule gauche de *Nonanomalurus soniae* appartenant au crâne NAP XV 170'07 (vue latérale). C - NAP XV 98'15, hémimandibule gauche de *Paranomalurus bishopi* (vue latérale). Légende : Ant. = Antérieur, Post. = Postérieur.

Chapitre 2 : Systématique des rongeurs miocènes

Un premier travail a été de réaliser la description détaillée des espèces étudiées. Basées essentiellement sur les caractères dentaires (Lavocat, 1973 ; Mein et Pickford, 2008 ; Pickford et Mein, 2006 ; Stromer, 1923), peu de descriptions ont permis d'en identifier les restes postcrâniens (Lavocat, 1973, Pickford *et al*., 2013). L'étude des nouveaux restes permet donc de combler cette lacune et d'appréhender plus précisément le mode de vie de ces espèces disparues.

Plusieurs nomenclatures ont été utilisées pour ces descriptions. En ce qui concerne les caractères dentaires, les nomenclatures de Wood et Wilson (1936) et Bento Da Costa *et al*. (2019) modifiée d'après Marivaux *et al*. (2005) ont été utilisées pour les Diamantomyidae, Nonanomaluridae et Anomaluridae, tandis que la nomenclature de Gomes Rodrigues et Sumbera (2015) modifiée d'après Mein et Pickford (2008) a été utilisée pour les Bathyergidae et Renefossoridae. Les différentes nomenclatures utilisées sont présentées en annexe 1.

Les descriptions crâniennes et postcrâniennes suivent les nomenclatures de Grassé et Gabe (1967) et Kahle *et al.* (1992).

I. Description de l'espèce *Diamantomys luederitzi* Stromer, 1922

Diagnose : *Diamantomyinae à dents brachy-hypsodontes, sans cément ; grande taille.*

1. Description dentaire

Formule dentaire **:** 1.0.1-2.3/1.0.1.3

Matériel attribué : NAP IV 64, NAP IV 88'05, NAP IV 26'07, NAP IV 46'07, NAP IV 105'09, NAP IV 181'11, NAP IV 45'12, NAP IV 181'12, NAP IV 56'13, NAP IV 70'14, NAP IV 119'16, NAP IV 136'16, NAP IV 4'17, NAP IV 128'17, NAP IV 102'18, NAP IV 171'18, NAP V 50'10, NAP V 76'10, NAP V 142'10, NAP V 170'10, NAP V 160'11, NAP V 42'12, NAP V 191'12, NAP V 194'12, NAP V 216'12, NAP V 217'12, NAP V 235'12, NAP V 31'13, NAP V 32'13, NAP V 131'14, NAP V 132'14, NAP V 6'15, NAP V 115'15, NAP V 185'15, NAP V 122'16, NAP V 23'17, NAP V 41'18, NAP V 73'18, NAP XII 22'13, NAP XII 15'18, NAP XIII 26'14, NAP XIII 27'14, NAP XIII 28'14, NAP XIII 39'14, NAP XIII 26'15, NAP XIII 45'18, NAP XV 67'08, NAP XV 14'09, NAP XV 159'12, NAP

XV 46’13, NAP XV 49’13, NAP XV 33’15, NAP XV 52’16, NAP XV 25’18, NAP XXVI 18’15, NAP XXX 199’14, NAP XXX 22’16, NAP XXXI 31’15, NAP XXXI 52’16, NAP XXXII 19’18, LT 40’03, GT 22’13, GT 32’18, GT 33’18.

La morphologie dentaire est représentée dans les figures I.2.1 et I.2.2.

P3 : La présence de la p3 est variable selon les individus. Lorsqu’elle est présente, elle est vestigiale, en forme de bouton et ne présente aucune structure.

P4, M1-M3 : Les structures et leur organisation sont similaires entre la P4 et les molaires (M1 à M3). Seules quelques variations peuvent être remarquées sur la M3. La taille augmente de la P4 à la M3. L’ensemble des crêtes sont fines et dirigées postérobuccalement. La paroi antérieure des dents est convexe, la paroi postérieure concave.

Le protocône et l’hypocône sont triangulaires ; leur partie linguale orientée postérolingualement. Les faces antérieures du protocône et de l’hypocône sont convexes tandis que les faces postérieures sont concaves. Elles délimitent le sinus interne profond en forme de V, légèrement orienté vers l’avant. À partir du protocône s’étendent deux crêtes transversales, une antérieure (l’antérolophe) et une postérieure (le protolophe). L’antérolophe, rectiligne, forme la muraille antérieure de la dent. Avec l’usure, cette crête peut fusionner avec le bord antérieur du paracône. Le protolophe est issu du protocône et rejoint buccalement le paracône. Ce dernier est situé postérieurement au protocône. Ce tubercule est peu développé, confondu avec l’extrémité buccale du protolophe. Une première vallée est formée entre l’antérolophe et le protolophe, ouverte buccalement.
À partir de l’hypocône sont issues deux crêtes, une antérieure (le bras antérieur de l’hypocône) et une postérieure (le postérolophe). La première rejoint un néo-endolophe court, créant une séparation fine entre le sinus interne et une deuxième vallée (vallée médiane). Cette dernière s’ouvre buccalement, délimitée par le protolophe et le mésolophule. Le mésolophule s’étend transversalement au bras antérieur de l’hypocône et rejoint le bord buccal de la dent. Avec l’usure, une fusion entre cette crête et le métacône peut être observée sur la M1 et M2. Une fusion partielle entre le centre du mésolophule et le métalophe est visible sur les M3 usées, en lien avec une courte expansion présente sur le métalophe. Une troisième vallée est formée entre le mésolophule et le métalophe, fermée buccalement avec

l'usure. Cette dernière peut être divisée en deux par la fusion entre le métalophe et le mésolophule sur la M3.

Le métalophe, court, s'étire à partir du métacône et rejoint le postérolophe. Ainsi, une bifurcation en forme de Y est présente sur la partie postérieure de la dent, formée par la liaison entre le postérolophe et le métalophe. Le métacône est peu développé, confondu avec l'extrémité buccale du métalophe.

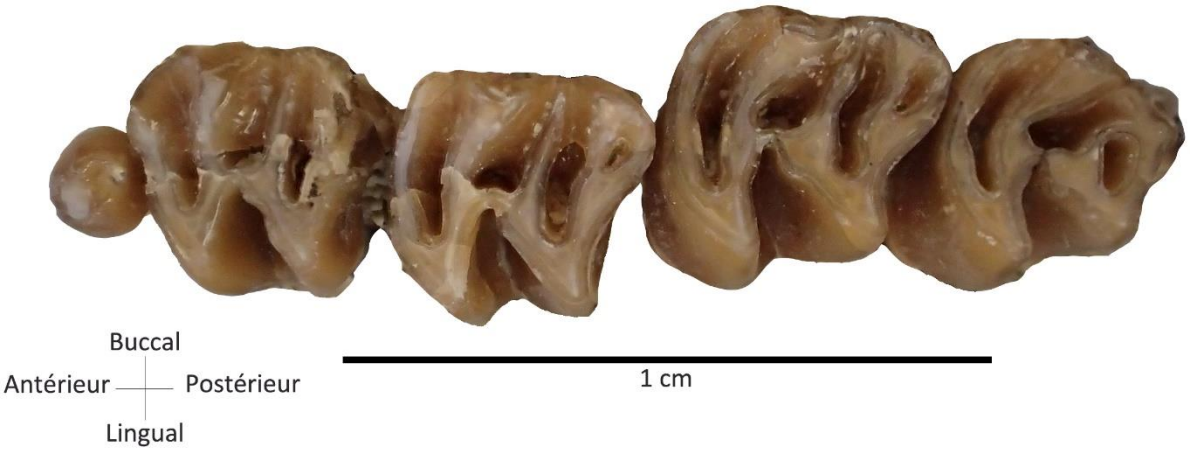


Figure I.2.1 : NAP V 160'11 - Rangée dentaire supérieure gauche de *Diamantomys luederitzi* (P3-M3).

p4 : Sur la p4, le trigonide est plus étroit que le talonide, entraînant des modifications de l'organisation des crêtes par rapport aux molaires. D'une manière générale, le métaconide et l'entoconide sont situés respectivement plus antérieurement que le protoconide et l'hypoconide. Le protoconide et l'hypoconide sont aussi proéminents l'un que l'autre, légèrement dirigés vers l'avant. Ces cuspides sont triangulaires, et l'hypoconide est comprimé antéropostérieurement. Elles délimitent le sinus externe en forme de V. Deux crêtes sont issues de la face antérieure du protoconide. La première, l'antérolophide, rejoint le métaconide sur sa face antérieure. En son centre est présent un court éperon rejoignant l'antéroconide en forme de lame. Ce tubercule occupe toute la partie antérobuccale de la prémolaire. La seconde crête, le métalophulide II, prend une direction postérolinguale et s'arrête avant d'atteindre le bord de la dent. Son extrémité linguale reste libre, mais peut être soudée au bras postérieur du métaconide avec l'usure. De la face postérieure du protoconide s'étend l'ectolophide, au sein duquel un renflement est présent, correspondant à un mésoconide développé. L'ectolophide rejoint le bras antérieur de l'hypoconide. A partir de ce tubercule se détachent deux crêtes, une antérieure (l'hypolophide) et une postérieure (le

postérolophide). L'hypolophide se détache du bras antérieur de l'hypoconide pour aller rejoindre l'entoconide. Le postérolophide s'étend jusqu'à la face postérieure de l'entoconide sans s'y souder, et forme la muraille postérieure de la dent.

m1-m3 : Comme pour la p4, le métaconide et l'entoconide sont situés respectivement plus antérieurement que le protoconide et l'hypoconide**.** Le protoconide et l'hypoconide sont triangulaires et délimitent le sinus externe. Leurs faces antérieures et postérieures sont concaves, mais certaines variations s'observent sur la m2 où les faces peuvent être rectilignes. A partir du protoconide se détachent deux crêtes, une antérieure (l'antérolophide) et une postérieure (l'ectolophide). L'antérolophide se dirige vers l'avant et se recourbe en direction linguale, pour rejoindre la face buccale du métaconide. L'ectolophide vient s'accoler à l'extrémité du bras antérieur de l'hypoconide. Un renflement correspondant au mésoconide est présent sur l'ectolophide. On observe un antéroconide en forme de lame transversale sur la partie antérobuccale de la dent, plus haut sur la m1 que sur la m2 et m3. Le métaconide est proéminent, crescentiforme et forme le bord antérolingual de la dent.
Dans la partie antérieure de la dent, on observe deux crêtes distinctes, la première se détachant du centre de l'antérolophide et la deuxième issue de la face postérolinguale du métaconide. Pour Wood (1968) et Lavocat (1973), la première crête serait l'homologue du bras postérieur du protoconide, appelé métalophulide II dans cette description. Ainsi, le métalophulide II aurait effectué une migration forte vers l'avant du protoconide, structure observée chez *Metaphiomys* (Lavocat, 1973). La seconde crête correspondrait au bras postérieur du métaconide. Cette crête prend une direction postérobuccale et se soude perpendiculairement à l'extrémité du métalophulide II. La fusion entre le métalophulide II et le bras postérieur du métaconide forme une fosse profonde sur le côté antérolingual de la molaire, délimitée aussi par l'antérolophide. Chez certains spécimens, une courte crête se détache de l'antérolophide au milieu de la fosse antérolinguale, se prolongeant jusqu'au centre de cette dernière, sans pour autant rejoindre le bord opposé (excepté à un état d'usure très avancé).

A partir de l'hypoconide se détachent deux crêtes, une antérieure (l'hypolophide) et une postérieure (le postérolophide). L'hypolophide rejoint la face buccale de l'entoconide. Le postérolophide forme la muraille postérieure de la dent, et se prolonge jusqu'à la face postérieure de l'entoconide sans s'y souder. Une vallée profonde est ainsi délimitée par

l'hypolophide et le postérolophide, fermée lingualement avec l'usure. Dans les dents non usées, cette vallée reste ouverte lingualement (Lavocat, 1973).

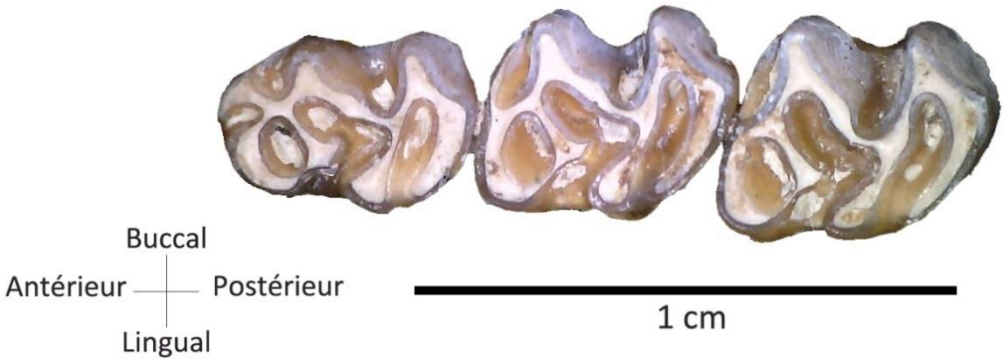


Figure I.2.2 : NAP V 19'11 - Rangée dentaire inférieure droite de *Diamantomys luederitzi* (p4-m2, échelle = 1mm).

2. Description des restes osseux

Crâne (figures I.2.3, I.2.4, I.2.5) **:** De manière générale, le crâne de *Diamantomys luederitzi* est allongé et fin, se rapprochant de l'espèce actuelle *Cricetomys gambianus* au niveau de sa forme globale.

Matériel attribué : NAP IV 1965, NAP IV 3'06, NAP IV 37'09, NAP IV 91'09, NAP IV 220'09, NAP V 58'10, NAP V 160'12, NAP V 115'13, NAP V 57'15, NAP V 60'18, NAP XII 23'10, NAP XIII 20'07, NAP XV 268'08, NAP XV 269'08, NAP XXX 39'16, NAP XXX 25'18, NAP XXX 50'18, GT 15'17.

Vue dorsale : Le museau est allongé, plus long que l'arrière crâne. Une fine partie du prémaxillaire s'étend sur les bords des nasaux, sans dépasser leur extrémité postérieure. Les nasaux sont larges, et deviennent plus étroits sur leur partie postérieure, l'extrémité oblongue (à triangulaire selon les spécimens) de cette dernière dépassant la jonction entre les deux nasaux. Le museau s'élargit au niveau du maxillaire, ce dernier étant projeté latéralement au niveau de sa partie dorsale, montrant des rugosités sur sa surface selon les spécimens. De même, une gouttière peu profonde mais plus ou moins marquée dépendant des spécimens est présente sur la marge du maxillaire bordant le frontal. Sur la bordure postérieure du maxillaire, on remarque un début d'excroissance osseuse cassée, mettant en évidence la présence d'un foramen infraorbitaire important. En dépit de l'état fragmentaire des crânes et de l'arcade zygomatique, on peut voir que cette structure n'est pas fortement projetée latéralement, légèrement aplatie au niveau du jugal. Ainsi, cela ajoute à l'aspect étiré du

crâne. Le jugal forme une pointe dirigée postérieurement au niveau de sa jonction avec le squamosal. Sur le squamosal, la base de l'arcade zygomatique montre une surface plane, oblique selon un axe postérodorsal/antéroventral. On observe une constriction post-orbitaire importante dans la partie postérieure des frontaux, précédée par des excroissances latérales. Selon les spécimens, ses bords sont fortement marqués (NAP XV 268'08), prolongés par des crêtes temporales fortes qui se rejoignent au niveau des interpariétaux pour former une crête sagittale (NAP IV 1965, NAP XV 268'08), ou bien se rapprochant jusqu'aux interpariétaux mais ne se connectant pas (NAP IV 220'09, NAP XIII 20'17). Les squamosaux s'étendent le long des pariétaux, jusqu'aux supra-occipitaux situés en marge de la bordure externe de l'arrière crâne. Les interpariétaux sont développés, l'assemblage des deux formant un trapèze lorsque les sutures sont visibles. Le bord postérodorsal des suppraoccipitaux est marqué, légèrement projeté au-dessus du reste de la structure.

Vue ventrale : Le museau est étroit et allongé. Un renflement est présent au niveau de la jonction entre le prémaxillaire et le maxillaire. Du bord antérieur du prémaxillaire se détachent deux crêtes, chacune prenant son origine à l'arrière de chaque incisive, et se prolongeant jusque l'avant de la rangée dentaire jugale. Celles-ci, très marquées, délimitent une gouttière étroite qui court le long du museau, longeant le *foramen incisivum*, et dont la largeur maximale est atteinte juste après la suture entre le prémaxillaire et le maxillaire. Les crêtes se rapprochent, puis divergent juste à l'avant des rangées dentaires. La portion de l'arcade zygomatique constituée par le maxillaire possède une surface concave et large, s'affinant progressivement le long du jugal. Les deux rangées dentaires jugales forment un V, ouvert vers l'arrière de la P3 à la M3. Sur la partie antérieure du palatin sont présents deux foramens profonds et arrondis, au niveau du centre des M2. L'écartement des rangées dentaires jugales induit un élargissement du palatin jusqu'à sa division au niveau de l'arrière des M3, position des choanes, ces divisions correspondant aux ptérygoïdes manquants (cassés sur tous les crânes retrouvés), leurs bases étant parallèles. La délimitation entre le basisphénoïde et le basioccipital n'est pas nette selon les spécimens (NAP IV 220'09). Ces structures sont étroites, le basisphénoïde légèrement concave. Une fine crête est présente au centre du basioccipital, se prolongeant selon les spécimens jusqu'au bord du foramen magnum. Les bulles auditives sont proéminentes et ovoïdes, le côté postérieur légèrement orienté postéro-latéralement.

Vue latérale : Le bord dorsal du crâne n'est pas rectiligne : concave au niveau des frontaux et de la surface antérieure des pariétaux, convexe au niveau du museau et du reste de l'arrière crâne. Les incisives sont insérées dans le prémaxillaire et ne s'étendent pas au-delà de la suture entre ce dernier et le maxillaire. Une fosse est présente le long de la gouttière entourant le *foramen incisivum*, probablement dû à la présence des crêtes le long du maxillaire et prémaxillaire. Une autre fosse, profonde, est présente sur la surface postéro-dorsale du prémaxillaire qui se développe vers le bord postérieur du maxillaire. La bonne conservation des crânes permet d'observer un grand foramen infra-orbitaire. Dans la région du foramen, la partie dorsale du maxillaire est fine et rugueuse. L'arcade zygomatique est haute, s'élargit au niveau de la jonction maxillaire/jugal où sa hauteur est maximale. Le jugal se rétrécit par la suite, jusqu'au bord postérieur du squamosal. La surface ventrale du squamosal qui porte le condyle articulaire de la mandibule est oblique, selon un axe postéro-dorsal/antéro-ventral, contrairement à la base squamosale constituant l'arcade zygomatique qui est horizontale. Selon les spécimens, des rugosités sont présentes sur la surface des pariétaux (NAP IV 220'09). Les bulles tympaniques sont proéminentes, le méat auditif ovoïde aux bords marqués. Le processus paracondylaire est dirigé postéro-ventralement, faiblement projeté. Les condyles occipitaux sont ovoïdes, non proéminents.

Vue occipitale : Le crâne est plus large que haut. Les supraoccipitaux sont projetés postérieurement, formant une collerette fine sur toute leur surface, entourant les exoccipitaux. Ces derniers sont concaves latéralement, et selon les spécimens, se rejoignent pour former une crête sagittale marquée qui se prolonge presque jusqu'au foramen magnum (figures I.2.4 – E et I.2.5 – E). Ce dernier est large et ovoïde, dirigé postérieurement, et bordé par les condyles occipitaux arrondis, positionnés sur les deux tiers inférieurs du foramen. Les processus paracondylaires ne sont pas proéminents, en forme de pointe, ne dépassant pas ventralement les condyles occipitaux.

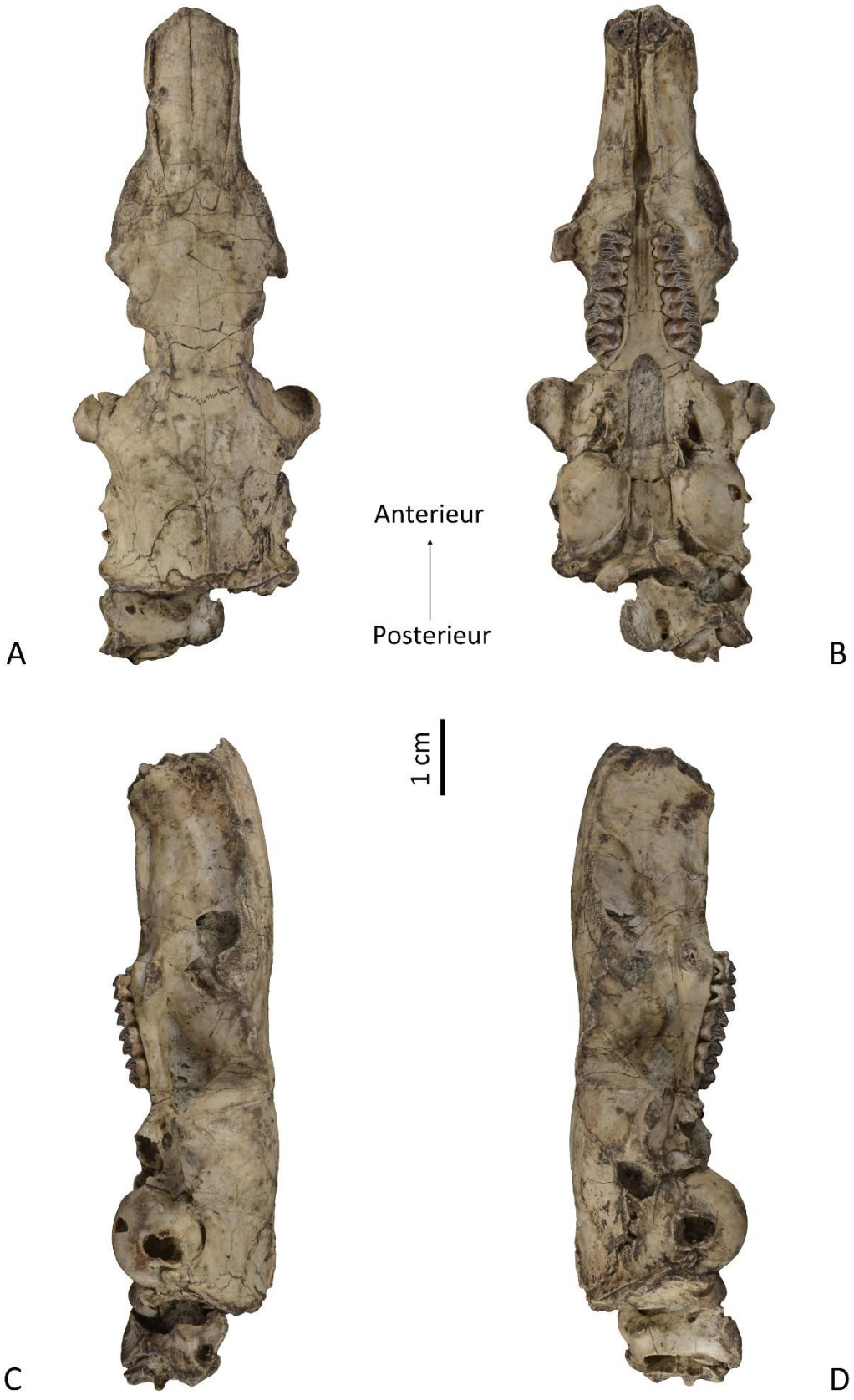


Figure I.2.3 : Crâne de *Diamantomys luederitzi*, spécimen NAP XV 268'08. A – Vue dorsale, B – Vue ventrale, C – Vue latérale gauche, D – Vue latérale droite.

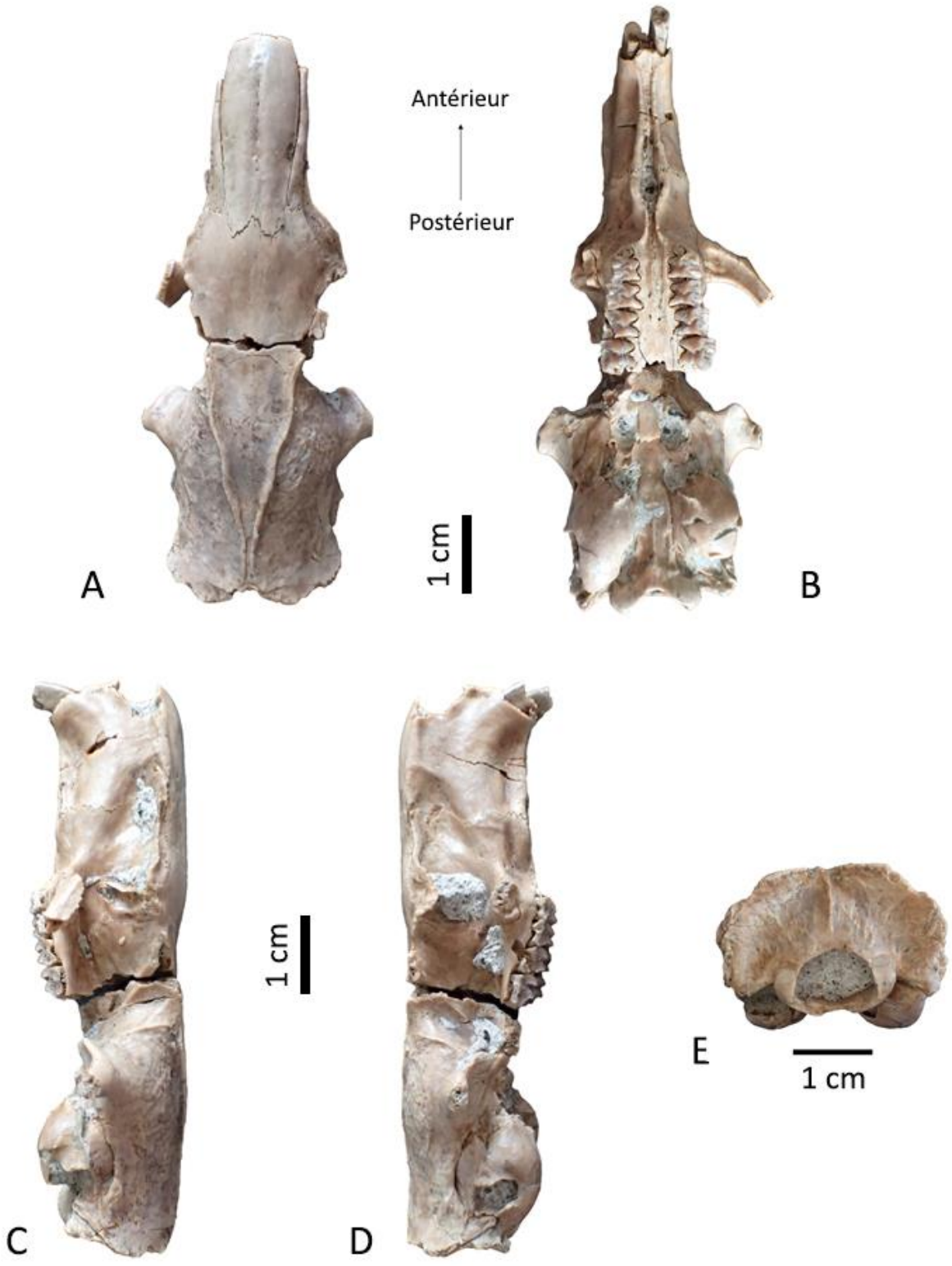


Figure I.2.4 : Crâne de *Diamantomys luederitzi*, spécimen NAP IV 220'09. A – Vue dorsale, B – Vue ventrale, C – Vue latérale gauche, D – Vue latérale droite, E – Vue occipitale.

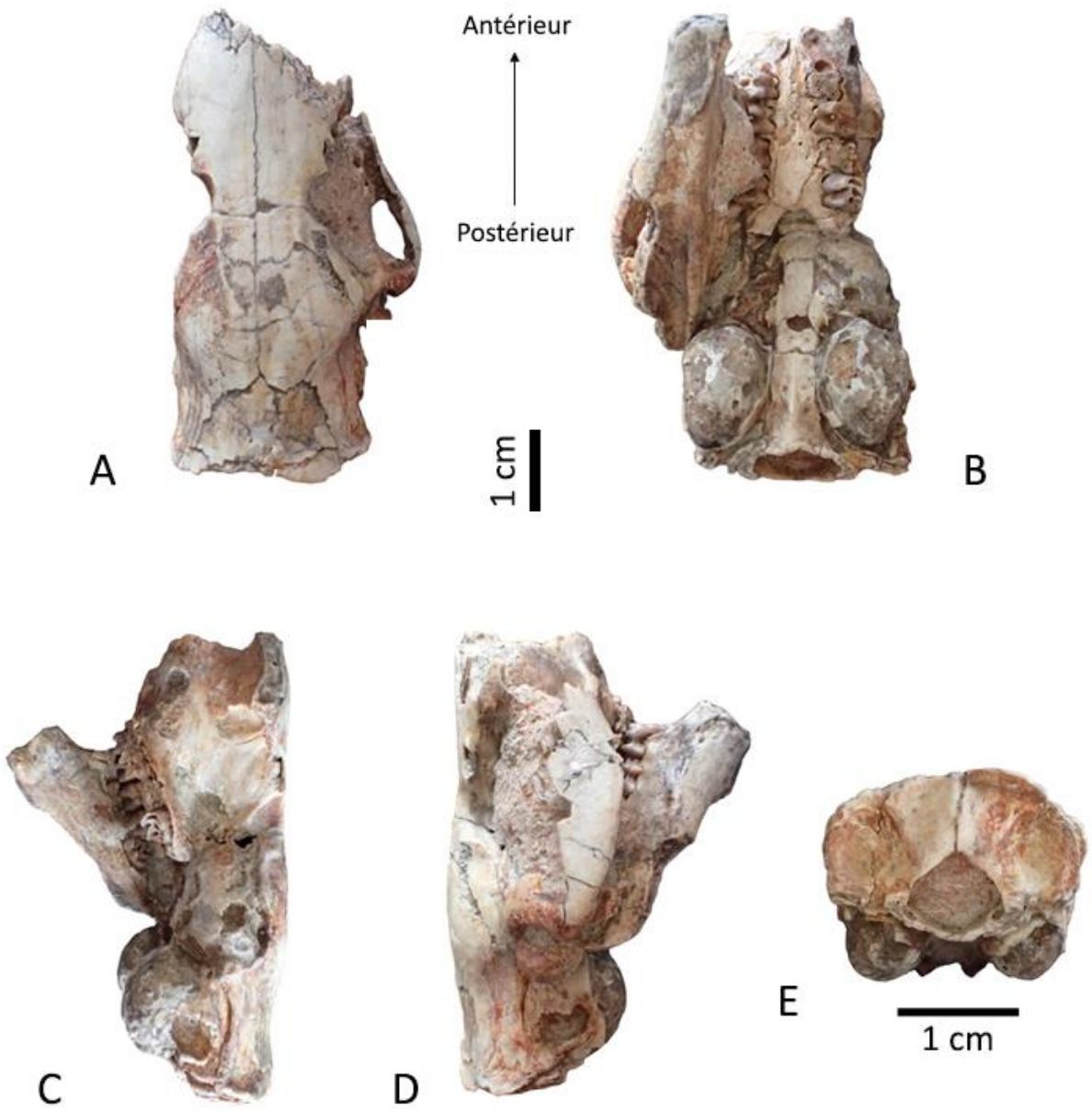


Figure I.2.5 : Crâne de *Diamantomys luederitzi*, spécimen NAP XIII 20'17. A – Vue dorsale, B – Vue ventrale, C – Vue latérale gauche, D – Vue latérale droite, E – Vue occipitale.

Mandibule (figure I.2.6) **:** Les mandibules retrouvées sont fragmentaires, avec une branche montante rarement conservée et le gonion souvent brisé. Cependant, les spécimens observés montrent la présence d'une mandibule basse, à l'aspect étiré.

Matériel attribué : NAP I 137'02, NAP I 143'02, NAP IV 1965, NAP IV 8'06, NAP IV 13'06, NAP IV 125'08, NAP IV 126'08, NAP IV 195'08, NAP IV 39'09, NAP IV 28'11, NAP IV 29'11, NAP IV 60'12, NAP IV 62'12, NAP IV 37'13, NAP IV 14'15, NAP IV 18'15, NAP IV 64'15, NAP IV 136'15, NAP IV 144'15, NAP IV 16'18, NAP IV 161'18, NAP V 51'04, NAP V 96'04, NAP V 85'06, NAP V 46'07, NAP V 72'10, NAP V 143'10, NAP V 19'11, NAP V 214'11, NAP V 73'12, NAP V 156'12,

NAP V 157’12, NAP V 158’12, NAP V 33’13, NAP V 98’13, NAP V 115’13, NAP V 138’13, NAP V 95’15, NAP V 103’15, NAP XII 24’10, NAP XII 20’13, NAP XII 21’13, NAP XII 7’14, NAP XII 11’14, NAP XII 29’15, NAP XII 30’15, NAP XIII 24’14, NAP XIII 23’15, NAP XIII 24’15, NAP XIII 63’15, NAP XIII 20’17, NAP XV 45’07, NAP XV 157’07, NAP XV 49’08, NAP XV 143’08, NAP XV 198’08, NAP XV 299’08, NAP XV 313’08, NAP XV 10’09, NAP XV 85’11, NAP XV 93’12, NAP XV 36’14, NAP XV 37’14, NAP XV 24’17, NAP XV 25’17, NAP XXVI 19’14, NAP XXX 236’14, NAP XXX 237’14, NAP XXX 18’15, NAP XXX 15’16, NAP XXX 21’16, NAP XXX 46’16, NAP XXX 1’18, NAP XXX 22’18, NAP XXX 24’18, NAP XXX 51’18, NAP XXXI 23’14, NAP XXXI 34’14, NAP XXXI 60’16, NAP XXXI 10’18, NAP XXXII 44’16, GT 22’13, GT 50’17, GT 32’18, GT 33’18.

Vue buccale : La partie antérieure du corps de la mandibule est étirée, plus basse que le reste de la mandibule, permettant l’insertion des incisives. Chez certains spécimens (NAP IV 1965), une tubérosité est présente à la base du corps mandibulaire, à l’arrière de la m1. On observe un foramen mentonnier profond, situé plus antérieurement que la rangée dentaire jugale. Le processus coronoïde est développé, en forme de lame, arrondi au niveau de son bord dorsal. Ce dernier est plus bas que le condyle articulaire. A sa base, on observe une fosse massétérienne peu développée, peu profonde, ne s’étendant pas sur toute la branche montante de la mandibule, qui est plate. Le condyle articulaire est ovoïde, étroit et son axe presque vertical.

Vue linguale : Le bord lingual du corps mandibulaire suggère que l’extrémité radiculaire des incisives ne se situe pas au-delà de la m2. La surface caractérisant la branche montante est large et profonde, montrant une démarcation nette entre cette dernière et le corps mandibulaire.

Vue occlusale : La mandibule est étroite. La rangée dentaire jugale (p4-m3) est parallèle à l’axe des incisives. Selon les spécimens, le corps mandibulaire est plus ou moins projeté latéralement à partir de la p4 (figure I.2.6 C, F), mais pas fortement. La rangée dentaire est oblique selon un axe occluso-buccal/ventro-lingual, les surfaces occlusales des prémolaires et molaires dans le même plan.

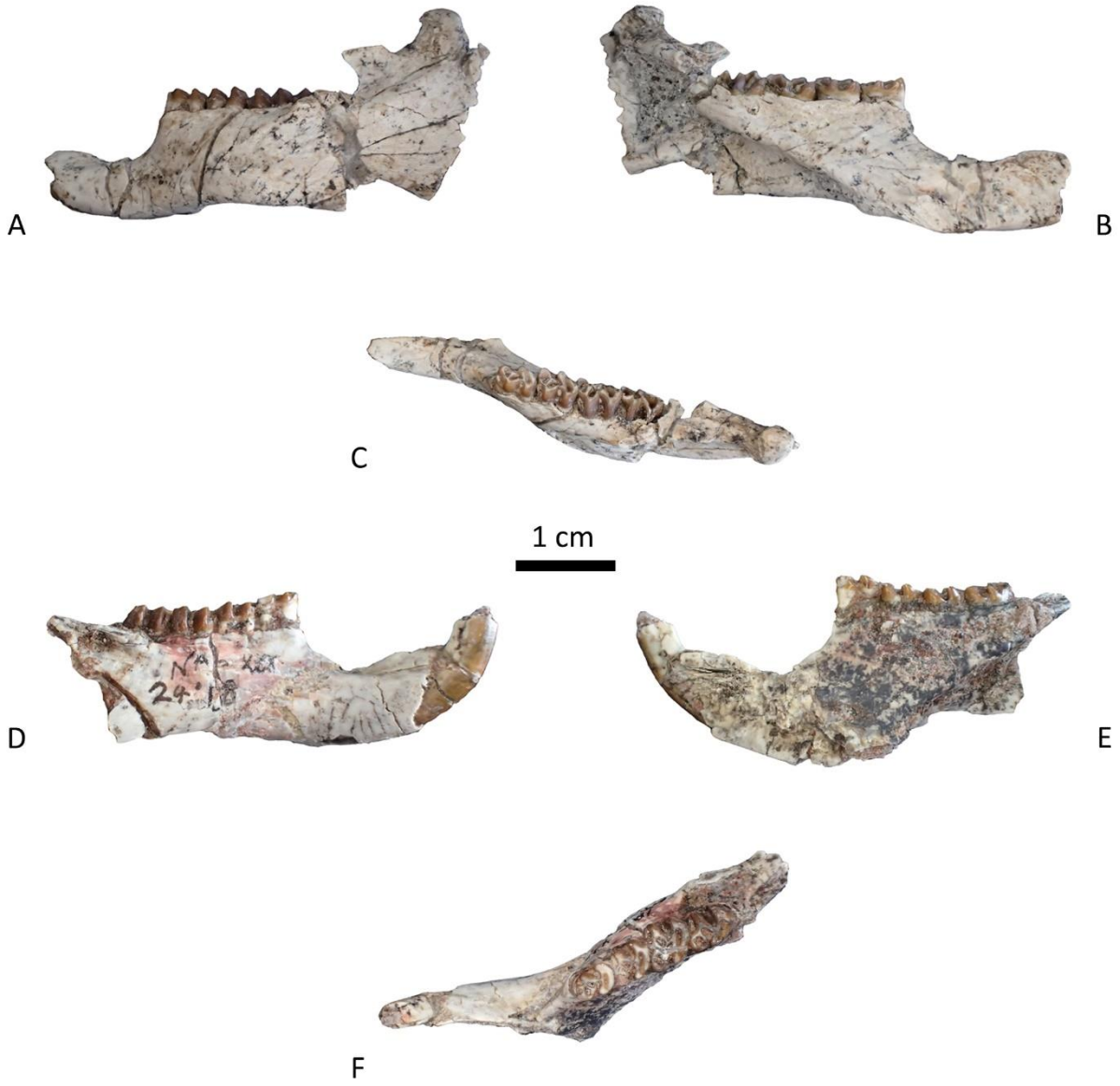


Figure I.2.6 : Mandibules de *Diamantomys luederitzi*. NAP XXX 1'18, hémimandibule gauche : A - Vue buccale, B – Vue linguale, C - Vue occlusale. NAP XXX 24’18, hémimandibule droite : D – Vue buccale, E – Vue linguale, F – Vue occlusale.

Humérus (figure I.2.7) **:** Les humérus récoltés sont essentiellement des humérus distaux, aucun humérus complet n’a été répertorié.

Matériel attribué : NAP IV 65 (anciennes collections), NAP IV 4’03, NAP IV 12’12, NAP V 34’11, NAP V 19’19, NAP XV 158’12, NAP XV 30’17, NAP XXX 22’16, NAP XXXI 21’18.

Vue antérieure : La partie distale de l’humérus est élargie, en lien avec le fort développement de l’*epicondylus medialis*. La *trochlea humeri* est courte médio-latéralement, bordée par une lèvre médiale saillante, projetée médio-distalement. Le capitulum est allongé médio-

latéralement, et présente une faible courbure au niveau de son extrémité proximo-latérale, cette dernière étant légèrement orientée proximolatéralement. L'*epicondylus lateralis* est faiblement développé, surmonté de la crête sus-épicondylienne, peu marquée au-dessus du capitulum. La *fossa radialis* et la *fossa coronoidea* sont fusionnées pour former une fosse large, profonde et perforée, se connectant ainsi avec la *fossa olecrani*. Il n'y a pas de foramen sus-épitrochléen.

Vue postérieure : La *fossa olecrani* perforée est large et ovoïde. Elle est bordée par deux lèvres peu marquées sur ses bords médial et latéral. Les lèvres latérales et médiales de la trochlée sont parallèles, inclinées selon un axe proximo-latéral/disto-médial, le bord distal de la lèvre médiale plus projeté distalement que celui de la lèvre latérale. Une fosse ovoïde et peu profonde, la fosse postépitrochléenne est présente au centre de *l'epicondylus medialis*, sur les deux tiers de sa longueur, accolée à la lèvre médiale de la *trochlea*.

Vue médiale : On observe une légère torsion de l'extrémité distale de l'humérus, le capitulum étant légèrement projeté vers l'avant, tandis que l'*epicondylus medialis* est faiblement projeté vers l'arrière. Selon les spécimens, l'*epicondylus medialis* peut être légèrement oblique, selon un axe postéro-proximal/antéro-distal, ou bien dans le même axe que la diaphyse.

Vue latérale : Les faces postérieure et antérieure de la diaphyse sont aplaties. La crête sus-épicondylienne est basse, se prolongeant jusqu'à l'*epicondylus lateralis* peu développé.

Vue distale : Le capitulum est étiré médio-latéralement, plus bas que la partie antérieure de la lèvre médiale de la *trochlea*. La partie articulaire est horizontale. Selon les spécimens, la lèvre latérale de la *trochlea* située postérieurement au capitulum est plus ou moins saillante, dépassant sa lèvre médiale. L'*epicondylus lateralis* est très faiblement développé.

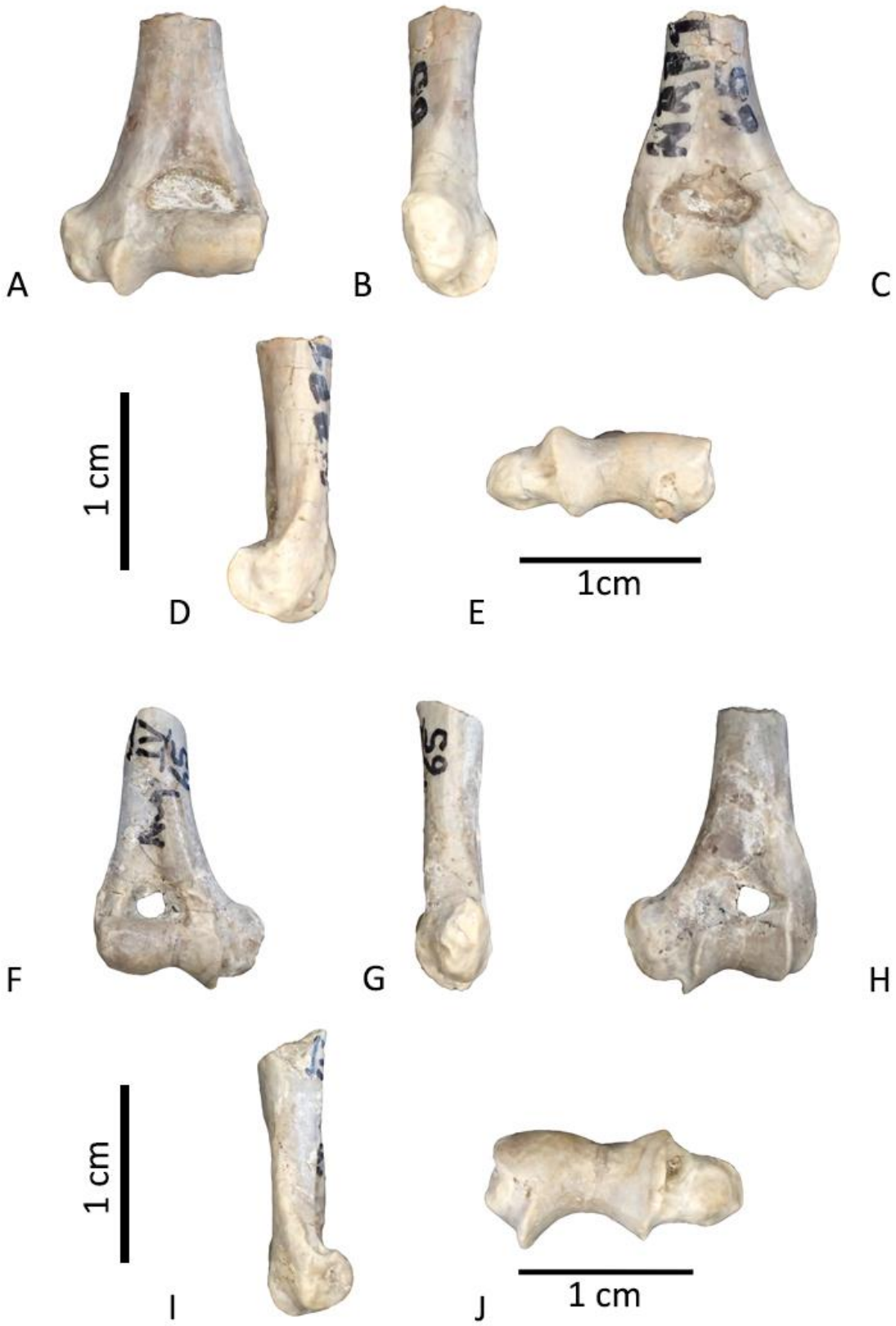


Figure 1 : Humérus distaux de *Diamantomys luederitzi* (A-E – humérus distal gauche ; F-J – humérus distal droit) : NAP IV 65 : A, F - Vue antérieure, B, G - Vue médiale, C, H - Vue postérieure, D, I - Vue latérale, E, J – Vue distale.

II. Description de l'espèce *Paranomalurus bishopi* Lavocat, 1973

Diagnose : *Anomalurinae de grande taille (taille voisine d'*Anomalurus pelii), *à toit crânien peu débordant au-dessus de la cavité orbitaire ; bulles proportionnellement moins développées que chez* Anomalurus *ou* Anomalurops*. Dents brachyodontes aussi larges que longues, muraille interne continue, pas de sinus ni de pli interne. Disposition des vallées semblable à celle du genre* Anomalurus *actuel. Longueur P4-M3 : 13mm.*
Dents inférieures (d'après le syntype), à lobe antérieur beaucoup plus long que le postérieur. Quatre vallées transversales complètes. Un grand sinus externe. Longueur p4-m3 : 15,4 mm.

1. Description dentaire

Formule dentaire : 1.0.1.3/1.0.1.3

Matériel attribué : NAP IV 76'09, NAP IV 5'12, NAP IV 165'12, NAP V 9'04, NAP V 191'08, NAP V 246'11, NAP V 146'13, NAP V 7'15, NAP V 49'16, NAP V 83'16, NAP XV 97'09, NAP XV 142'09, NAP XV 155'09, NAP XV 57'14, NAP XV 25'16, NAP XXX 196'14.

La morphologie dentaire est présentée dans les figures I.2.8 et I.2.9.

P4 : De forme quadrangulaire, la partie antérieure de la P4 est plus étroite que la partie postérieure. Cinq crêtes principales sont présentes (comme pour les molaires supérieures), avec quelques variations dans leur organisation.

Les cuspides principales (protocône, paracône, hypocône et métacône) sont confondues avec la muraille de la dent ainsi que les extrémités buccales des crêtes pour le paracône et le métacône.
L'antérolophe est issu de la face antérieure du protocône, forme la muraille antérieure de la prémolaire et rejoint la face antérieure du paracône peu développé. Une deuxième crête issue du protocône connecte cette cuspide avec le paracône : le protolophe. L'antérolophe et le protolophe forment une première vallée longue, peu profonde et étroite fermée buccalement par la jonction entre le paracône et l'antérolophe. Une troisième crête parallèle à l'antérolophe et au protolophe (le mésolophule) s'étend à partir d'un petit tubercule accessoire, le mésostyle, et ne rejoint pas le bord lingual de la dent. Ce tubercule n'est fusionné ni au paracône, ni au métacône, laissant une vallée médiane ouverte buccalement, peu profonde avec le mésolophule en son centre.

Le néo-endolophe s'étend à partir de la face postérieure du protocône et rejoint le bras antérieur de l'hypocône. Ces deux crêtes, le protocône et l'hypocône forment ainsi la muraille linguale de la dent. A partir de l'hypocône se détachent deux crêtes transversales, une antérieure (le métalophe) et une postérieure (le postérolophe). Le métalophe rejoint un métacône peu développé. Le postérolophe forme la muraille postérieure de la dent, et s'étend jusqu'au bord buccal, sans se souder au métacône sur les dents non usées. Ainsi, ces deux crêtes forment une troisième vallée longue et étroite, ouverte sur son extrémité buccale.

M1-M2 : De forme carrée, les molaires de *Paranomalurus bishopi* possèdent les mêmes structures et la même organisation que la P4, avec quelques variations. Les cuspides principales sont peu développées, et confondues avec les extrémités des différentes crêtes. Cinq crêtes parallèles sont présentes, quatre complètes et une demi-crête. Deux crêtes transversales se détachent du protocône, une antérieure (l'antérolophe) et une postérieure (le protolophe). L'antérolophe s'étend jusqu'à la face antérieure du paracône. Ces deux structures fusionnent à un stade d'usure précoce. Le protolophe rejoint la face linguale du paracône peu développé. Ces deux crêtes forment une première vallée étroite et longue, ouverte buccalement lorsque l'usure est faible. Le néo-endolophe rejoint le bras antérieur de l'hypocône, connectant cette cuspide avec le protocône. Ces structures forment le bord lingual de la dent. Comme pour le protocône, deux crêtes se détachent de l'hypocône, une antérieure (le métalophe) et une postérieure (le postérolophe). Le métalophe rejoint buccalement un métacône peu développé. Le mésolophule est fusionné au tiers lingual du métalophe, et s'étend jusqu'au mésostyle de petite taille. Ainsi, une bifurcation en Y est présente sur la partie postérieure de la dent. Le mésostyle n'est connecté ni au paracône, ni au métacône, laissant buccalement ouvertes deux vallées, une complète et une demi-vallée. Le postérolophe rejoint la face postérieure du métacône, formant une troisième vallée longue et étroite, fermée buccalement avec l'usure.

Figure I.2.8 : NAP V 7'15 - Rangée dentaire supérieure droite (P4-M2) de *Paranomalurus bishopi* (vue miroir occlusale). Légende : Ant. = Antérieur, Post. = Postérieur.

p4 : La p4, rectangulaire, est moins large que les molaires, et sa partie antérieure plus étroite que sa partie postérieure. Le protoconide est confondu avec les crêtes qui s'en détachent. Deux crêtes transversales prennent leur origine à partir de ce tubercule, une antérieure (l'antérolophide) et une en position médiane (le métalophulide II). L'antérolophide forme la muraille antérieure de la dent, mais se divise en deux crêtes fines qui se rejoignent sur la face antérieure du métaconide, au niveau du bord antérolingual de la dent. Ainsi, un bassin court et étroit est formé, disparaissant avec l'usure. Le métaconide est peu développé, et confondu avec les extrémités linguales de l'antérolophide et du métalophulide II avec l'usure dentaire. Le métalophulide II est transversal et s'étend jusqu'au métaconide. L'antérolophide et le métalophulide II forment une première vallée, fermée lingualement avec l'usure.

L'ectolophide est issu de la face postérieure du protoconide et rejoint le bras antérieur de l'hypoconide. Le mésolophide s'étend transversalement à l'ectolophide, pour aller rejoindre un mésostylide peu développé. Avec l'usure, ce tubercule accessoire se soude à la face postérieure du métaconide, fermant une vallée lingualement. Chez certains spécimens, le mésolophide ne se soude pas à l'ectolophide, laissant un faible espace entre les deux crêtes. Il est possible que cette variation disparaisse rapidement avec l'usure.

L'hypoconide est proéminent, allongé vers l'avant. Avec le protoconide, il délimite le sinus externe. Deux crêtes s'en détachent, une antérieure (l'hypolophide) et une postérieure (le postérolophide). L'hypolophide s'étend transversalement à partir du bras antérieur de l'hypoconide, pour aller rejoindre l'entoconide. Ce tubercule est peu développé, et ne se soude pas au mésostylide, laissant une troisième vallée ouverte lingualement. Le

postérolophide constitue la muraille postérieure de la prémolaire, et rejoint la face postérieure de l'entoconide, fermant une quatrième vallée transversale.

m1-m2 : Les m1 et m2 possèdent une morphologie semblable au niveau des structures dentaires. Cinq crêtes transversales sont présentes, parallèles entre elles, délimitant quatre vallées principales. Les m1 et m2 de proportions similaires tendent à être plus longues que larges.

Le protoconide est proéminent et forme le bord antérobuccal de la dent. De sa face antérieure se détache l'antérolophide qui délimite la muraille antérieure de la dent. Cette crête s'étire jusqu'à fusionner avec la face antérieure du métaconide peu développé. Une deuxième crête, qui prend son origine sur le protoconide (le métalophulide II) au niveau de sa face antérolinguale, rejoint le métaconide. Sur certains spécimens, une expansion est présente sur l'extrémité buccale du métalophulide II, formant un court éperon dirigé antérobuccalement sur les deux dents, plus développé sur la m2. L'antérolophide et le métalophulide II délimitent une première vallée longue et étroite, fermée lingualement. De la face postérieure du protoconide se détache une troisième crête, l'ectolophide, qui rejoint l'extrémité du bras antérieur de l'hypoconide. A partir de l'ectolophide s'étend le mésolophide, qui rejoint un mésostylide individualisé, situé sur le bord lingual de la dent. Ce tubercule accessoire ne se soude pas au métaconide, laissant une deuxième vallée ouverte lingualement.

La jonction ectolophide/bras antérieur de l'hypoconide sépare le sinus externe d'une troisième vallée délimitée par le mésolophide et l'hypolophide.

L'hypoconide est aussi proéminent que le protoconide mais pincé antéropostérieurement, avec une pointe oblique antérobuccalement. Ainsi, le sinus externe est étroit, en forme de U dirigé postérolingualement. Chez certains spécimens, la m2 présente un mésoconide peu développé entre le protoconide et l'hypoconide, fermant ainsi le sinuside à la base de la dent. L'hypolophide se détache de la jonction entre la face antérieure de l'hypoconide et le bras antérieur de ce tubercule, et rejoint l'entoconide sur le bord lingual de la dent. L'entoconide est individualisé mais peu développé. Il ne se soude pas au mésostylide, laissant la troisième vallée ouverte lingualement. De la face postérieure de l'hypoconide s'étend le postérolophide qui rejoint le côté postérieur de l'entoconide sur les deux molaires, fermant une dernière vallée transversale.

m3 : Chez certains spécimens, cette molaire peut être fortement modifiée, en raison du rétrécissement de sa partie postérieure. En cas de faible modification, la m3 possède les mêmes organisation et structures que les m1 et m2.

Le sinus externe est plus étroit que celui des m1 et m2, en forme de U ; sa base est dirigée postérolingualement (comme pour les p4, m1 et m2). Un mésoconide peut être présent entre l'hypoconide et le protoconide, fermant buccalement le sinus. Comme pour la m1 et m2, l'antérolophide et le métalophulide II prennent leur origine sur la face antérieure du protoconide. Le court éperon présent sur l'extrémité buccale du métalophulide II sur les m1 et m2 est diminué pour ne former qu'un petit renflement sur cette crête. L'antérolophide forme la muraille antérieure de la dent, et fusionne avec le métalophulide II au niveau du métaconide. La première vallée longue et étroite est ainsi fermée lingualement. Comme pour la p4, le mésolophide n'atteint pas la face postérieure du protoconide chez certains spécimens, laissant son extrémité buccale libre dans une seconde vallée. Son extrémité linguale est fusionnée avec un tubercule accessoire, le mésostylide qui, avec l'usure, rejoint la face postérieure du métaconide et à l'entoconide. La deuxième vallée est donc fermée lingualement, avec un mésolophide court s'arrêtant en son centre. Dans le cas où cette crête est fusionnée avec l'ectolophide, deux vallées distinctes sont formées, fermées lingualement. Chez les spécimens dont les m3 ne sont pas extrêmement modifiées, la partie postérieure possède les mêmes structures, avec une dernière vallée plus courte et délimitée par l'hypolophide et le postérolophide se rejoignant au niveau de l'entoconide peu développé.

Chez les spécimens très usés, la partie postérieure est la plus modifiée. Le mésolophide se divise en deux parties, avec une partie linguale se connectant au mésostylide, et une partie buccale issue de la face postérieure du protoconide qui rejoint l'entoconide, en direction postérolinguale. Le bras antérieur de l'hypoconide est connecté à l'ectolophide issu de la face postérieure du protoconide. L'entoconide est peu développé, confondu avec les extrémités linguales des crêtes postérieures.

Un court éperon transversal est présent sur la face antérieure de l'hypoconide, semblant correspondre à la partie buccale de l'hypolophide, divisé en 2 parties comme le mésolophide. La partie linguale de l'hypolophide prend son origine au niveau de l'entoconide, et garde une extrémité buccale libre au centre d'une troisième vallée. Sur la face postérieure de l'hypoconide se détache le postérolophide qui rejoint la face postérieure de l'entoconide, fermant ainsi la troisième vallée.

Figure I.2.9 : NAP V 98'15 - Rangée dentaire inférieure droite (p4-m3) de *Paranomalurus bishopi* (vue miroir occlusale).

2. Description des restes osseux

Mandibule (figure I.2.10) **:** La mandibule de l'espèce *Paranomalurus bishopi* est haute et fine, fortement comprimée bucco-lingualement.

Matériel attribué : NAP I 308, NAP I 42'99, NAP IV 50'06, NAP IV 58'08, NAP IV 78'10, NAP IV 185'12, NAP IV_{lower} 210'12, NAP IV 25'18, NAP IV 95'18, NAP V 65S, NAP V 24'02, NAP V 36'06, NAP V 25'10, NAP V 98'15, NAP IX AUG 62, NAP XV 171'07, NAP XV 172'07, NAP XV 165'08, NAP XV 53'09, NAP XV 43'10, NAP XV 33'14, NAP XV 16'15, NAP XV 73'16.

Vue buccale : l'ensemble de la mandibule est haut, le corps mandibulaire portant une incisive large. Cette dernière est recouverte d'une couche d'émail orangé sur sa moitié antérieure. Le foramen mentonnier est ovoïde et profond, situé au niveau de l'avant de la p4. La branche montante débute au niveau de l'avant de la m1, porte un *processus coronoideus* large, l'état de conservation laissant suggérer un bord supérieur arrondi (NAP XV 73'16). La fosse massétérienne est peu profonde, faiblement marquée.

Vue linguale : La surface linguale de la mandibule est plane, ne montrant pas de cavité particulière. La couche d'émail se situe sur la surface antérieure des incisives, ne s'étendant pas jusque la moitié linguale de la dent. L'incisive se prolonge au-delà de la m3. Le corps mandibulaire est haut. La rangée dentaire jugale est horizontale, la prémolaire et les molaires dans le même plan. La surface du processus coronoïde est légèrement concave.

Vue supérieure : La mandibule est fine, la rangée dentaire jugale dans le même plan que l'incisive. La branche montante n'est pas projetée latéralement, restant dans le prolongement du corps mandibulaire. L'incisive est comprimée latéralement.

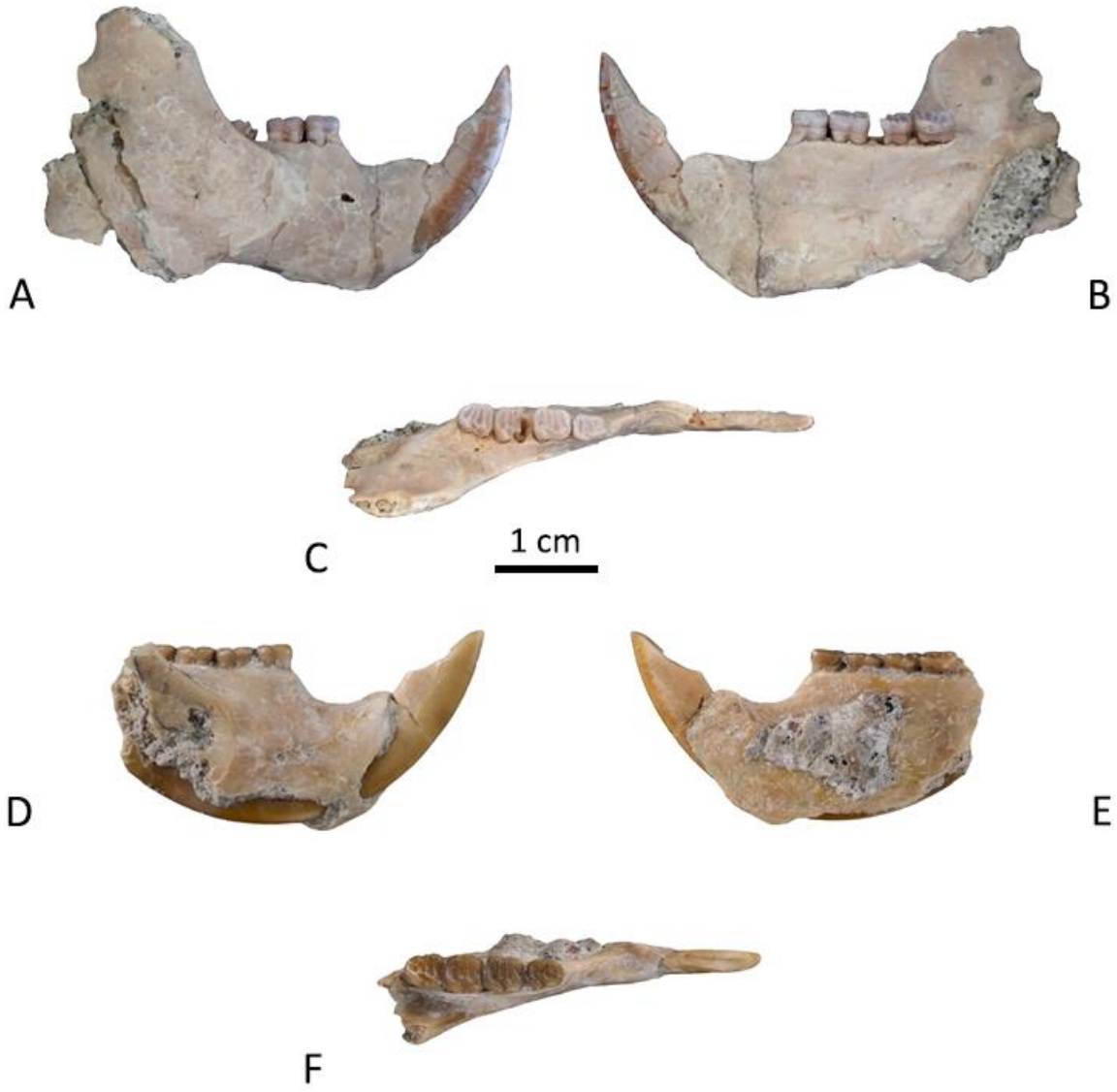


Figure 2 : Hémimandibules droites de *Paranomalurus bishopi*. NAP XV 73'16 : A - Vue buccale, B - Vue linguale, C - Vue occlusale. NAP XV 98'15 : D - Vue buccale, E - Vue linguale, F - Vue occlusale.

Humérus (figure I.2.11) **:** Le seul spécimen d'humérus potentiellement attribué à *Paranomalurus bishopi* est une pièce distale droite, dont la région médiale est endommagée. On note une nette ressemblance avec les humérus distaux de *Nonanomalurus soniae*, mais des différences présentes au niveau de la partie médiale ainsi que l'aspect plus gracile de l'os suggèrent une attribution à un taxon différent, probablement *Paranomalurus bishopi*. Mais en l'absence d'un échantillon plus important, cette attribution reste provisoire.

Matériel attribué : NAP XV 113'07

Vue antérieure : La partie médiale de l'extrémité distale de l'humérus est endommagée, mais l'*epicondylus medialis* est conservé. Un foramen sus-épitrochléen est présent, ovoïde et étroit. Bien que la lèvre médiale de la trochlée soit cassée, on remarque que *l'epicondylus medialis* est positionné plus haut que cette dernière. La *trochlea humeri* est large, sa lèvre médiale est projetée médio-distalement. La *fossa radialis* et la *fossa coronoidea* sont séparées, légèrement ovoïdes, la *fossa coronoidea* moins profonde (superficielle) que la *fossa radialis*, plus déprimée. Cette dernière n'est pas perforée ; il n'y a donc pas de contact avec la *fossa olecrani*. Le capitulum est globulaire, son bord latéral oblique selon un axe proximo-latéral à disto-médial. L'*epicondylus lateralis* est très faiblement développé. La crête sus-épicondylienne est bien développée, peu oblique donnant un aspect rectiligne au bord latéral de l'humérus.

Vue postérieure : Les lèvres latérale et médiale de la trochlée sont presque parallèles, induisant un bord proximal légèrement plus étroit que son bord distal. L'*epicondylus lateralis* est peu développé, prolongé par la crête sus-épicondylienne marquée. La *fossa olecrani* ovoïde est large et profonde. Entre la lèvre médiale de la trochlée et le bord de l'*epicondylus medialis* se trouve une fosse post-épitrochléenne ronde et profonde, absente sur l'humérus de *Nonanomalurus soniae*. L'*epicondylus medialis* est projeté latéralement, son bord médial oblique selon un axe disto-médial/proximo-latéral. La surface médiale de cette structure est creuse, mais cette morphologie pourrait être due à un degré d'usure avancé de l'os.

Vue médiale : Le bord postérieur de l'humérus est plat. On observe une torsion de l'extrémité distale de l'humérus, le capitulum globulaire projeté antérieurement tandis que l'*epicondylus medialis* ainsi que la crête sus-épicondylienne sont orientés faiblement postérieurement. Le foramen sus-épicondylien est allongé proximo-distalement. La face médiale de l'*epicondylus medialis*, déprimée, est oblique proximo-médialement à distalo-latéralement.

Vue latérale : L'*epicondylus lateralis* est peu saillant. Son bord distal est situé au même niveau que le bord distal du capitulum. La crête sus-épicondylienne est fortement marquée, saillante au niveau de la partie distale de la diaphyse.

Vue distale : Le bord antérieur de la trochlée est plus étroit que son bord postérieur. Cependant, cette morphologie peut être due à la préservation du spécimen. L'articulation est

allongée médio-latéralement ; l'*epicondylus lateralis* n'est pas incliné mais bien dans l'axe de l'articulation. Le bord antérieur du capitulum est placé au même niveau que le bord antérieur de la lèvre médiale de la trochlée. L'extrémité antérolatérale du capitulum est projetée latéralement, arrivant au même niveau que l'extrémité latérale de l'*epicondylus lateralis*. L'*epicondylus medialis* est légèrement oblique selon un axe antéro-latéral/ postéro-médial.

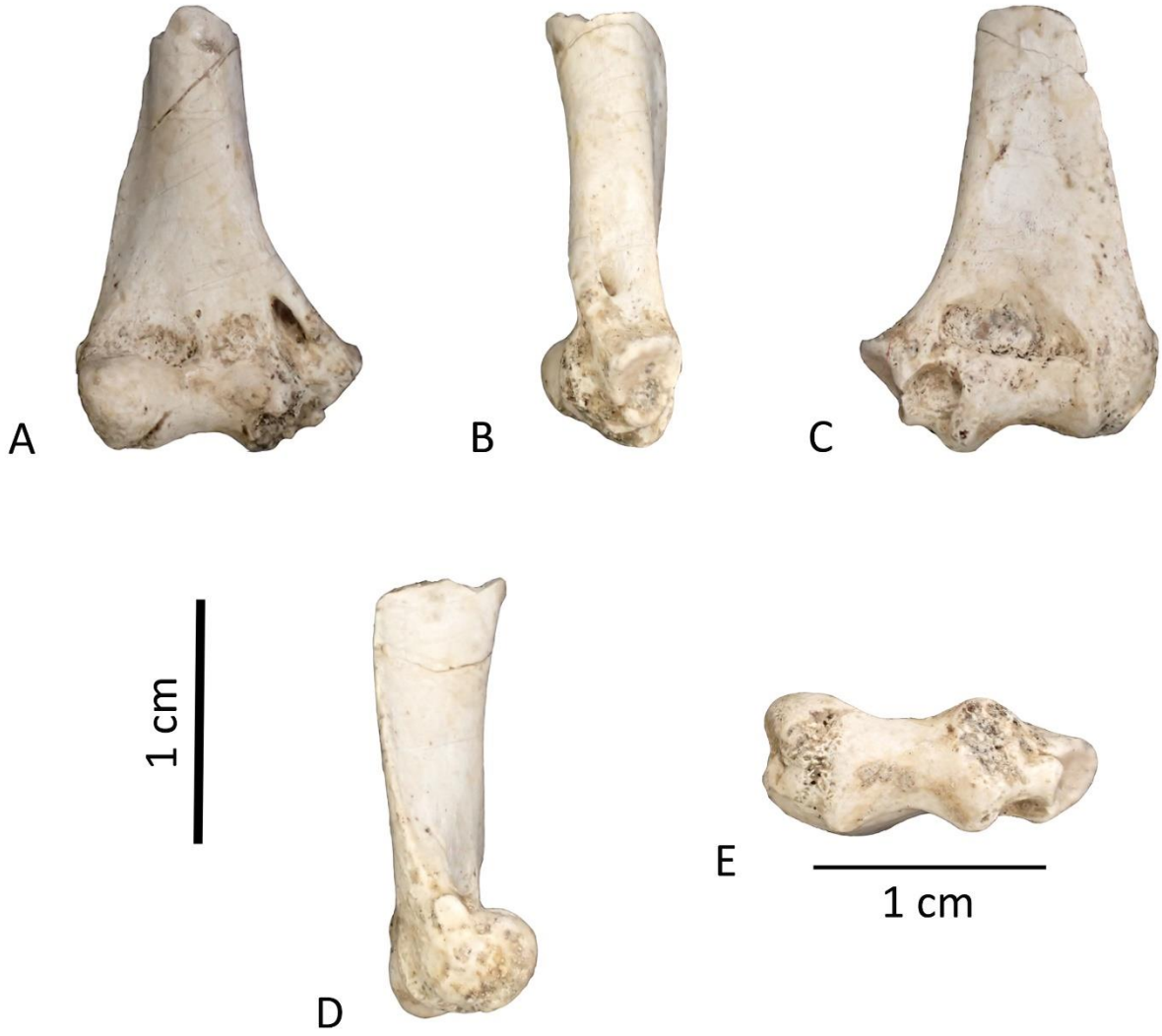


Figure I.2.11 : Humérus distal droit de *Paranomalurus bishopi*, NAP XV 113'07. A - Vue antérieure, B - Vue médiale, C - Vue postérieure, D - Vue latérale, E - Vue distale.

Ulna (figure I.2.12) **:** Les spécimens retrouvés sont essentiellement des ulnas proximaux, cassés juste sous l'*incisura trochlearis*.

Matériel attribué : NAP IV 185'11, NAP V 51'03, NAP XV 64'12

Vue antérieure : L'olécrâne est allongé proximalement au-dessus de la partie articulaire. Le processus olécrânien est triangulaire, sa partie postérieure étant plus large que sa partie antérieure (figure I.2.12 – E, I). L'*incisura trochlearis*, allongée, est oblique selon un axe proximo-médial à disto-latéral, sa partie proximale, moins large que la distale. On observe un rétrécissement de la diaphyse sous l'*incisura trochlearis* ainsi qu'une compression du processus olécranien au-dessus de cette facette. L'*incisura radialis*, au bord arrondi, est orientée antéro-latéralement. La tubérosité ulnaire n'est préservée sur aucun spécimen. La portion de diaphyse présente montre une compression dans sa partie antérieure. La *crista supinatoris* n'est pas marquée.

Vue postérieure : Les bords de l'*incisura trochlearis* sont légèrement saillants, comme c'est le cas de l'*incisura radialis*. L'olécrâne se présente comme une forte tubérosité qui s'élargit au-dessus de l'*incisura trochlearis.* Il se prolonge vers l'avant dans une forte expansion médiale.

Vue médiale : L'olécrâne est allongé proximalement au-dessus de la partie articulaire. Il est très large, triangulaire, son apex étant situé au niveau de sa terminaison proximo-postérieure. On remarque une excroissance osseuse continue le long de ses bords proximal et postérieur. La largeur maximale de cette excroissance se situe sur sa saillie postérieure. Le bord antérieur de l'olécrâne est concave. La fosse médiale est profonde et large, étendue sur toute la surface médiale de l'ulna, dans le prolongement de la surface diaphysaire concave caractérisant la fosse anconée. L'*incisura trochlearis* est peu profonde.

Vue latérale : Les bords postérieur et proximal de l'olécrâne sont concaves. Le processus anconé de l'*incisura trochlearis* est plus saillant antérieurement que le *processus coronoideus* qui n'est pas très développé. L'*incisura trochlearis* est peu déprimée et petite, la partie distale étant oblique distallement. Enfin, selon les spécimens, la terminaison postéroproximale du processus olécrânien est plus haute que sa partie antéroproximale (figure I.2.12 – F, J). Cette variabilité pourrait être due à une variation intra-spécifique. Cependant, le spécimen NAP IV 185'11 semble posséder une morphologie légèrement différente que les autres spécimens, plus robuste et de plus grande taille. Ainsi, nous pouvons nous questionner quant à l'attribution de ce spécimen à l'espèce *Paranomalurus bishopi*, ce dernier pouvant appartenir à une espèce différente, non décrite jusqu'alors. Afin de statuer sur cette appartenance taxonomique, il est nécessaire d'avoir un échantillonnage plus important, permettant une

différenciation claire entre variation intra-spécifique et établissement d'une nouvelle espèce Miocène.

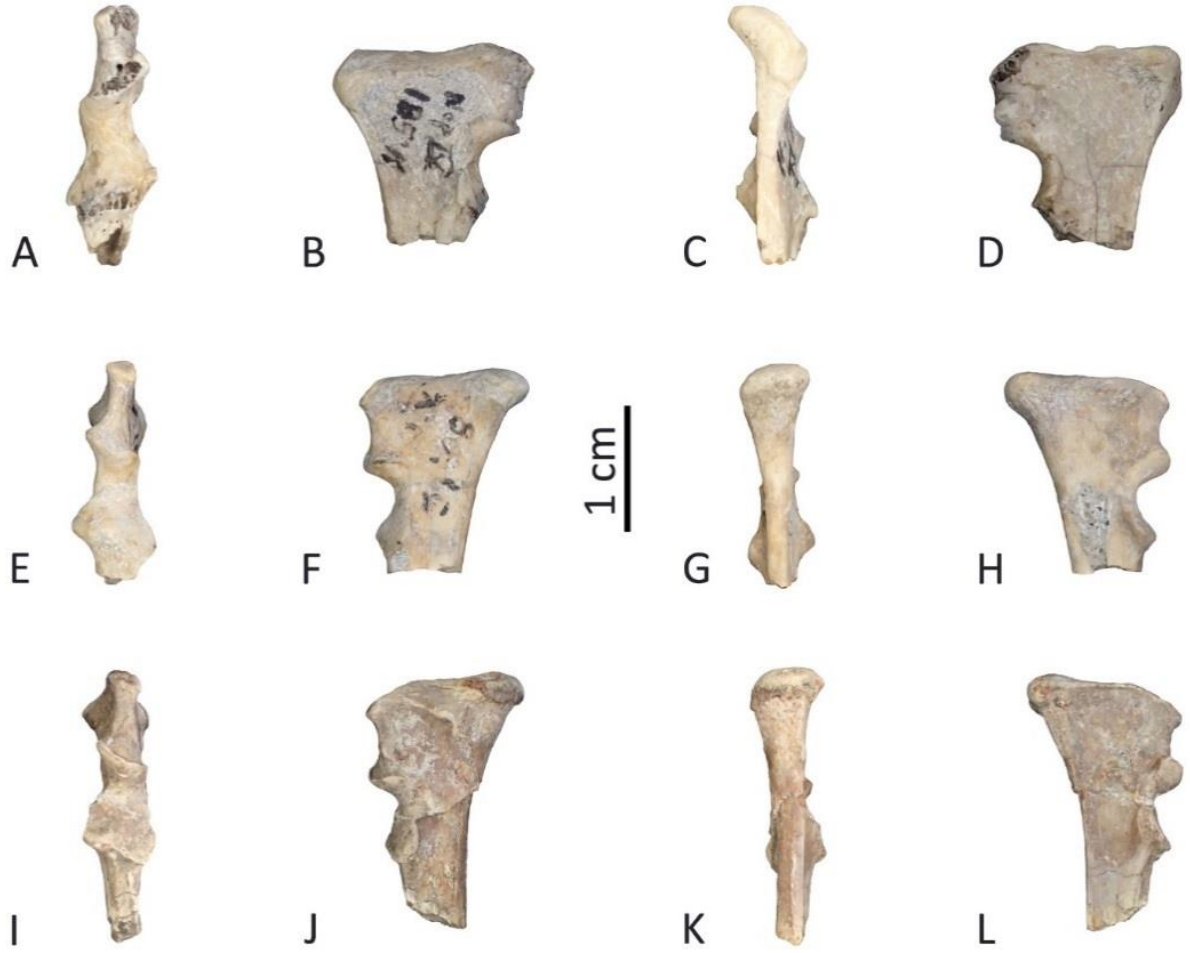


Figure 3 : Ulnas proximaux de *Paranomalurus bishopi*. NAP IV 185'11 : ulna proximal droit. A - Vue antérieure, B - Vue latérale, C - Vue postérieure, D - Vue médiale. NAP V 51'03, ulna proximal gauche. E - Vue antérieure, F – Vue latérale, G – Vue postérieure, H – Vue médiale. NAP XV 64'12, ulna proximal gauche. I – Vue antérieure, J – Vue latérale, K – Vue postérieure, L – Vue médiale.

Fémur (figure I.2.13) **:** Seul un fémur proximal a été retrouvé et identifié comme appartenant à *Paranomalurus bishopi*.

Matériel attribué : NAP XV 152'12

Vue antérieure : Le *tuberculus major* est situé plus bas que la *caput femoris*. Son bord proximal est oblique proximomédialement à distolatéralement, et présente une tubérosité marquée. La tête fémorale est proéminente et globuleuse, plus large que haute. La surface articulaire de la tête fémorale s'étend jusqu'au bord proximal du col fémoral, court et large. L'encoche

proximale située entre le col fémoral et le *tuberculus major* est étroite, profonde en forme de V. Le *tuberculus minus* est saillant médialement. La surface latérale conservée est presque rectiligne, légèrement concave, mais ne permet pas d'attester de la présence d'un troisième trochanter.

Vue postérieure : La *fossa trochanterica* est profonde, ne s'étendant pas jusqu'au *tuberculus minus*. Le cou fémoral est court et large. La *crista intertrochanterica* est fortement marquée à la base du *tuberculus major*, et s'amenuise jusqu'au bord distal du *tuberculus minus*. La surface présente entre la *fossa trochanterica* et la *crista intertrochanterica* est plate. Le *tuberculus minus* est projeté médialement.

Vue médiale : Le col et la tête fémorale sont légèrement projetés antérieurement. La *fovea capitis* est ronde et large. Le *tuberculus minus* est légèrement projeté postéro-médialement.

Vue latérale : Le *tuberculus major* est peu épais, son extrémité proximale est marquée par une tubérosité. Il semble plus fortement projeté antérieurement que la tête fémorale. Un léger renflement est observé à sa base postérolatérale.

Figure 4 : Fémur proximal gauche de *Paranomalurus bishopi*. NAP XV 152'12, A – Vue antérieure, B – Vue médiale, C – Vue postérieure, D – Vue latérale.

III. Description dentaire de l'espèce *Paranomalurus walkeri* Lavocat, 1973

Diagnose : *Dents supérieures de même dessin que celles de* Paranomalurus bishopi*, mais de dimensions plus faibles.*
Dents inférieures nettement plus longues que larges, à vallée antérieure plus courte, limitant par un antéroconide saillant et situé notablement en retrait du bord labial un sinus labial de l'antéroconide bien marqué.

1. Description dentaire

Formule dentaire : 1.0.1.3/1.0.1.3

Matériel attribué : NAP IV 64 428, NAP IV 108'13, NAP IV 68'14, NAP V 145'13, NAP V 172'15, NAP XV 146'09, NAP XV 6'12, NAP XV 36'18, NAP XXXI 56'16.

Les dents supérieures et inférieures des spécimens appartenant à cette espèce possèdent les mêmes structures que *Paranomalurus bishopi*. Seule l'organisation de la partie antérieure des dents inférieures présente de légères variations.

La morphologie dentaire est présentée dans les figures I.2.14 et I.2.15.

P4 : La P4, plutôt quadrangulaire, est de plus petites dimensions que les molaires. Comme pour les molaires, les cuspides principales sont peu développées et confondues avec les crêtes présentes sur la dent. Le protocône et l'hypocône sont faiblement rapprochés, entraînant un raccourcissement du bord lingual par rapport au bord buccal. A partir de la face antérieure du protocône s'étend l'antérolophe qui constitue la muraille de la dent. Avec l'usure, il peut fusionner avec le paracône. Le protolophe prend son origine sur la face postérieure du protocône et descend jusqu'au paracône, formant une première vallée antérieure ouverte buccalement en cas d'usure faible. Le néo-endolophe rejoint le bras antérieur de l'hypocône, connectant ainsi le protocône à l'hypocône. Au centre de la dent est présent un mésolophule transversal dont l'extrémité buccale se connecte à un mésostyle individualisé. Cette crête fusionne avec le métalophe sur sa partie linguale, pour former une bifurcation en Y sur la partie postérieure de la dent. Le mésostyle se soude au paracône avec l'usure, fermant une deuxième vallée buccalement. Le métalophe est issu de la face antérieure de l'hypocône et rejoint le métacône. Cette crête se courbe en son centre en direction postérobuccale, pour reprendre par la suite une direction transversale jusqu'au métacône. Le mésostyle et le métacône ne sont pas soudés, laissant une demi-vallée ouverte buccalement. Le postérolophe descend de la face postérieure de l'hypocône jusqu'au métacône sans s'y souder. En cas d'usure avancée, le postérolophe fusionne avec le métacône, fermant la vallée postérieure.

M1 : la M1 possède les mêmes structures que la prémolaire. Seule une variation est visible au niveau du protocône et de l'hypocône : ces cuspides sont plus espacées l'une de l'autre, donnant une forme carrée à la dent puisque le bord lingual est aussi long que le bord buccal.

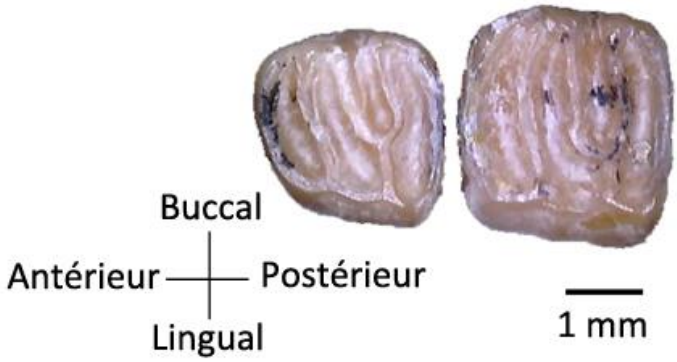


Figure I.2.14: NAP V 172'15 - P4 et M1 gauches de *Paranomalurus walkeri* (vue occlusale).

p4 : La partie antérieure de la prémolaire est plus étroite bucco-lingualement que la partie postérieure. A partir du protoconide s'étendent trois crêtes : l'antérolophide, le métalophulide II et l'ectolophide. L'antérolophide est issu de la face antérieure du protoconide et rejoint celle du métaconide. A l'extrémité linguale de cette crête se situe un antéroconide peu développé. Le métalophulide II prend son origine sur la face linguale du tubercule, pour aller fusionner avec le métaconide. Ainsi, une première vallée fermée, peu profonde, est délimitée lingualement. L'ectolophide s'étend de la face postérieure du protoconide pour rejoindre le bras antérieur de l'hypoconide, connectant ainsi le protoconide à l'hypoconide. A partir de l'ectolophide descend le mésolophide transversal, jusqu'à un mésostylide individualisé sur la face linguale de la dent. Avec l'usure, ce tubercule accessoire fusionne avec le métaconide, fermant ainsi une deuxième vallée. Deux crêtes sont issues de l'hypoconide : l'hypolophide et le postérolophide. L'hypolophide rejoint l'entoconide sur sa partie buccale ; ce dernier ne rejoignant pas le mésostylide, laissant ainsi une troisième vallée médiane ouverte lingualement. Cette dernière est séparée du sinus externe par la jonction entre le bras antérieur de l'hypoconide et l'ectolophide. Le postérolophide forme la muraille postérieure de la dent et rejoint la face postérieure de l'entoconide, fermant une dernière vallée lingualement.

m1-m2 : Le protoconide et l'hypoconide sont pincés antéropostérieurement et dirigés antérobuccalement. Deux crêtes forment une bifurcation en Y au niveau de la face antérieure du protoconide : l'antérolophide et le métalophulide II. L'antérolophide possède à son extrémité buccale un antéroconide peu développé, plus antérieur que le protoconide. Cette crête rejoint le métaconide sur le bord lingual de la dent. Le métalophulide II s'étend jusqu'au

métaconide, fermant ainsi une première vallée plus courte que les autres. Un ectolophide courbe prend son origine sur la face postérieure du protoconide pour aller rejoindre le bras antérieur de l'hypoconide, formant ainsi une séparation entre le sinus externe en forme de U et les vallées. Le sinus est large et peu profond. Le mésolophide s'étend transversalement à l'ectolophide jusqu'au mésostylide. Avec l'usure, le mésostylide se soude au métaconide, fermant ainsi une deuxième vallée peu profonde. De même que pour le mésolophide, l'hypolophide est transversal et joint la face antérieure de l'hypoconide à l'entoconide. Ce tubercule est peu développé et confondu avec l'extrémité linguale de l'hypolophide. Il ne fusionne pas avec le mésostylide, laissant une troisième vallée ouverte lingualement. Le postérolophide s'étend de la face postérieure de l'hypoconide et rejoint l'entoconide, fermant une quatrième vallée.

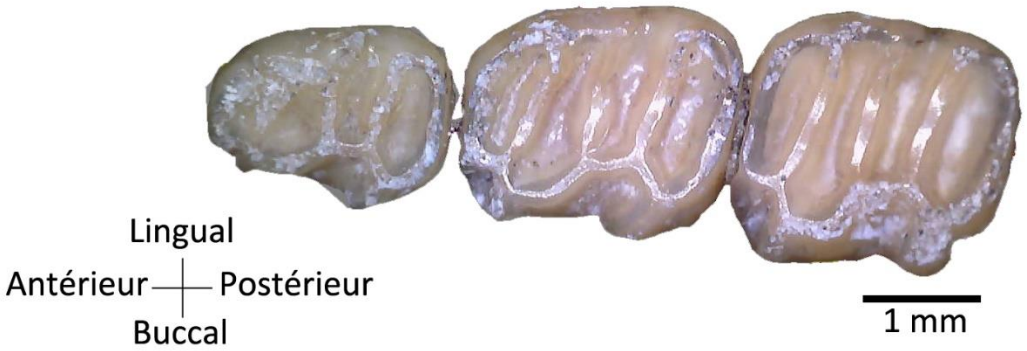


Figure I.2.15 : NAP XV 6'12 - Rangée dentaire inférieure gauche de *Paranomalurus walkeri* (p4-m2) (vue occlusale).

2. Description des restes osseux

Mandibule (figure I.2.16) **:** Les mandibules récoltées sont fragmentaires, aucune ne présentant la branche montante. La morphologie générale est proche de celle de l'espèce *Paranomalurus bishopi* décrite dans la partie précédente.

Matériel attribué : NAP XV 146'09, NAP XV 6'12

Vue latérale : La mandibule est haute. Une couche d'émail recouvre la partie antérieure de l'incisive. On observe un foramen mentonnier ovoïde dans la partie antérieure de la mandibule, situé antérieurement à la p4. La surface de la rangée dentaire jugale est horizontale, la prémolaire et molaires orientées dans le même plan.

Vue linguale : L'incisive est comprimée bucco-lingualement. La couche d'émail présente sur la surface antérieure ne s'étend pas jusque la moitié de sa surface linguale. L'extrémité radiculaire de cette dent s'étend au-delà de la m3.

Vue occlusale : La rangée dentaire se situe dans le même plan que l'incisive. La mandibule est fine et étroite.

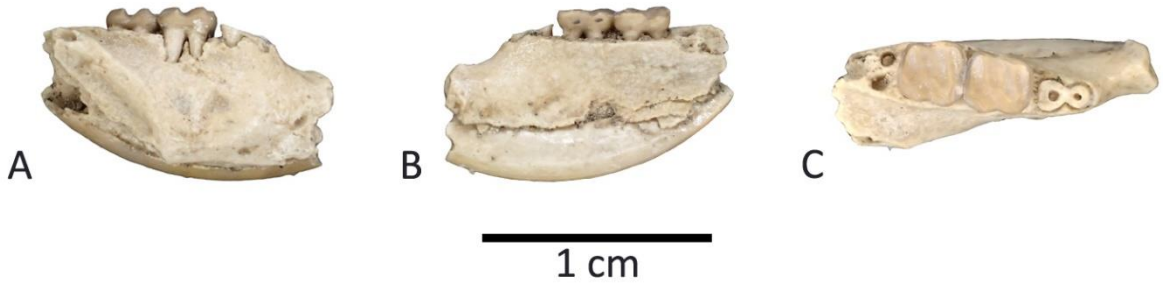


Figure 5 : Hémimandibule droite de *Paranomalurus walkeri*. NAP XV 146'09, A - Vue buccale, B - Vue linguale, C - Vue occlusale.

Fémur (figure I.2.17) **:** Seuls des fémurs proximaux ont été découverts. La morphologie est proche de celle des spécimens rapportés à l'espèce *Paranomalurus bishopi*, mais sont plus graciles, ceci étant probablement liée au fait que *Paranomalurus walkeri* est une espèce plus petite.

Matériel attribué : NAP XV 375'08, NAP XV 99'09

En dehors d'une gracilité plus prononcée chez *Paranomalurus walkeri*, la morphologie du fémur présente quelques différences. Le bord latéral est plus concave chez *Paranomalurus walkeri*, et un troisième trochanter légèrement développé est présent. Toutefois, comme précisé plus haut, le fémur de *Paranomalurus bishopi*, étant cassé, on ne peut pas statuer sur la présence ou l'absence du troisième trochanter ; cependant, son bord latéral reste plus rectiligne que chez NAP XV 375'08 et NAP XV 99'09. La *fovea capitis* est plus petite chez *Paranomalurus walkeri*, ovoïde chez cette dernière. L'organisation entre la *crista intertrochanterica* et la *fossa trochanterica* est identique à celle de *Paranomalurus bishopi*, mais la *crista intertrochanterica* est moins marquée, se confondant presque avec la diaphyse fémorale dans sa partie distale chez NAP XV 99'09. Le *tuberculus minus* est fortement développé et projeté postéro-médialement.

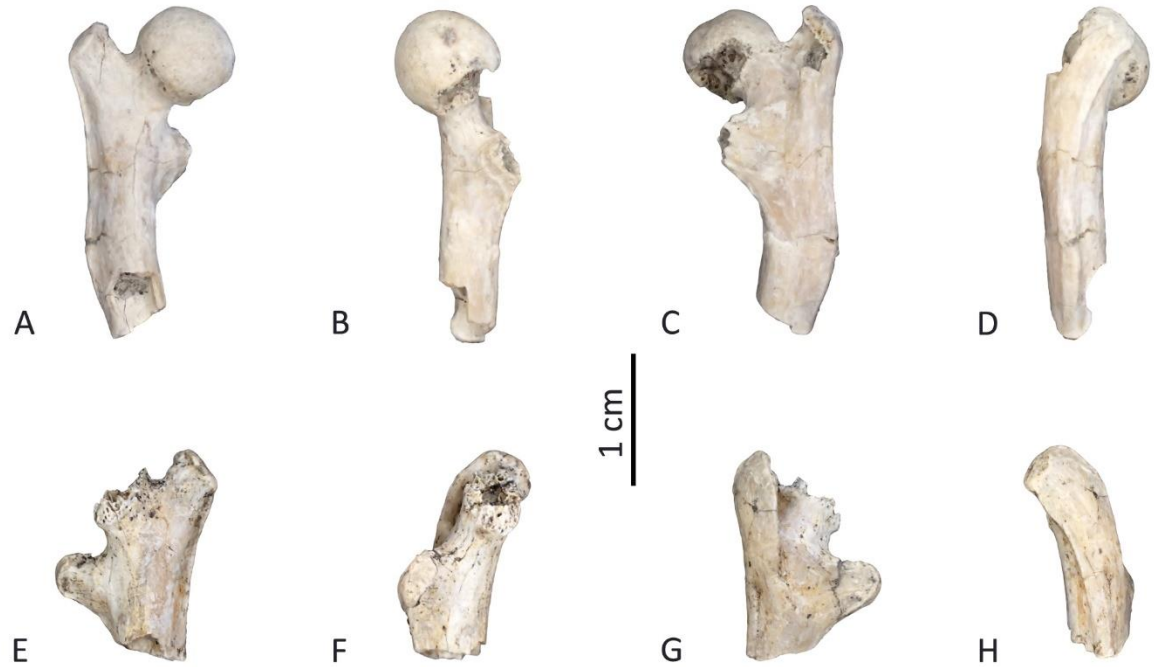


Figure I.2.17 : Fémurs proximaux de *Paranomalurus walkeri*. NAP XV 99'09 (A-D), fémur proximal droit : A - Vue antérieure, B - Vue médiale, C - Vue postérieure, D - Vue latérale. NAP XV 375’08 (E-H), fémur proximal gauche : E – Vue antérieure, F – Vue médiale, G – Vue postérieure, H – Vue latérale.

IV. Description de l’espèce *Nonanomalurus soniae* (Lavocat, 1973)

Diagnose selon Lavocat 1973 : *Anomaluroidea de taille assez grande, comparable à* Paranomalurus bishopi*. Molaires séparées en deux lobes par la vallée II ouverte labialement et lingualement. Crêtes III et V traversant toute la dent, crête IV plus courte, libre lingualement ou soudée tantôt à la crête III, tantôt à la V.*

Mandibule et dents inférieures attribuées : mandibule moins massive que celle de Paranomalurus bishopi*. Condyle articulaire à l’extrémité d’un long pédoncule osseux. Eléments du trigonide encore bien discernables. Sinus externe tendant à confluer avec la vallée III. Crête du métaconide n’atteignant pas le protoconide, mais s’arrêtant à mi-largeur de la couronne et soudée souvent par son extrémité au cingulum antérieur, à m1, disparaissant entièrement ou presque, à m2-3.*

1. Description dentaire

Formule dentaire : 1.0.1.3/1.0.1.3

Matériel attribué : NAP I 58 308, NAP IV 52'07, NAP IV 60'09, NAP IV 14'18, NAP V 8'04, NAP V 140'11, NAP V 245'11, NAP V 83'12, NAP V 155'14, NAP XV 36'11.

La morphologie dentaire est présentée dans les figures I.2.18 et I.2.19.

P4 : La P4 présente la même organisation générale que les molaires, mais avec une légère différence due à un bord lingual plus court que le bord distal en raison du rapprochement du protocône et de l'hypocône. Deux crêtes sont issues du protocône : l'antérolophe qui constitue la muraille antérieure de la dent et le protolophe qui rejoint la face linguale du paracône. Ces deux crêtes sont courbes, leur moitié linguale oblique postérieurement. L'antérolophe ne rejoint pas le paracône, laissant ouverte buccalement une première vallée, sauf à un stade d'usure avancé. Une vallée médiane ouverte buccalement et lingualement sépare le trigone du talon. Cependant, l'usure dentaire peut provoquer la fusion entre le paracône et le mésostyle peu développé, fermant la vallée médiane buccalement. La partie postérieure de la P4 est constituée de trois crêtes : le mésolophule, le métalophe et le postérolophe. Le mésolophule connecte la face antérieure de l'hypocône au mésostyle, avec une variation selon les spécimens. En effet, dans certains cas, le mésolophule n'atteint pas le mésostyle, son extrémité buccale restant ainsi libre. Le métalophe prend son origine sur la face linguale du métacône, et s'étend jusqu'au centre de la vallée postérieure, sans se fusionner à l'hypocône. Le postérolophe issu de la face postérieure de l'hypocône et rejoint le métacône sans s'y souder. En cas d'usure avancée, l'extrémité buccale du postérolophe s'unit à cette cuspide, fermant buccalement la vallée postérieure.

M1-M2 : La M1 et la M2 présentent une organisation similaire sur les différentes structures dentaires. La M1 est carrée, tandis que la M2 est légèrement plus large que longue.

Le protocône est triangulaire et délimite le bord antérolingual de la dent. Deux crêtes parallèles se détachent de cette cuspide, une antérieure (l'antérolophe) et une postérieure (le protolophe). L'antérolophe constitue la muraille antérieure de la dent, et rejoint la face antérieure du paracône sans s'y souder, sauf en cas d'usure avancée, fermant buccalement une première vallée. Le protolophe s'étend de la face postérieure du protocône et rejoint le paracône. Le paracône est fusionné avec l'extrémité buccale du protolophe mais reste identifiable. Le protocône et l'hypocône sont séparés par un sinus interne plus ou moins étroit selon les spécimens, confondu avec la vallée II transversale et fine. La fusion entre la vallée II et le sinus traverse la totalité de la couronne, et isole le trigone du talon. L'hypocône

triangulaire est bien individualisé, et forme le bord postérolingual de la molaire. Deux crêtes s'en détachent : une antérieure (le bras antérieur de l'hypocône et une postérieure (le postérolophe). Le bras antérieur de l'hypocône est confondu avec le mésolophule.

La morphologie de la partie postérieure des molaires peut varier selon les spécimens. Ainsi, NAP XV 170'07 présente un mésolophule à extrémité buccale libre, s'arrêtant au milieu de la couronne sur la M1. Les extrémités buccales de la vallée II et III se rejoignent, et forment un V au centre de la dent. Sur la M2, le mésolophule rejoint la face linguale d'un mésostyle de petite taille pour s'y unir au cours de l'usure. La vallée II est isolée, ouverte lingualement et buccalement. A partir des mésolophule et mésostyle fusionnés, s'étire un métalophe court qui garde son extrémité linguale libre sur les deux molaires. Les vallées III et IV sont confondues à leur extrémité linguale, formant un V à la partie postérieure des molaires. Le postérolophe constitue le bord arrière des molaires, et rejoint la face linguale du métacône pour s'y unir. Le métacône forme le bord postérobuccal de la M1 et la M2.

Pour la plupart des autres spécimens, le mésolophule s'étend sur toute la largeur de la couronne pour se fusionner avec un petit mésostyle. Comme chez NAP XV 170'07, le métalophe est court, avec son extrémité linguale libre. Néanmoins, cette crête prend son origine sur la face linguale d'un métacône petit, mais individualisé. Le postérolophe constitue la muraille postérieure de la dent, et garde son extrémité buccale libre lorsque l'usure est limitée, contrairement à NAP XV 170'07 où le métacône est entièrement fusionné à cette crête.

M3 : La M3 est morphologiquement similaire aux autres molaires, à l'exception d'un rétrécissement bucco-lingual de sa partie postérieure. Selon les spécimens, le mésolophule atteint ou non le bord buccal de la dent.

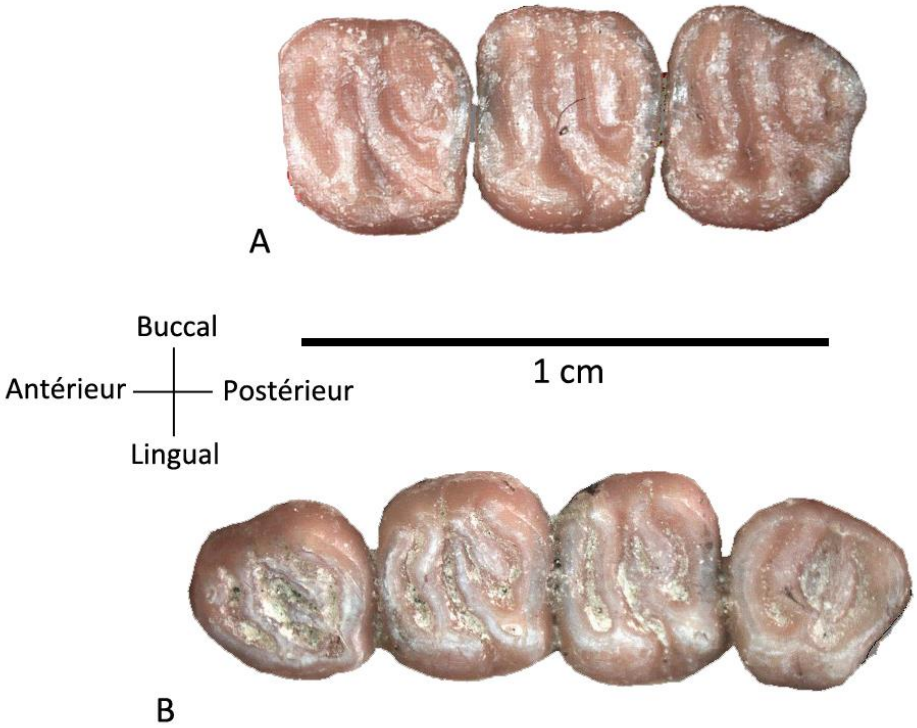


Figure I.2.18 : *Nonanomalurus soniae* - A : NAP V 140'11- Rangée dentaire supérieure gauche (M1-M3), vue mirroir. B : NAP XV 170'07- Rangée dentaire supérieure droite (P4-M3) (Vue miroir occlusale).

p4 : La p4 est plus étroite que les molaires et possède une partie antérieure plus réduite que la partie postérieure. Elle ressemble morphologiquement aux molaires.

La partie antérieure présente trois crêtes transversales, l'antérolophide, le métalophulide I et le métalophulide II. L'antérolophide forme la muraille antérieure de la prémolaire, et rejoint le métaconide pour s'y souder avec l'usure. Le protoconide et le métaconide sont connectés par le métalophulide I, crête non représentée dans la nomenclature de Marivaux *et al.* 2005. Une première vallée est formée par l'antérolophide et le métalophulide I, fermée lingualement en cas d'usure avancée. Le métalophulide II s'étend de la face postérieure du protoconide jusqu'au bord lingual de la prémolaire, sans rejoindre le métaconide. Une deuxième vallée est donc formée, ouverte lingualement. Il existe une variation chez certains spécimens comme NAP XV 170'07, où le métalophulide II s'étend du bord buccal de la dent jusqu'au bord lingual, sans fusionner avec la face postérieure du protoconide. L'extrémité buccale de cette crête et ce tubercule sont séparés par un sillon peu profond, disparaissant probablement avec l'usure. Le métalophulide II délimite antérieurement la vallée médiane fusionnée au sinuside externe, isolant le trigonide du talonide. Sur la partie postérieure,

l'hypoconide forme le bord postérobuccal de la prémolaire. De ce tubercule sont issues deux crêtes, une antérieure (l'hypolophulide I) et une postérieure (le postérolophide). L'hypolophulide I provenant de la face antérieure de l'hypoconide rejoint l'entoconide sur le bord lingual de la dent. Selon la nomenclature de Marivaux *et al*. 2005, cette crête est appelée « hypolophide ». Le postérolophide s'étend de la face postérieure de l'hypoconide jusqu'à l'entoconide, sans s'y unir. Ainsi, la vallée postérieure reste ouverte à son extrémité linguale.

m1-m2-m3 : Les molaires sont variables dans leur forme. Le talonide de la m3 est plus étroite que la partie antérieure, contrairement à ce que l'observe sur les m1 et m2. La m2 est plus large que longue, plus carrée que la m1. Toutefois, la morphologie des molaires est similaire.

Le protoconide et l'hypoconide sont triangulaires, séparés par le sinuside externe. Ce dernier est fusionné avec la vallée médiane, ouverte à son extrémité linguale, séparant ainsi le trigonide du talonide. Chez certains spécimens, une courte extension de la crête entre la face postérolinguale du protoconide et la face antérolinguale de l'hypoconide peut connecter ces deux cuspides principales à la m1 et m2, en lien probable avec l'état d'usure avancé des molaires.

A partir du protoconide se détachent deux crêtes, une antérieure (l'antérolophide) et une postérieure (le métalophulide II). L'antérolophide forme la muraille antérieure de la molaire, et rejoint la face antérieure du métaconide. Le métalophulide II se soude à la face postérieure du métaconide. Une troisième crête est présente entre l'antérolophide et le métalophulide II, partant de l'extrémité buccale de l'antérolophide pour rejoindre le métaconide au même point que l'antérolophide. Deux vallées fines sont donc délimitées par ces trois crêtes, la vallée I plus courte que la vallée II.

Sur le trigonide, deux crêtes se détachent de l'hypoconide. La première, l'hypolophulide I, s'étend à partir de la partie antérieure de l'hypoconide à l'entoconide sur le bord lingual de la dent. La deuxième crête, le postérolophide, se détache de la face postérieure de l'hypoconide et se fusionne à la face postérieure de l'entoconide. Selon l'état d'usure, le postérolophide, qui forme la muraille postérieure de la molaire, est uni ou non à cette dernière cuspide. Une quatrième vallée est ainsi délimitée par l'hypolophulide I et le postérolophide, de même profondeur que les trois premières vallées. Les proportions varient à la m3 en raison de l'étroitesse de sa partie postérieure.

Figure I.2.19 : NAP XV 170'07- Rangée dentaire inférieure droite (p4-m3) de *Nonanomalurus soniae* (vue miroir occlusale).

2. Description des restes osseux

Matériel attribué : NAP I 135’99, NAP V 20’98, NAP V 6’01, NAP V 49’10, NAP V 83’12, NAP XIII 8’14, NAP XV 170’07, NAP XV 201’08, NAP XV 59’16, NAP XXX 23’15, NAP XXXI 50’14, NAP XXXI 58’18, NAP XXXII 6’16, NAP XXXII 25’16.

La description du postcrânien a déjà été réalisée par Pickford *et al*., 2013, sur le squelette partiel du spécimen NAP XV 170’07. Les nouveaux restes étudiés ici, constitués d’humérus distaux et des parties proximales des ulna, présentent les mêmes caractéristiques décrites dans cette publication (figure I.2.20).

En effet, les parties distales de l’humérus présentent un *epicondylus medialis* saillant latéralement, au-dessus duquel on observe un foramen susépicondylien étiré proximodistalement. Malgré l’état de préservation, on remarque la présence d’une crête latérale développée à partir de l’*epicondylus lateralis.* Le capitulum est globuleux, plus large que la trochlée. Concernant l’ulna, on remarque un début de courbure au niveau de son bord postérieur. Les bords de l’*incisura trochlearis* sont marqués, la partie distale plus large que la partie proximale. L’extrémité proximale du processus olécrânien est oblique selon un axe proximo-médial/disto-latéral. L’*incisura radialis* est large, au bord distal arrondi.

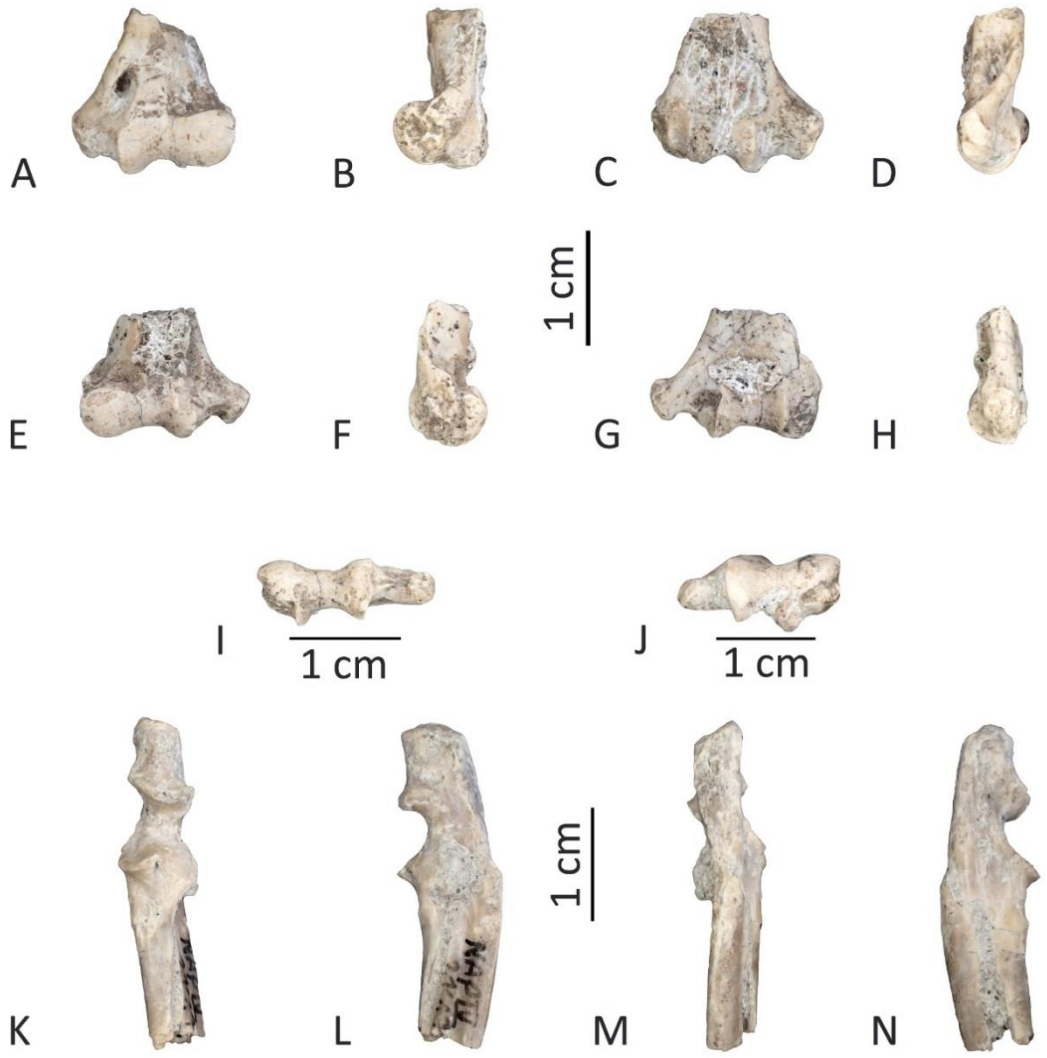


Figure I.2.20 : Humérus distaux et ulna proximal de *Nonanomalurus soniae*. NAP XXXI 58'18 (A-D, I) : humérus distal gauche, A – Vue antérieure, B – Vue latérale, C – Vue postérieure, D – Vue médiale, I – Vue distale. NAP XV 201’08 (E-H, J) : humérus distal droit, E – Vue antérieure, F – Vue latérale, G – Vue postérieure, H – Vue médiale, J – Vue distale. NAP IV 21’17 (K-N) : ulna gauche proximal, K – vue antérieure, L – Vue latérale, M – Vue postérieure, N – Vue médiale.

V. Description de l’espèce *Renefossor songhorensis* (Mein & Pickford, 2008)

Diagnose : *Incisives pro-odontes et étroites, jugum incisive supérieure allant jusqu’au milieu de la M3/.*

1. Description dentaire

FD : 1.0.1.3/1.0.1(2).3

Matériel attribué : NAP IV 121'09, NAP IV 124'17, NAP V 68'11, NAP IX 17'98, NAP XV 143'12, NAP XXXII 20'18

La morphologie dentaire est présentée dans la figure I.2.21.

Les dents de *Renefossor songhorensis* sont similaires à celles de *Bathyergoides neotertiarius*. Seules des différences sont présentes au niveau des dents jugales supérieures. En effet, ces dernières sont arrondies, presque aussi longues que larges. Le protocône et l'hypocône sont obliques vers l'arrière de la dent. Contrairement à l'espèce namibienne, l'espèce *Renefossor songhorensis* possède un paracône proéminent. Deux interprétations peuvent être proposées pour explique cette morphologie comme celle du métacône.

La première hypothèse suggère un métacône et un paracône proéminents, étirés transversalement, formant des crêtes transversales courtes avec l'usure. La deuxième interprétation mettrait en avant un métacône et un paracône non étirés transversalement. Ainsi, de l'extrémité linguale du métacône s'étendrait une crête courte à l'extrémité linguale libre : le métalophe.

De même, à partir de l'extrémité linguale du paracône s'étend une crête à l'extrémité linguale libre. Selon Gomes Rodrigues & Sumbera 2015, cette crête correspondrait au paralophe. Néanmoins, cette terminologie n'est utilisée dans aucune autre nomenclature et pourrait correspondre au protolophe, terme utilisé par Marivaux et *al*. 2005. Par rapport à celle de Wood & Wilson 1936, deux crêtes sont différenciées connectant le protocône au paracône : le protolophule I et le protolophule II. L'appellation « protolophe » pour cette crête permettrait ainsi d'annuler cette différenciation, par la présence d'une crête individuelle.

Cependant, le terme « paralophe » n'est certes pas utilisé dans les autres nomenclatures mais reste réaliste par le fait que cette crête est issue du paracône et ne rejoint pas le protocône, au même titre que le métalophe pour le métacône. Ce terme ne serait donc peut-être pas à exclure.

Ces discussions soulèvent deux questions : 1- Le paralophe serait-il homologue du protolophe ? 2- Est-il juste d'appeler « protolophe » une crête qui, dans certains cas, peut être différenciée en deux crêtes différentes (protolophules I et II) ? Seule une étude des homologies ainsi que du développement de ces structures dentaires permettrait d'avoir une réponse précise à ces interprétations.

La partie postérieure de la dent se présente comme la partie antérieure, avec une crête constituant la muraille postérieure : le postérolophe. Ce dernier est issu de la face postérieure de l'hypocône et rejoint la partie postérobuccale du métacône.

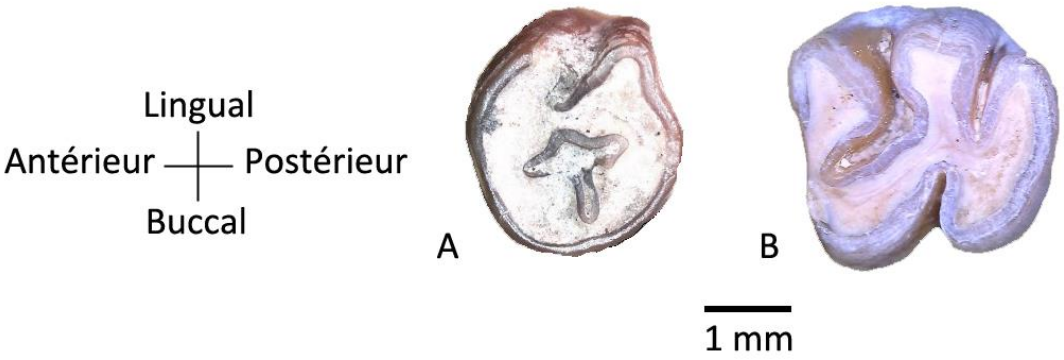


Figure I.2.21 : Molaires indéterminées de *Renefossor songhorensis* – A : NAP XV 300'08 - Molaire supérieure droite indéterminée, B : NAP IV 127'13 – Molaire inférieure gauche indéterminée (vues occlusales).

Les dents inférieures possèdent la même morphologie que celles de *Bathyergoides neotertiarius*, décrites dans la partie VI de ce chapitre.

2. Description des restes osseux

Mandibule (figure I.2.22) **:** Les mandibules découvertes sont fragmentaires. Seuls la partie antérieure de la branche montante et le corps mandibulaire sont connus ; le gonion n'est pas conservé. La robustesse de la mandibule de *Renefossor songhorensis* est comparable à celle de l'espèce namibienne *Bathyergoides neotertiarius*.

Matériel attribué : NAP IV 127'17, NAP V 61 372, NAP V 4'07, NAP V 99'10, NAP V 94'14, NAP IX 20'99, NAP XIII 7'14, NAP XXX 12'18.

Vue buccale : La mandibule n'est pas haute mais robuste. Un foramen mentonnier profond et circulaire est présent au niveau de la p4. La branche montante est fortement développée, portant une fosse massétérienne large, étendue sur toute la surface observable. Le bord ventral de cette branche est marqué. L'incisive possède une couche d'émail orangé sur sa face antérieure.

Vue linguale : L'incisive se prolonge tout le long du corps mandibulaire, au-delà de la m3. La rangée dentaire jugale est orientée selon un axe antéro-buccal à postéro-lingual. Les molaires

et prémolaires suivent le même plan au niveau de leur surface occlusale, oblique bucco-occlusalement à ventro-lingualement. A la base du corps mandibulaire, on observe plusieurs foramens ovoïdes et profonds.

Vue occlusale : La rangée dentaire jugale ne se situe pas dans l'axe de l'incisive. La branche montante est projetée latéralement.

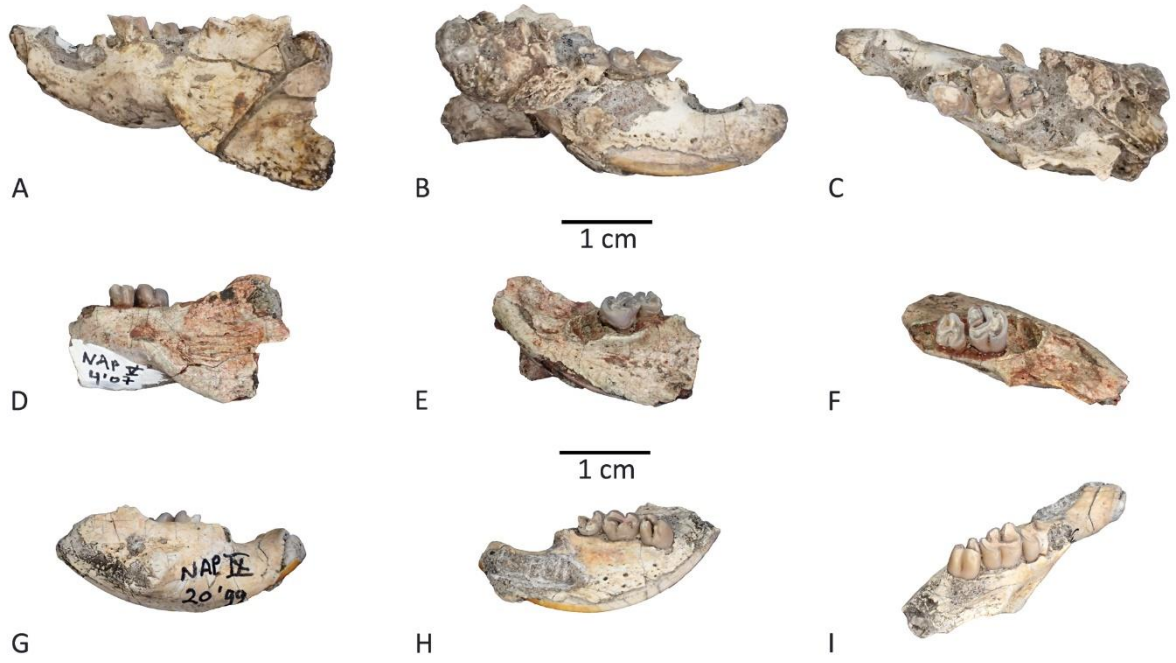


Figure I.2.22 : Hémimandibules de *Renefossor songhorensis*. NAP IV 124'17 (A-C) : hémimandibule gauche, A – Vue buccale, B – Vue linguale, C – Vue occlusale. NAP V 4'07 (D-F) : hémimandibule gauche, D – Vue buccale, E – Vue linguale, F – Vue occlusale. NAP IX 20'99 (G-I) : hémimandibule droite, G – Vue buccale, H – Vue linguale, I – Vue occlusale.

Aucun reste postcrânien n'a été identifié dans le matériel d'étude.

VI. Description dentaire de l'espèce *Bathyergoides neotertiarius* (Stromer, 1923)

Diagnose amendée par Lavocat, 1973 : *La série complète des dents jugales inférieures est de 5 dents ; il y a 4 dents jugales supérieures à 4 crêtes, la crête du paracône généralement séparée du protocône, parfois unie après usure ; crête du métacône toujours séparée. Crâne très élevé, à forme en coin très caractéristique. Région postérieure du crâne très raccourcie antéropostérieurement. Grand foramen infra-orbitaire. Incisive supérieure puissante arrivant*

jusqu'au-dessus de la racine de la M3. Incisive inférieure touchant la face inférieure du condyle, antérieurement à celui-ci.

FD : 1.0.1.3/1.0.1.3

Matériel attribué : LT 449'96, LT 200'98, LT 42'07, LT 58'08, LT 60'16, LT 50'19, GT 34'03, GT 50'06.

La morphologie dentaire est présentée dans les figures I.2.23 et I.2.24. Une discussion sur les variations dans les différentes nomenclatures est présentée dans le chapitre III, et ne sera pas abordée dans cette partie.

Les prémolaires et molaires présentent les mêmes structures, avec les p4/P4 plus petites que les molaires. Les m2/M2 sont plus grandes que les autres dents, suivies d'une diminution de longueur et de largeur des m3/M3. Ces dernières sont plus petites postérieurement qu'antérieurement.

P4-M1-M2-M3 : Les prémolaires et molaires sont plus larges que longues. Selon l'usure, une fosse centrale est présente, allant d'une forme en arc de cercle à un cercle de petite taille en cas d'usure avancée. Le protocône et l'hypocône sont connectés par un court endolophe. Le sinus lingual est peu développé, étroit, lorsque l'usure est faible. A partir du protocône s'étend l'antérolophe qui rejoint la face antérieure du paracône. Cette crête constitue la muraille antérieure de la dent, fusionnée avec le paracône. Le paracône et le métacône sont situés sur le bord buccal des dents, centrés sur ce bord. Ces cuspides tendent à fusionner avec l'usure. Le métacône est plus proéminent que le paracône. Deux interprétations sont possibles pour expliquer la morphologie du métacône: 1- Le métacône proéminent est étiré transversalement. Avec l'usure, cette cuspide se présente comme une courte crête transversale ; 2- Le métacône n'est pas étiré transversalement. De son extrémité linguale s'étire une crête courte jusqu'à l'extrémité linguale libre : le métalophe. Ces interprétations font l'objet d'une discussion dans le chapitre 3.
La partie postérieure de la dent est similaire à la partie antérieure, avec une crête constituant la muraille postérieure : le postérolophe. Ce dernier s'étend de la face postérieure de l'hypocône jusqu'à la partie postérobuccale du métacône.

Figure I.2.23 : LT 42'07 - Rangée dentaire supérieure gauche (P4-M2) de *Bathyergoides neotertiarius* (vue occlusale).

p4-m1-m2-m3 : la p4 et les molaires possèdent les mêmes structures. La p4 est plus étroite antérieurement que postérieurement, lui donnant un aspect plus allongé que les molaires. Les dents jugales inférieures possèdent trois crêtes principales lorsqu'elles sont usées. Sur les molaires, on observe un rétrécissement de la partie postérieure, le postérolophide étant plus court que les deux premières crêtes. Ce rétrécissement est plus marqué à la m3. Le protoconide et l'hypoconide sont proéminents. Ces cuspides sont connectées par un ectolophide court. Ces cuspides délimitent le sinuside externe, étroit, en forme de V, oblique vers l'arrière de la dent. Sur la p4, le métaconide est projeté vers l'avant et forme le bord antérieur de la dent. La partie antérieure de la dent est plus étroite que la partie postérieure. L'entoconide est proéminent. Avec l'usure, la fusion entre l'hypoconide, l'entolophide et l'entoconide forme une seconde crête centrale. Le postérolophide est issu de la face postérieure de l'hypoconide et s'étend jusqu'au bord lingual de la dent, son extrémité linguale reste libre. Le bord postérieur de la dent est plus court que son bord antérieur. A un stade d'usure avancée, le « complexe » hypoconide/entolophide/entoconide/postérolophide fusionne pour laisser un bassin postérieur de dentine. De plus, le stade d'usure final induit une fusion de toutes les structures de la dent, ne laissant qu'un bassin de dentine sur toute la surface occlusale.

Figure I.2.24 : Molaires de *Bathyergoides neotertiarius*. A : LT 58'08 – m2 et m3 gauches (Vue miroir); B : GT 34'03 - p4, m1 et m2 droites (vue occlusales).

Certaines variations sont présentes selon les spécimens, leur âge permettant d'avoir plus d'informations au niveau de la morphologie avant usure. Le spécimen juvénile LT 449'96 présente des p4 et m1 peu usées, en cours de croissance (figure I.2.25). L'usure peu prononcée de ce spécimen permet de mettre en avant l'absence de crête entre le protoconide et le métaconide. Sur la p4, le protoconide et le métaconide accolés forment la paroi antérieure de la dent, le métaconide étant saillant antérieurement. Le reste de la prémolaire correspond à la description donnée pour les autres spécimens.

A la m1, un tubercule accessoire est présent entre le protoconide et le métaconide, correspondant à un antéroconide peu développé. Avec l'usure, ces tubercules forment une crête, appelée métalophulide I par Gomes Rodrigues et Sumbera 2015. La description du reste de la dent correspond à celle proposée précédemment.

Cette morphologie suggère plusieurs questions : 1- Est-il correct de garder cette dénomination sachant que cette crête correspond à une « vraie » structure chez d'autres espèces et n'est pas seulement un résultat de l'usure de deux tubercules principaux ? 2 - Cette variation fait-elle partie de la variabilité spécifique ou bien est-elle présente seulement chez les juvéniles, le métalophulide I se développant tardivement ? 3 – Serait-il possible que la prémolaire déciduale ait été remplacée par une prémolaire définitive? Ici encore, l'étude du développement dentaire s'avère nécessaire pour répondre à ces interrogations.

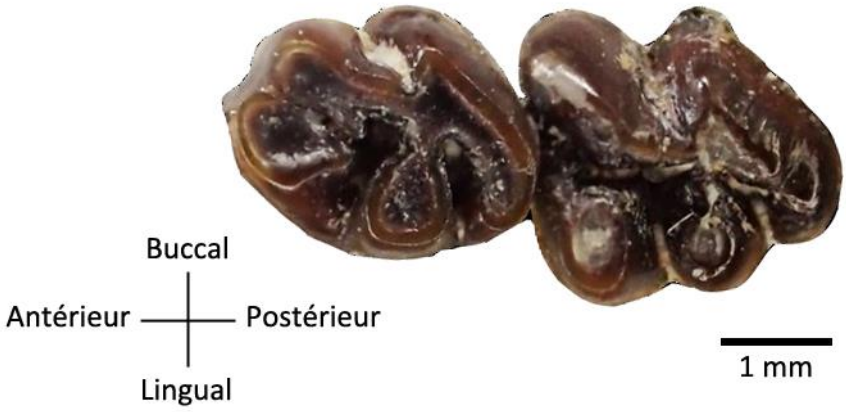


Figure I.2.25 : LT 449'96 – p4 et m1 gauches de *Bathyergoides neotertiarius* (juvénile, Vue miroir) (vue occlusale).

Description squelettique

Matériel attribué : GT 50’06, GT 28’17, LT 449’96, LT 200’98, LT 38’04, LT 60’16, LT 50’19.

La description du postcrânien suit celle détaillée dans le chapitre 3. Les spécimens supplémentaires étudiés suivent les mêmes caractéristiques que le spécimen GT 50’06 décrit dans cette étude.

Chapitre 3 : Description d'un squelette partiel de *Bathyergoides neotertiarius* (Stromer, 1923) et implications comportementales

Cette partie a fait l'objet d'un article soumis à la revue *Geodiversitas* en Juin 2020 et se concentre sur un squelette partiel appartenant à l'espèce *Bathyergoides neotertiarius*, retrouvé à Grillental GT Carrière en 2005.

Auteurs : Laura Bento Da Costa et Brigitte Senut

RESUME

Essentiellement connue par des restes dentaires, l'espèce *Bathyergoides neotertiarius* Stromer, 1923 (Bathyergidae, Rodentia) est largement représentée dans les sites du Miocène inférieur, notamment dans les localités d'Elisabethfeld, Grillental et Langental (Désert du Namib, Namibie). Sur la base de la morphologie dentaire, cette espèce appartient aux Bathyergidae, famille actuelle représentée par les rats taupes africains, qui ont développé un mode de vie fouisseur, essentiellement souterrain. La découverte d'un squelette en connexion dans la localité de GT Carrière (Grillental) permet pour la première fois de décrire le matériel postcrânien de *Bathyergoides neotertiarius*. Les comparaisons avec les rongeurs actuels suggèrent un comportement similaire chez les espèces miocènes, montrant des adaptations au fouissage utilisant principalement le complexe crâne/mandibule/incisives, mis en évidence par une robustesse accentuée de ces structures. Les résultats des analyses sur le postcrânien confirment cette hypothèse, montrant un membre antérieur robuste, probablement utilisé dans l'extraction de matériel durant le fouissage. Cependant, une différence est présente dans la robustesse du membre postérieur, gracile chez GT 50'06, mais possédant une saillie proéminente pour l'insertion du *m. popliteus*, suggérant une importante stabilisation du genou ainsi qu'une rotation interne du membre permettant le maintien de la posture dans les terriers. La présence d'une longue queue distingue l'espèce Miocène inférieur des rongeurs souterrains actuels qui ont des queues courtes, mais la rapproche des rongeurs semi-fouisseurs scratch-diggers (fouisseurs avec les membres antérieurs) tels que *Cricetomys gambianus*.

Ainsi, le spécimen GT 50’06 montre des adaptations claires au fouissage, avec une morphologie proche des chisel-tooth diggers, mais montrant cependant des caractéristiques utiles pour l’utilisation de la stratégie de scratch-digging.

ABSTRACT

Essentially known from dental remains, the species *Bathyergoides neotertiarius* Stromer, 1923 (Bathyergidae, Rodentia) is widely recorded in Lower Miocene sites, notably in the localities of Elisabethfeld, Grillental and Langental (Namib Desert, Namibia). On the basis of dental morphology, this species belongs to the Bathyergidae, an extant family represented by the mole rats, which developed a fossorial, predominantly subterranean lifestyle. The discovery of a skeleton in connexion at the locality of GT Carrière (Grillental) permits description for the first time of the postcranials of *Bathyergoides neotertiarius*. Comparisons with extant rodent species suggest a similar behaviour to the Miocene ones, showing burrowing adaptations using principally the skull/mandible/incisor complex, evidenced by an accentuated robustness of these structures. The results of the postcranial analysis confirm the previous hypothesis, showing a robust anterior limb, probably used for the extraction of material during digging. However, a difference is seen in the robustness of the hind limb, being gracile in GT 50’06, but showing a prominent *m popliteus* process, which suggests an important stabilization of the knee joint and an internal rotation of the lower limb allowing postural control in the burrows. The presence of a long tail distinguishes the lower Miocene species from the extant subterranean rodents which exhibit short tails and recalls the morphology seen in modern semi-fossorial scratch-diggers such as *Cricetomys gambianus*. Thus, the specimen GT 50’06 shows clear fossorial adaptations, with a morphology close to the chisel-tooth diggers but exhibiting characteristics useful for a scratch-digging strategy.

Mots clés : Rodentia, Bathyergidae, Namibie, Grillental, Miocène inférieur, morphologie dentaire, morphologie postcrânienne, fouissage.

Key words: Rodentia, Bathyergidae, Namibia, Grillental, Lower Miocene, dental morphology, postcranial morphology, fossorial adaptations.

INTRODUCTION

Well known in Subsaharan Africa, Bathyergids are today represented by the African mole rats. They are found in different kinds of habitats, from open forested environments to savannas

and arid semi-desert/desert landscapes (Happold *et al*. 2013). Bathyergids are exclusively fossorial, a behaviour reflected in the morphology of the skull and mandible which are robust and bear large incisors for burrowing activities (Stuart & Stuart 2015). Since 1992, surveys of the Namibia Palaeontology Expedition in the Lower Miocene of the Sperrgebiet (Forbidden Area due to diamond mining activities) have yielded a rich microfauna, including remains of several rodent families (Diamantomyidae, Thryonomyidae, Sciuridae, Cricetidae, Pedetidae and Bathyergidae) (Stromer 1926; Pickford & Senut 2000). The fossils described herein were found at Grillental, Elisabethfeld, Fiskus and Langental (aged between 20 and 19 million years) which are located in the Northern Sperrgebiet (South of Lüderitz, Namibia)(Pickford & Senut 2000). Most of the bathyergid specimens are represented by craniodental and mandibular remains, belonging to the species *Bathyergoides neotertiarius* erected by Stromer in 1923 on the basis of two fragments of mandibles and an m2 (belonging to the right mandibular fragment) discovered at Langental. The main characteristics of *Bathyergoides neotertiarius* are: a high skull, large infraorbital foramen, five lower cheek teeth with three principal crests, four upper ones with four crests, the robust incisors extending beyond the M3 (Stromer, 1923; Lavocat, 1973). More recently, new craniodental and mandibular specimens were studied by Mein & Pickford (2008). However, no postcranial remains were described. This is why the discovery at Grillental in 2006 of a partial skeleton in connection, gives the opportunity to fill this gap and the possibility to apprehend the behaviour of the fossil species.

GEOLOGY

Dated at 20 to 19 million years (Lower Miocene) by biochronology, Grillental is located in the North of the Sperrgebiet Area 1 within the Namib Desert (Namibia) (Fig. 1). This site was formed in a flood-plain context, within the Proto-Kaukausib drainage in which fluvial sediments accumulated (Pickford & Senut 2000). The Oligocene palaeovalley was filled by Miocene sediments consisting of green clays overlying the basement and which are overlain by coarse-grained fluvial sands. A large deposit of travertine and aeolianites unconformably overlying the fossiliferous clays is observed in the West of Grillental (Pickford 2008).

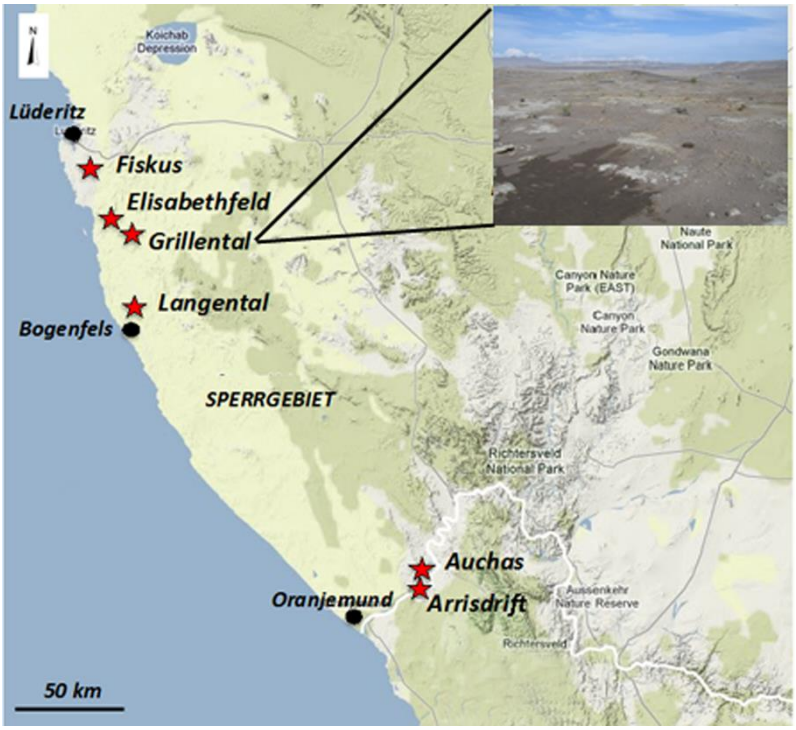


Figure 1: Map of the Sperrgebiet (Diamond Area 1, Namib Desert, Namibia) and location of the palaeontological sites (modified after Roche 2012).

At Grillental, several localities have been identified among which, GT Carrière yielded the specimen studied herein (Fig. 2, 3).

Figure 2. GT Carrière. At the base of the dune, the green clay levels yielded the fossils.

Figure 3. Skeleton of *Bathyergoides neotertiarius* (Stromer, 1923) (GT 50'06) *in situ* when discovered.

MATERIALS AND METHODS

Collected in January 2006, the partial skeleton in connection GT 50'06, preserves the skull, the two hemi-mandibles and some postcranial elements. Different nomenclatures have been used for the descriptions: for the teeth, Rodrigues & Sumbera, 2015, adapted from Mein & Pickford (2008) and for cranial and postcranial remains, Grassé & Gabe (1967) and Kahle *et al.* (1992).

Measurements and pictures were taken with a Q-Scope Digital Microscope QS.90200-P calibrated in millimetres (mm), for the small dental and postcranial specimens. The skeletal fragments were measured with calipers, and images were taken with an Olympus Tough 4 camera (Fig. 4).

Two morphological indices have been used for the humeral comparisons between the fossil and extant specimens: the epicondyle index and the humeral robusticity index, established by Price (1993). The epicondyle index is the ratio between the width of the distal epiphysis and the total length of the humerus. It indicates the available surface for the insertion of the flexor, pronator and supinator muscles of the fore-arm involved in fossorial activities. The humeral robusticity index shows the ability of the humeral shaft to resist bending and shearing stresses. This index represents the ratio between the width of the shaft and the total length of the humerus (Price 1993; Lagaria & Youlatos 2006) (Fig. 4).

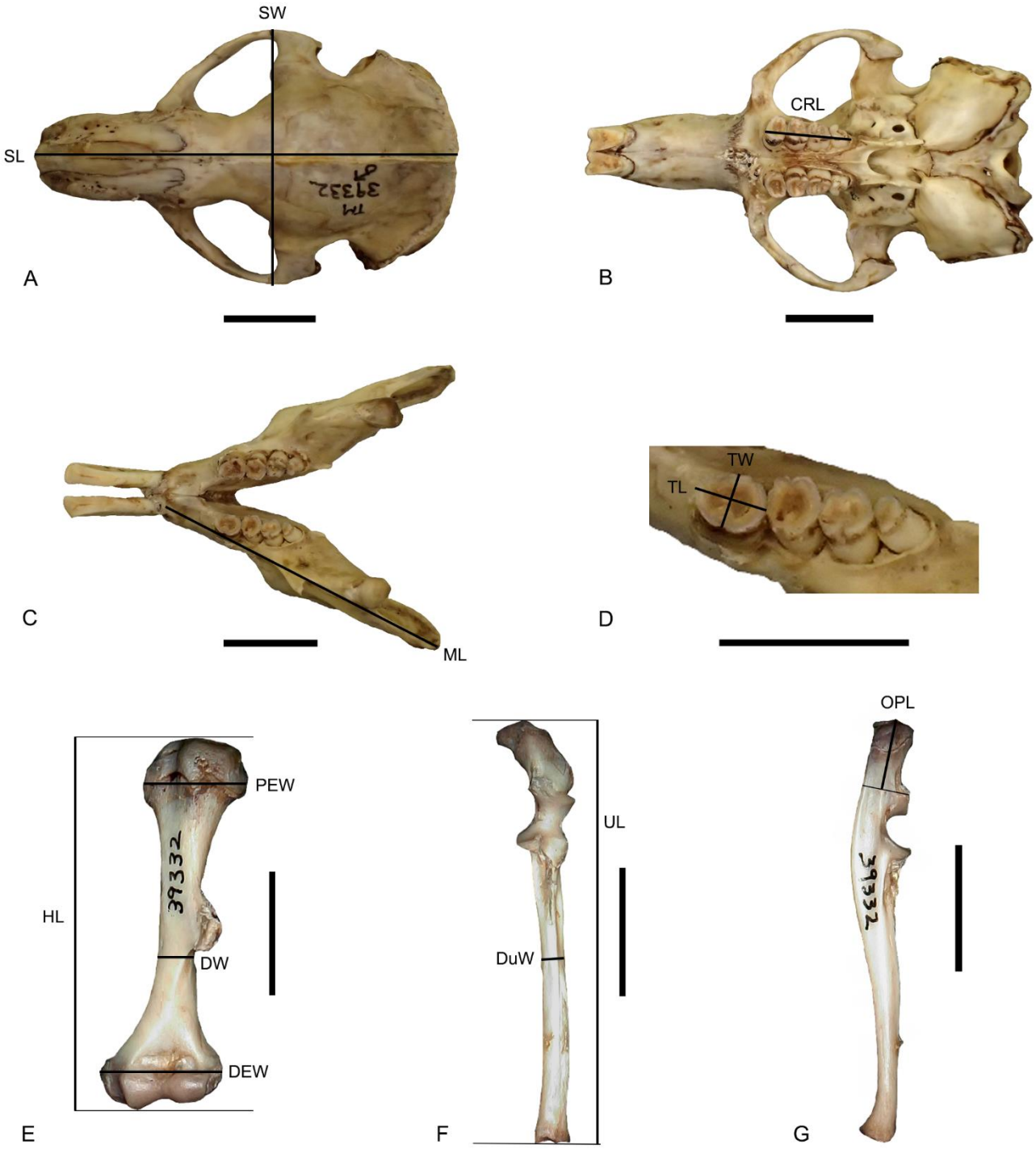


Figure 4: List of measurements taken in this study and used for the index calculations. *Bathyergus janetta*, specimen TM 39332 – A: Dorsal view of the skull – B: Ventral view of the skull – C: Dorsal view of the mandible – D: Occlusal view of the left cheek teeth raw – E: Anterior view of the left humerus – F: Anterior view of the left ulna – G: Medial view of the left ulna. Abbreviations: SL: length of the skull – SW: Width of the skull – CRL: Length of the cheek teeth raw – ML: Length of the hemimandible – HL: Length of the humerus – DW: Length of the humeral diaphysis – DEW: Width of the distal epiphysis –

PEW: Width of the proximal epiphysis – UL: Length of the ulna – DuW: Width of the ulna diaphysis – OPL: Length of the olecranon process – TL: Length of the tooth – TW: Width of the tooth. Scale = 1cm.

The extant rodent specimens used for this study are curated in different Museum collections: The Museum national d'Histoire Naturelle (Paris, France), The Ditsong Museum (Pretoria, South Africa) and the Royal Museum of Central Africa (Tervuren, Belgium).

ABBREVIATIONS

Concerning the dental descriptions, abbreviations for the upper cheek teeth are Px and Mx, while the lower cheek teeth are designated px and mx. The dental formula is specified in the description.

SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Order Rodentia Bowdich, 1821

Suborder Hystricomorpha Brandt, 1855

Infraorder Hystricognathi Brandt, 1855

Family Bathyergidae Waterhouse, 1841

Subfamily Bathyerginae Waterhouse, 1841

Genus ***Bathyergoides*** Stromer, 1923

Type species ***Bathyergoides neotertiarius*** Stromer, 1923

Bathyergoides neotertiarius Stromer, 1923

Emended diagnosis by Lavocat, 1973: The complete series of the lower cheek teeth consists of 5 (sic) teeth; there are 4 upper cheek teeth bearing 4 crests, the paracone crest usually separated from the protocone, sometimes fused with wear; crest of the metacone always separated. Skull very high, with a very characteristic wedge shape. Posterior area of the skull anteroposteriorly very short. Large infraorbital foramen. Strong upper incisor which reaches the top of the root of the M3. Lower incisor touching the anterior face of the condyle, anteriorly to this one.

Holotype: a fragment of right mandible with the m2 and an isolated lower molar.

Material examined: GT 50'06 (Skull and mandible with P4-M3/p4-m3, incisors, partial skeleton), LT 200b'98 (right mandible with p4-m3), LT 50'19 (right mandible with p4-m3).

Dental formula: 1.0.1.3/1.0.1.3

Table 1: Measurements of the right upper and lower cheek teeth of the specimen GT 50'06 (mm).

Mesio-distal Length				**Bucco-lingual Breadth**			
P4	**M1**	**M2**	**M3**	**P4**	**M1**	**M2**	**M3**
3.00	3.29	3.83	>3.27	3.49	3.74	3.75	>3.40
p4	**m1**	**m2**	**m3**	**p4**	**m1**	**m2**	**m3**
3.35	3.53	4.18	>3.37	3.03	3.51	4.18	>3.13

DESCRIPTION OF SKULL, MANDIBLE AND TEETH

Incisors (Fig. 5)

The left upper incisor was found isolated, while the lower ones are preserved in the mandibles (Fig. 7). The incisors are robust, triangular in transverse section. A thick layer of brown enamel is present on the external surface of the teeth, not extending beyond the first third of the labial surface. The radicular end of the lower incisors terminates close to the base of the articular condyle, well beyond the m3.

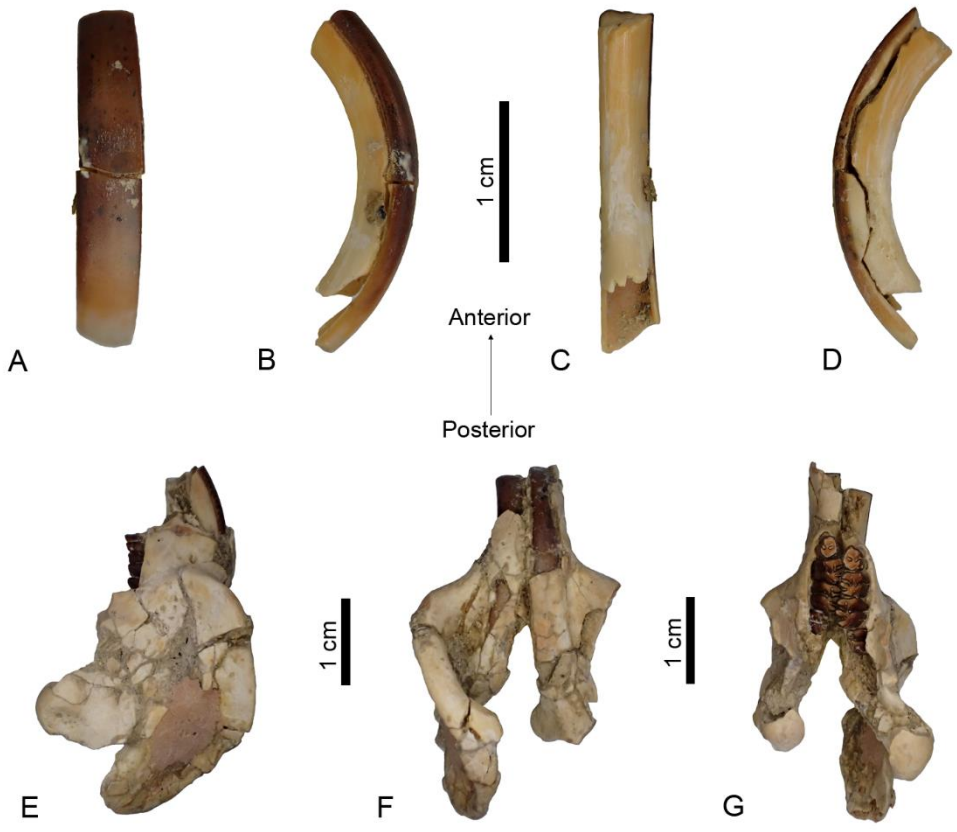


Figure 5: Upper Incisor and mandible of GT 50'06. A-D: Left upper incisor - A: Labial view - B: Mesial view - C: Lingual view - D: Distal view. E-G: Mandible - E: Right lateral view - F: Inferior view - G: Occlusal view.

The premolars and molars exhibit the same structures. The p4 and P4 are smaller than the molars. The m2 and M2 are the biggest cheek teeth; the m3 and M3 are always smaller than the m2 and M2.

P4-M1-M2-M3 (Table 1, Fig. 6)

The upper premolars and molars are wider than long. The teeth are lightly worn, showing the outer groove and forming a crescent-shaped fossa, which disappears with advanced wear. The protocone and hypocone are connected to a small endoloph. The lingual sinus is poorly developed, slit-shaped when the tooth is slightly worn. The anteroloph extends from the protocone and joins the anterior face of the paracone. This crest, fused with the paracone, forms the anterior border of the tooth. The paracone and metacone are centred on the buccal margin of the tooth. Depending on the wear, these cusps tend to fuse, the metacone being more prominent than the paracone. It should be noted that there is a problem concerning the definition of the metacone which will be treated in the discussion.

The posterior part of the cheek teeth looks like the anterior part, the posteroloph forming the posterior wall of the teeth. It extends from the posterior face of the hypocone to the posterobuccal surface of the metacone. During wear, the posteroloph does not join the metacone in the M3; the latter cusp forming the posterobuccal border of the tooth.

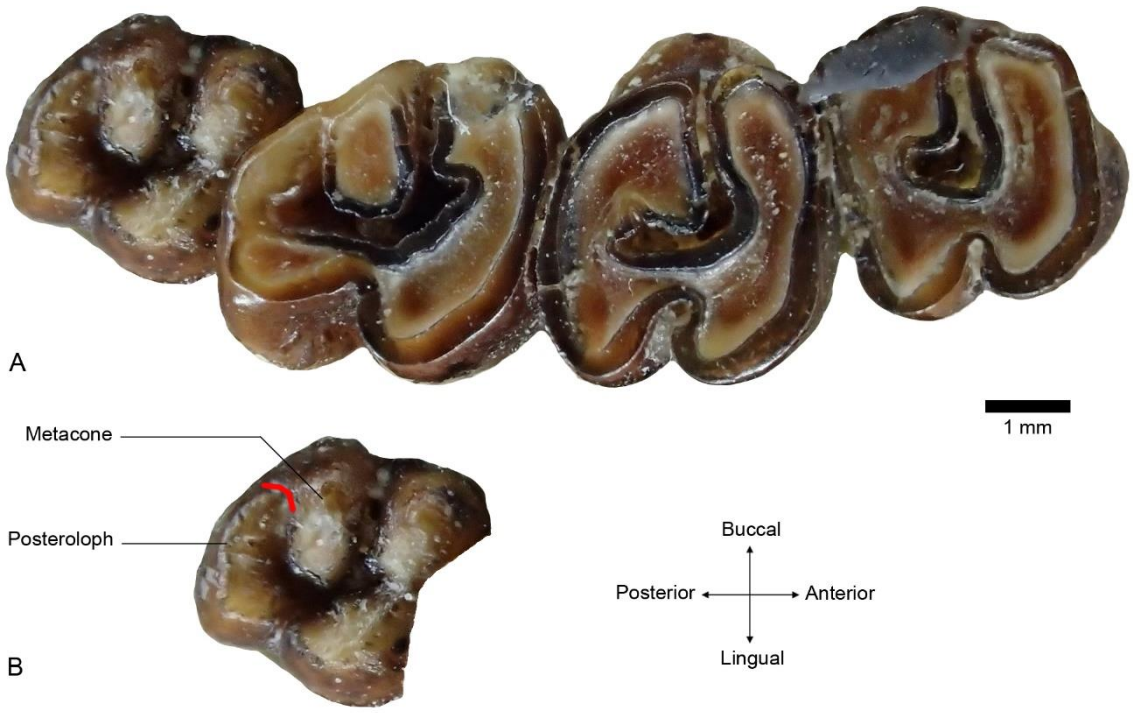


Figure 6: Right upper cheek tooth row of GT 50'06. A: P4-M3, B: Detail of the posterior part of the M3. (Occlusal view).

p4-m1-m2-m3 (Table 1, Fig. 7)

Buccolingually, the p4 is narrower anteriorly than posteriorly. The metaconid projects anteriorly forming the mesial margin of the tooth. The structures are poorly identifiable due to advanced wear. The structure of the p4 is similar to that of the molars. The central furrow is reduced to an islet of enamel and the posterior one is reduced to a small notch on the posterolingual border. The lower molars present three principal crests (metalophulid I, entolophid and posterolophid). The posterior part of the tooth is slightly narrower buccolingually than the anterior one, the posterolophid being shorter than the other two crests. This shortening is more marked in the m3s which are still erupting and are therefore lightly worn.

The protoconid and the hypoconid are prominent and connected by a short ectolophid. The narrow buccal V-shaped sinusid is limited by these three structures. It is buccoanteriorly to posterolingually oriented. A short metalophulid I extends from the anterior face of the protoconid to the anterolingual side of the metaconid forming the anterior wall of the tooth. The hypoconid is connected to the prominent entoconid by a short crest: the entolophid. Due to the advanced degree of wear, the hypoconid, entolophid and entoconid are fused together

forming the central crest. The posterolophid stretches from the posterior face of the hypoconid to the lingual border of the tooth.

Figure 7: Right lower cheek tooth row (p4-m3, occlusal view).

Skull (Fig. 8, 9)

The fragmentary skull is slightly deformed due to compaction and to fossilization in salty and gypsiferous deposits. It preserves the palate with the tooth rows, the left zygomatic arch and a part of the occipital areas.

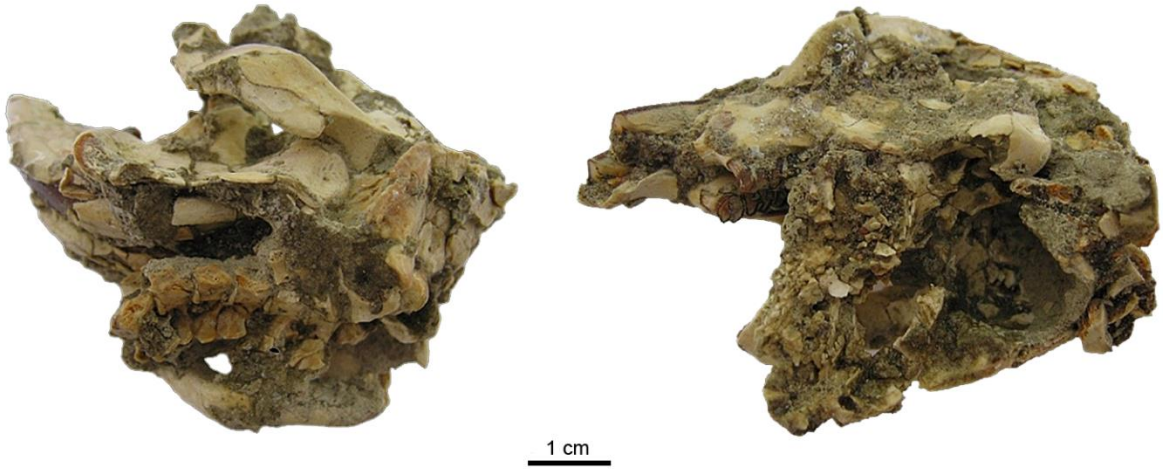


Figure 8: Views of the skull GT 50'06 before cleaning.

Dorsal view: the left zygomatic arch projects strongly laterally, resulting in a great width of the skull with a rounded aspect of the lateral side. It gradually enlarges backwards. Despite the poor preservation of the cranial roof, a marked sagittal crest can be seen.

Ventral view: The tympanic bullae are ovoid and not prominent. The left paracondylar process is preserved and shows a strong posterior development, which terminates at the level of the

occipital condyle. The triangular mastoid process is well developed. The tooth rows are parallel (probably partially due to compaction), on both sides bordering a thin palatine bone. Close to the M2s, a round and deep foramen occurs in the middle of the palatine bone.

Lateral view: The left zygomatic arch is massive, thickened (tall) in its middle part. The maximum height is reached at the junction of the zygomatic bone and the temporal bone. The frontal process of the zygomatic bone extends above the end of the zygomatic process of the temporal bone. The inferior part of the anterior end of the zygomatic arch extends well below the zygomatic process of the temporal bone. The height of the arch decreases backwards towards the temporal bone. Despite the compaction, it is possible to estimate the proportions of the skull: the posterior part of the skull being shorter than the palatal one (1.74 cm against 1.2 cm).

Occipital view: In occipital view, the skull is wider than tall. The preservation of the occipital surface does not permit precise description of the basioccipital, the exoccipital and the supraoccipital bones. However, we observe that the occipital bones join at the level of the supraoccipital to form a prominent sagittal crest. The foramen magnum is ovoid, facing backwards, flanked at its base by the two rounded occipital condyles.

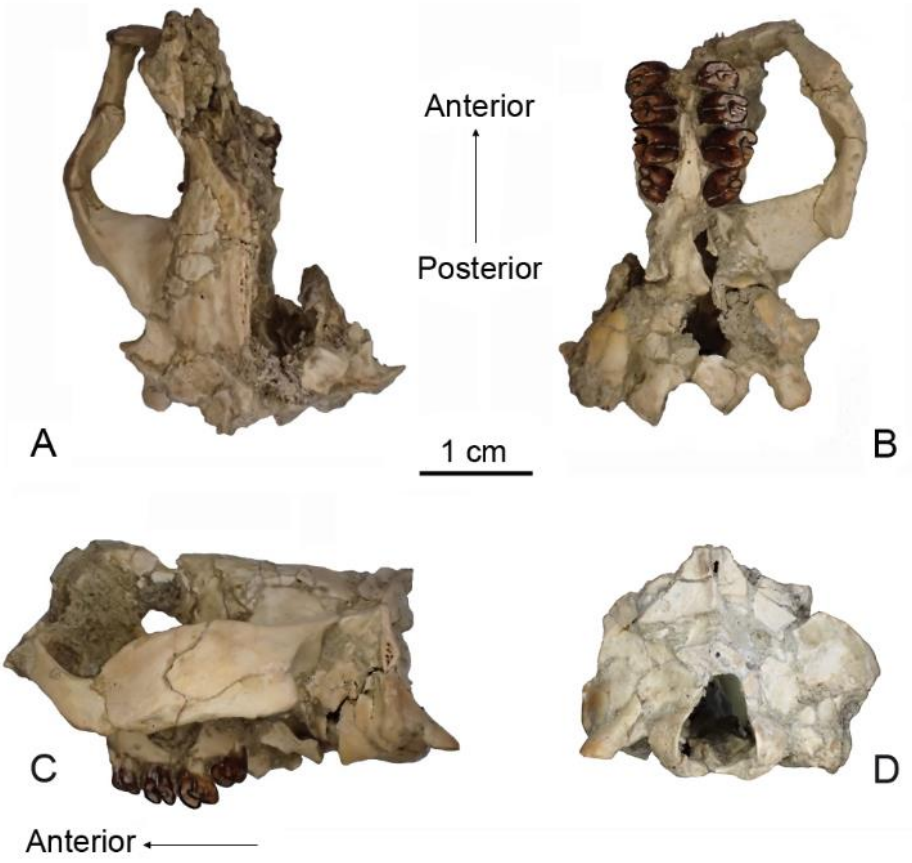


Figure 9: Skull of GT 50'06. A: Dorsal view - B: Ventral view - C: Left lateral view - D: Occipital view.

Mandible (Fig. 10)

The right hemi-mandible is well-preserved, except for the coronoid process, which is broken at its base, and the ascending ramus which is missing a slight fragment at its apex. The less well-preserved left hemi-mandible is missing the gonial area, the ascending ramus and the upper part of the coronoid process.

Buccal view: The hemi-mandibles are robust. In the right one, the masseteric fossa is large and deep. Despite the fact that the coronoid process is not entirely preserved, the remaining part suggests that it was higher than the articular condyle on the left mandible, agreeing with the morphology observed on other specimens of the species. The articular condyle is low. The mental foramen is deep and ovoid, located below the anterior part of the m1. The enamel extends onto the base of the lateral surface of the incisor.

Dorsal view: The horizontal ramus projects strongly laterally, at the level of the front of the m2, before curving gently backwards. Broken in its anterior part, the articular condyle is triangular in shape, transversely compressed and anterobucally/posterolingually elongated.

The radicular end of the incisor extends beyond the back of the m3. The cheek tooth row is oriented in the plane of the incisor. The premolars and molars are in the same plane as in LT 50'19 and LT 200b'98 (Fig. 10, 11), which show a slight difference in the orientation of the m2 and m3, certainly due to the stage of wear.

It is not possible to describe the lingual view of the mandible due to the state of preservation of the bones.

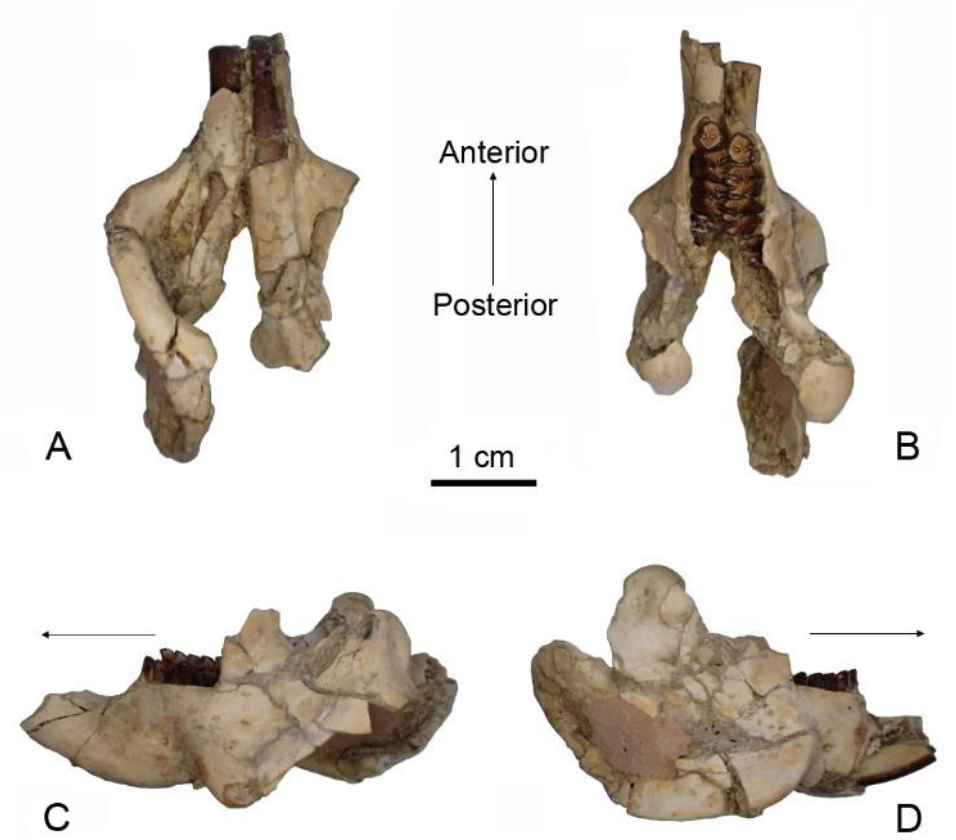


Figure 10: Mandible of GT 50'06. A: Ventral view - B: Dorsal view - C: Left buccal view - D: Right buccal view.

Figure 11: Lingual view of A: LT 200b'98 - B: LT 50'19, specimens of *Bathyergoides neotertiarius.*

DESCRIPTION OF POSTCRANIAL ELEMENTS

Humerus (Fig. 12)

The right humerus and the proximal end of the left one are preserved. The bone is short and rather massive.

Anterior view: The *tuberculum majus* and *tuberculum minus* are poorly developed, the former extending proximally up to the top of the *caput humeri*. The *tuberculum minor* is lower than the *tuberculum major*. The posterior border of the *tuberculum major* joins distally the deltoid crest, which is strongly developed and extends as far as the two lower thirds of the bone. The *crista tuberculi minoris* is marked, descending distally as far as the middle of the humeral shaft. The *teres minor* tuberosity is weakly salient. The *sulcus intertubercularis* is shallow and broad. On the distal epiphysis, the *epicondylus medialis* is developed, with an inclination of 135° to the shaft axis. The *trochlea humeri* is mediolaterally short, bordered by a medial lip and slightly orientated downward. The distal part of the medial lip of the trochlea and the distal part of the capitulum are roughly at the same level. The capitulum is ovoid. The *epicondylus lateralis* is poorly developed and located above the capitulum. From the *epicondylus lateralis* extends the susepicondylar crest, forming a convex lateral border at its base, in contrast to the concave medial border of the humerus.

The *fossa radialis* is deep, large and perforated, connecting to the olecranon fossa. The *fossa coronoidea* is poorly marked. There is no sus-epitrochlear foramen.

Posterior view: the *caput humeri* is rounded and proximomedially to distolaterally oblique. The posterior humeral shaft is reinforced by a crest which provides insertion for the *m. triceps brachii*. The olecranon fossa is ovoid and wide and bordered by the medial and lateral pillars; the medial one being the wider.

Distally, the lateral and medial lips of the trochlea are parallel, inclined along the distomedial/proximolateral axis. The *fossa olecrani* is broad, perforated and delimited by two blunt, low crests.

Medial view: the *caput humeri* does not strongly project posteriorly above the humeral shaft. The deltoid crest is salient and flat on the anteromedial surface.

Lateral view: The posterior part of the diaphysis is flat but its anterior part is salient at midshaft level due to the development of the deltoid crest.

Proximal view: The *caput humeri* is globular. The *tuberculum majus* is more salient anterolaterally than the *tuberculum minus* anteromedially. The *sulcus intertubercularis* is wide and shallow.

Distal view: The capitulum is mediolaterally elongated, its anterior part being slightly higher than the medial lip of the trochlea. The lateral lip of the trochlea is posteriorly prominent. The epitrochlea is mediolaterally oriented, slightly oblique posteriorly. The epicondyle is poorly expressed.

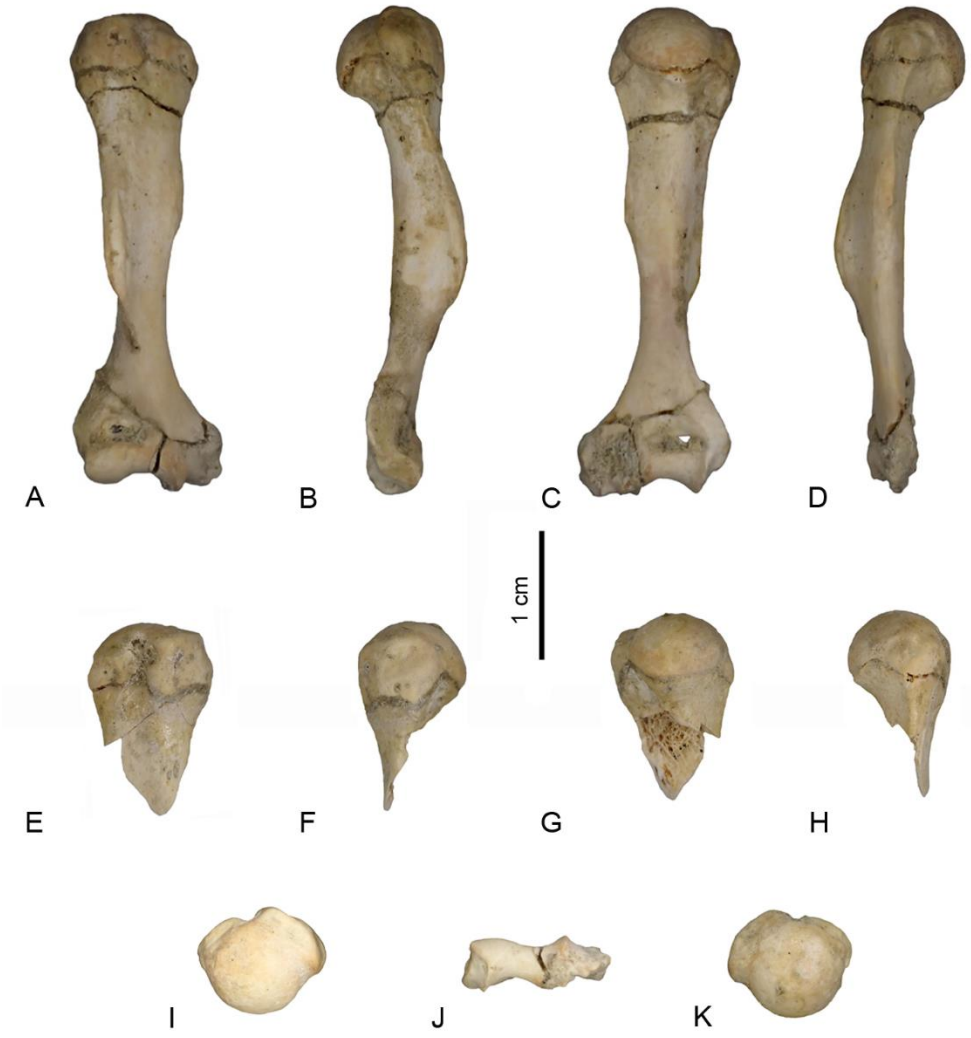


Figure 12: Humeri of GT 50'06. A-D: Right humerus - A: Anterior view - B: Lateral view - C: Posterior view - D: Medial view. E-H: Left humerus - E: Anterior view - F: Lateral view - G: Posterior view - H: Medial view. I-J: Proximal (I) and distal (J) view of the right humerus. K: Proximal view of the left humerus.

Ulna (Fig. 13)

The right ulna is almost complete (>3.88 cm), missing only the styloid process and the most proximal part of the olecranon. The shaft is rather massive (only the width can be securely measured (0.28 cm)). The left ulna preserves only the olecranon and the anconeal process.

Anterior view: The olecranon process is elongated, broadened in its proximal part. The *incisura trochlearis* is proximodistally elongated and proximolaterally to distomedially oblique. Its proximal part is wider than the distal part. The *incisura radialis* faces anterolaterally, and is not laterally salient. The ulnar tuberosity is elongated, with a central depression for the insertion of the *musculus brachialis.* The shaft is straight and thickens distally. The *crista supinatora* is wellmarked and extends from the base of the *incisura radialis* to the distal end of the bone.

Lateral view: The bone exhibits a sigmoid curvature. The elongated olecranon (length = 0.7 mm) is bent forward. The anconeal and coronoid processes which limit the greater sigmoid cavity project equally anteriorly. The greater sigmoid cavity is semicircular. The *incisura radialis* is triangular with the apex pointing distally. A long and wide gutter is present on the lateral part, extending from the proximal part of the *incisura trochelaris* to the middle of the shaft.

Medial view: The medial fossa of the olecranon is deep and large, extending to the level of the ulnar tuberosity. The anconeal fossa is deep and extends as far as the middle part of the ulnae.

Posterior view: The proximal end of the *incisura trochlearis* is strongly laterally salient, whereas the lower medial one is weakly medially developed.

Figure 13: Ulnae of GT 50'06. A-D: Right ulna - A: Anterior view - B: Lateral view - C: Posterior view - D: Medial view. E-F: Olecranon process of the left ulna- E: Anterior view - F: Lateral view - G: Posterior view - H: Medial view.

Radius (Fig. 14)

The left radius only preserves its distal two thirds and the right is trapped within sediment. It is not possible to extract the right radius because of its fragility, but we can observe that it is almost complete despite the break. The right proximal epiphysis is preserved, flattened antero-posteriorly with a long neck and an elongated *tuberositas radii*. The *caput radii* is ovoid.

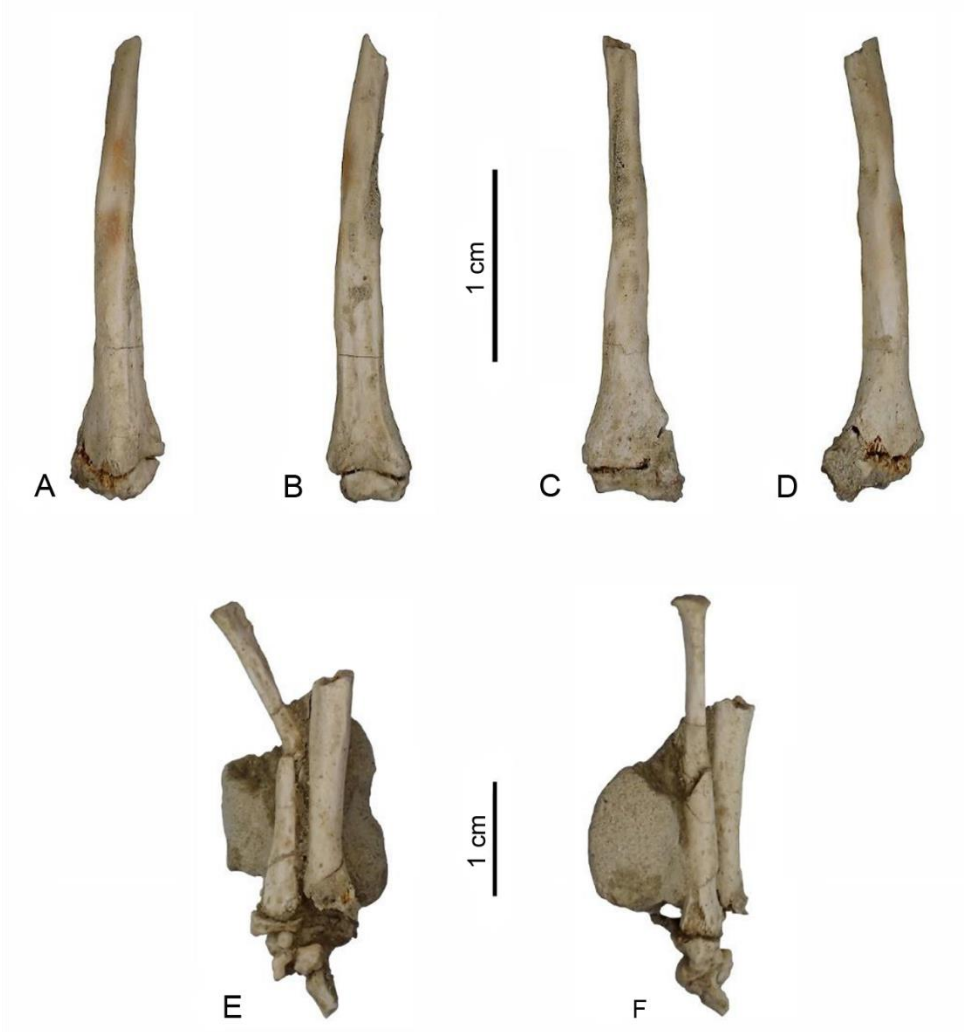


Figure 14. Radius of GT 50'06. A-D: Left radius – A: Lateral view, B: Medial view, C: Anterior view, D: Posterior view. E-F: Right radius and a fragment of the right ulna. E: Medial view, F: Anterior view.

The radial shaft, which is more flattened in its proximal part, is rather thin and clearly widens at the distal epiphysis level, suggesting a reinforcement of the carpal area. On the ulnar side, two long crests run down and are separated by a long well-marked groove which broadens distally. These crests would give insertion to the *abductor pollicis longus* and *m. digitorum profundus*. The distal epiphysis of the radius is robust, the poorly salient *processus styloideus* being lower than the *facies articularis carpea*, which is not deep. Because of the poor preservation, it is not possible to confirm the existence of two articular surfaces for the lunate and the scaphoid. Despite its poor preservation the epiphysis appears triangular. A few carpal bones are preserved in the matrix, but are displaced and are not easily cleanable because of their fragility and will be part of another paper dealing with the hand of the species.

Femur (Fig.15)

Despite the crushing, the proximal end and a fragment of diaphysis of the left femoral shaft, and a fragment of the right femoral shaft are preserved. The bone is massive and compressed anteroposteriorly. The left femoral condyles are fragmentary. The description is based on the left femur which is the better preserved.

Anterior view: The *tuberculus majus* (greater trochanter) is broken proximally, but the preserved part suggests that it is lower than the proximal part of the femoral head. The femoral neck is short and the proximal notch shallow. The third trochanter is elongated and weakly salient.

Posterior view: The *fossa trochanterica* (trochanteric fossa) is deep and broad. The femoral head is rounded. The neck is short and wide. The prominent *crista intertrochanterica* (posterior intertrochanteric crest) is welldeveloped. The *tuberculus minus* (lesser trochanter) is broken proximally, and posteromedially oriented. The intertrochanteric crest forms an obtuse angle before joining the *tuberculus minus* (lesser trochanter).

Medial view: The neck and femoral head project anteriorly. The *fovea capitis* cannot be seen due to the poor preservation of the specimen.

Lateral view: The *tuberculus majus* (greater trochanter) projects slightly anteriorly. The third trochanter is represented by a slightly developed crest-shaped tuberosity. Its anterior surface is concave, while its posterior one is slightly convex.

Figure 15: Femora of GT 50'06. A-D: Proximal epiphysis of the left femur - A: Anterior view - B: Lateral view - C: Posterior view - D: Medial view. E-H: Shaft of the right femur - E: Anterior view - F: Lateral view - G: Posterior view - H: Medial view. I-L: Shaft of the left femur – I: Anterior view – J: Lateral view – K: Posterior view – L: Medial view.

Tibia and fibula (Fig. 16, 17)

The proximal ends of the right tibia and fibula are preserved. The left tibia is almost complete, only the tibial plateau is missing. The left fibular shaft is preserved.

Anterior view: the tibia is lateromedially compressed, with an acerate tibial crest. The proximal end is laterally curved and the anterior tuberosity rectangular.

Posterior view: The fibula is fused with the fragmentary lateral condyle in the right specimen, and does not permit detailed description due to its poor preservation. There is no intercondylar eminence but it could be due to the state of the specimen. Posteromedially There is an elongated tuberosity at the side, where the *m. popliteus* inserts, which is salient distally. A slightly concave surface is present above the process, being the insertion of the *m. soleus*. These structures are separated from an elongated posteromedial gutter by a marked crest, which extends for one third of the bone. In this deep posteromedial gutter inserts the *m. tibialis posterior*.

Medial view: The medial surface is flat. The *m. popliteus* tuberosity is wide and convex, distally salient and posteromedially oriented. Above this protrusion, its posteromedial surface is slightly concave, where the *m. soleus* inserts.

Lateral view: The anterior tuberosity is convex. The tibial fossa for the insertion of a strong *m. tibialis anterior* is deep and broad. The crest separating the fossae of the *m. tibialis anterior* and the *m. tibialis posterior* is directed slightly backwards in its proximal part and extends downwards, disappearing progressively on the shaft.

Proximal view: The triangular tibial plateau is lateromedially compressed. The lateral condyle is developed and strongly posterolaterally projecting. Due to the poor preservation, it is not possible to describe precisely the groove, which does not seem to be deep.

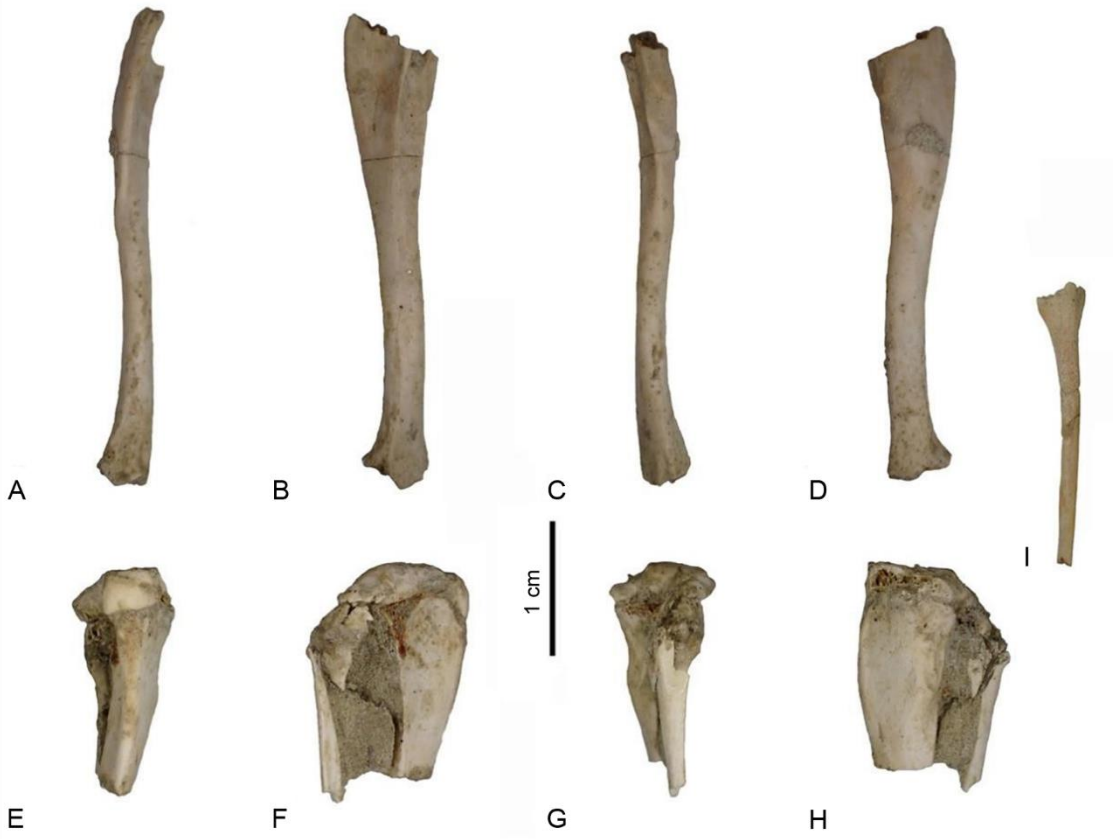


Figure 16: Tibiae of GT 50'06. A-D: Left tibia (A: anterior view; B: lateral view; C: posterior view; D: medial view); E-I: proximal epiphysis of the right tibia (E: anterior view; F: lateral view; G: posterior view; H: medial view; I: proximal view); I: left fibula.

Because of the thinness of the tibia, unusual among rodents, it was difficult to determine the different muscular insertions; this is why we add an explicative figure (Fig. 17).

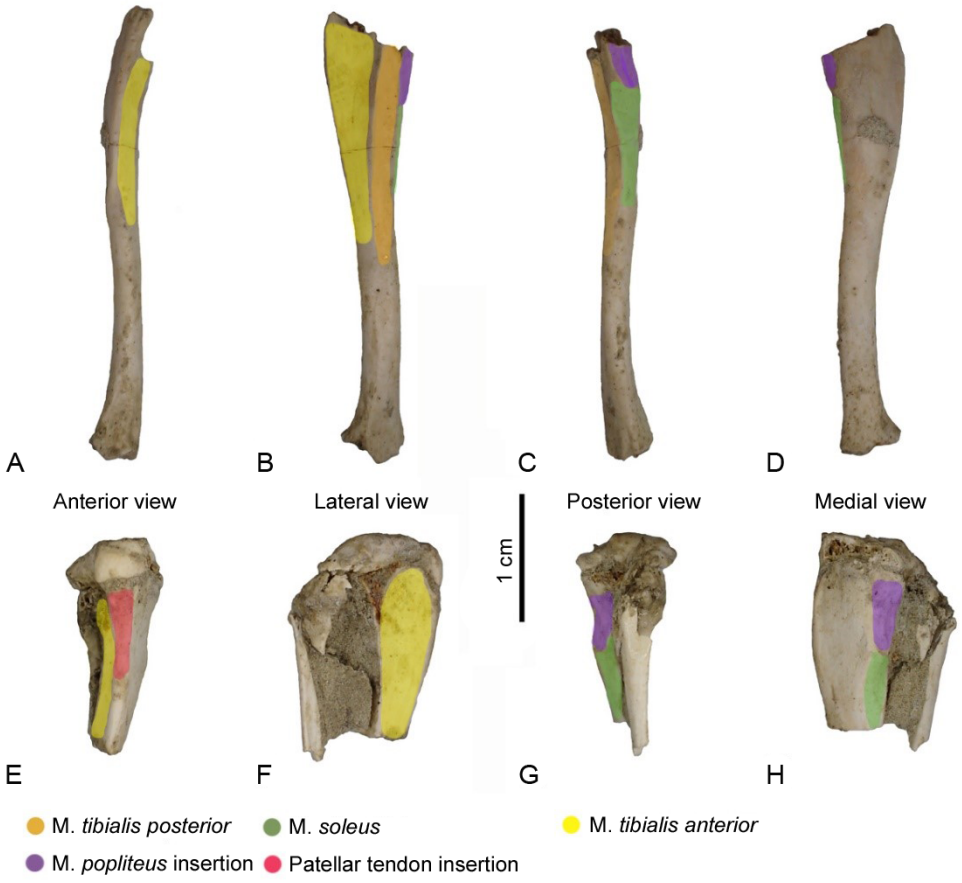


Figure 17: Muscular insertions of the left tibia GT 50'06.

The left fibula shows a marked and elongated gutter on its anterior side. Despite the lack of its most proximal part, we observe that it is flared, corresponding to the junction with the tibial plateau.

Calcaneum (Fig. 18)

Only the left calcaneum is preserved, in connection with part of the astragalus which covers the proximal part of the dorsal face.

Dorsal view: The anterior part of the *facies articularis talaris posterior* is elongated anteroposteriorly. The *facies articularis talaris media* is slightly concave, and distolaterally to proximomedially oblique. The two *facies articularis* are separated by a shallow groove. The *facies articularis cuboidea* is oblique proximomedially/distolaterally. The *processus peronealis* is laterally projecting and elongated.

Plantar view: The shaft of *tuber calci* is mediolaterally compressed, and widens proximally in the *tuber calci* which is proximally convex. The *sustentaculum tali* is strongly medially projecting, forming almost a right angle with the *tuber calci*. Its lateral border is distolaterally to proximomedially oriented, parallel to the axis of the *facies articularis cuboidea*. The groove of the *sustentaculum tali* is deep. The *sulcus tendinis musculus peroneus longi* is wide and deep.

Lateral view: The lateral surface is flat, slightly concave under the *facies articularis tali posterior*. The ovoid *processus peronealis* is slightly oblique distodorsally to proximoprantarly. It is divided into two parts by a deep, narrow groove. The plantar tubercle is weak.

Medial view: Only the distal part of the medial face is visible. The plantar border is slightly concave. The *sustentaculum tali* is thin and proximodorsally/distoplantarly oblique. The groove of the *sustentaculum tali* is very weak.

Proximal view: The *tuber calci* is convex and ovoid. It is tall and oriented dorsolaterally to medioplantarly.

Distal view: The *processus peronealis* is obliquely plantarly oriented. The *facies articularis cuboidea* is taller than wide, concave and shows a notch in its medial side. The groove between the *sustentaculum tali* and the *facies articularis cuboidea* is deep.

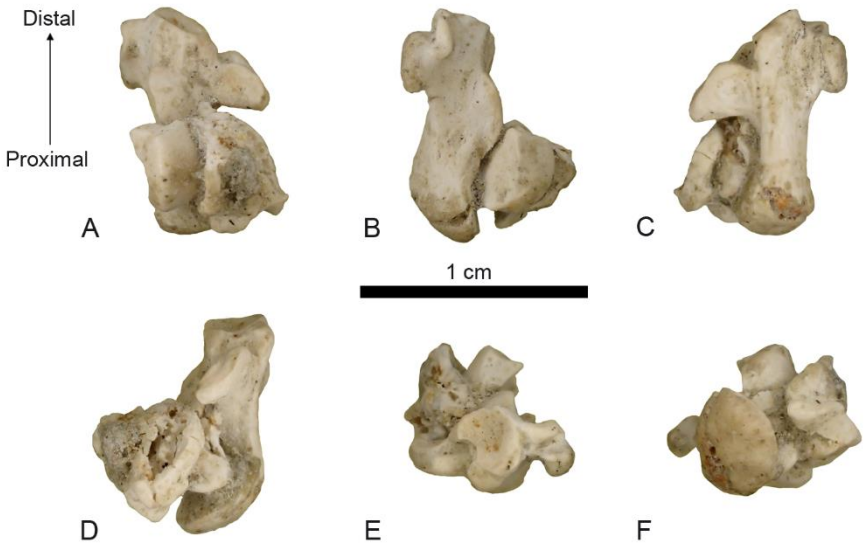


Figure 18: Left calcaneum of GT 50'06. A: Dorsal view - B: Lateral view - C: Plantar view - D: Medial view - E: Distal view - F: Proximal view.

Only the external part of the *trochlea tali* of the astragalus is preserved, articulated with the left calcaneum (Fig. 18). The upper border of the *trochlea tali* is rounded and wide. The *facies malleolaris lateralis* is not prominent, slightly concave, fused with the *processus lateralis tali*. This small processus is triangular and slightly distolaterally projecting. The *facies articularis calcanea posterior* is wide.

Appendicular skeleton (Fig. 19-22)

Parts of the ribs and the vertebral column are preserved but are not complete comprising part of the rib cage, the cervical vertebrae and parts of the dorsal, lumbar and caudal vertebrae.

Figure 19. Rib cage GT 50’06

Part of the rib cage is preserved, partly crushed and does not permit a detailed description. The ribs seem to be thick.

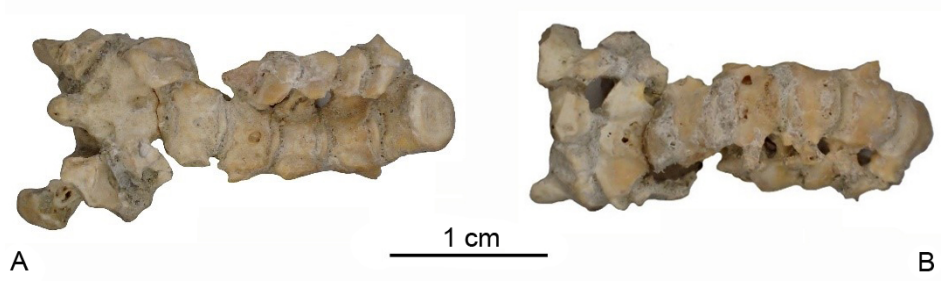


Figure 20: Cervical vertebrae of GT 50'06. A: Ventral view, B: Dorsal view.

The cervical vertebrae are compact (but not fused as is sometimes the case in burrowing rodents) suggesting a shortened neck, the usual feature in fossorial mammals. The atlas is poorly preserved but one of the superior articular facets is preserved and deep. On the axis, the odotoid process is stout and slightly ventrally inclined.

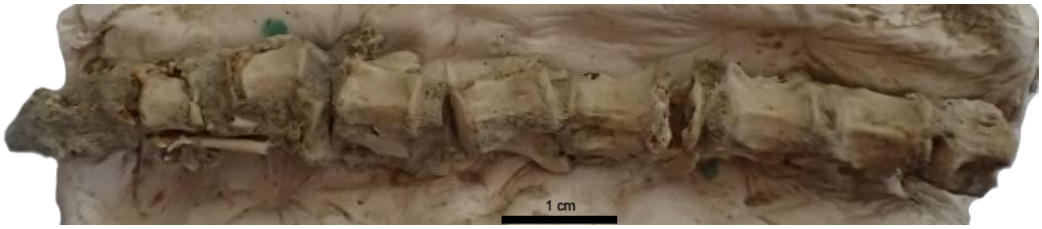


Figure 21: Lumbar vertebrae of GT 50'06 (dorsal view).

Figure 22: Caudal vertebrae of GT 50'06 (dorsal view).

The sacrum was not found; it is thus not possible to estimate the number of sacral vertebrae and to determine whether there was fusion with the lumbar vertebrae. The number and length of the caudal vertebrae suggests that the tail was not strongly reduced in lentgh, unlike the case in extant subterranean mammals.

DISCUSSION

Nomenclature and dental morphology

Different authors adopt different nomenclatures to describe the structure of the cheek teeth. It can affect the interpretation of the tooth as shown by the discussion concerning the lower molars of *Bathyergoides neotertiarius.* According to the terminology of Gomes Rodrigues & Sumbera (2015), the protoconid and the metaconid are connected by a short metalophulid I, forming the anterior wall of the tooth. This crest extends anteriorly from the protoconid and to the anterolingual side of the metaconid. As such, the name “metalophulid I” for this crest agrees with the terminology of Wood & Wilson (1936).

In many rodents, the anterior wall of the cheek teeth is formed by an « anterolophid », which connects the protoconid and the metaconid. It is thus necessary to resolve the issue of homology. However, the name « metalophulid I » seems correct, according to its position (homology of position) following Wood & Wilson (1936). The fusion of the protoconid/metalophulid I/metaconid complex, due to the wear of the tooth, results in the

formation of an anterior crest. It exhibits a bulge at its lingual half, which is absent in the two other crests of the molar.

According to Gomes Rodrigues & Sumbera (2015), the hypoconid is connected to the entoconid by a short crest, the entolophid. Following Wood & Wilson (1936), two crests are present between the hypoconid and the entoconid: the hypolophulid I and II. In *Bathyergoides neotertiarius*, only one crest is present, which could be named « hypolophulid » which connects the two principal cusps. This would agree with Mein & Freudenthal (1971), and would correspond to the hypolophid described by Marivaux *et al.* (2005). However, we could consider this crest to be an "entolophid", connected to the entoconid, as it would originate from the entoconid and not from the hypoconid. Only the study of the homologies between these structures and the embryological processes will permit resolution of the question, but that is not the focus of this paper.

There is a second problem concerning the metacone morphology. In the Lower Miocene species *Renefossor songhorensis*, Mein & Pickford (2008) described a short metaloph in the upper molars, connected with the lingual face of the metacone. Discovered in the Miocene Ugandan sites of Napak, this species shows a bathyergid-like dental morphology, which is very close to that of *Bathyergoides neotertiarius*. The dental morphology of the extant Bathyergidae is slightly different, showing two lophs in the upper teeth, without a short metaloph (Gomes Rodrigues & Sumbera 2015). The light wear of the M2 of GT 50'06 shows an isolated structure that could indicate the presence of an individualized cuspid (the metacone) transversely stretched. Thus, this morphology might imply the absence of a metaloph in the upper cheek teeth of *Bathyergoides neotertiarius,* close to the described morphology of the extant Bathyergids but different from the Ugandan species *Renefossor songhorensis*. However, this stretching could result from the fusion of the metacone and the short metaloph mentioned by Mein & Pickford 2008. Once again, only the study of the embryological processes will resolve the question, especially for highlighting the structures involved in this part of the M2 in extant species.

Comparisons with extant fossorial rodents

Dental and skull/mandible morphology

Dental morphology

The dental morphology of GT 50'06 is characteristic of the extant bathyergids, allowing an assignment of the species *Bathyergoides neotertiarius* to this family. There is a difference in the presence of 4 lower cheek teeth (a premolar and three molars) against five mentioned by Lavocat (1973) (probably a lapsus). However, extant bathyergids such as *Bathyergus janetta*, *Cryptomys damarensis*, *Heliophobius argentocinereus* or *Georychus capensis* have 4 lower cheekteeth (p4/dp4, m1, m2 and m3), corresponding to the dental formula of the Miocene species. The morphology of the dental structures of *Bathyergoides neotertiarius* is close to those of the genus *Bathyergus* and *Georychus*, showing three principal crests on the lower cheek teeth and two principal lophs on the upper teeth (Gomes Rodrigues & Sumbera 2015), depending on the different interpretations about the presence or not of the metaloph.

The incisors of GT 50'06 are extremely robust, extending beyond the m3 in the lower jaw. The fragmentary state of the skull doesn't allow determination of how far the upper incisors are implanted, however, an upper incisor fragment has been found, as robust as the lower ones. Today, many fossorial rodent species dig their burrows with their incisors (Shimmer 1903; Hildebrand 1985; Happold *et al*. 2013). This is the case with bathyergids such as *Bathyergus*, *Georychus*, *Cryptomys* and *Heliophobius*, and with the spalacid *Tachyoryctes* (Happold *et al.* 2013). Compared to the rodents with other locomotor behaviours (arboreal or terrestrial for example), the incisors of Bathyergidae are much more robust and have a deeper implantation in the skull and mandible, providing great strength during their use for burrowing (Jarvis & Sale 1971; Hildebrand 1985; Happold *et al.* 2013). Compared with the incisors of the extant species, GT 50'06 has a similar robustness and implantation, suggesting a significant use of these teeth. This morphology could indicate a burrowing mode for the Miocene species close to that of extant bathyergids and spalacids, suggesting a similar locomotor behaviour for *Bathyergoides neotertiarius*.

Table 2: Measurements of the skull and mandible of extant fossorial rodents and *Bathyergoides neotertiarius* (cm).

Species	Specimen numbers	Skull			Hemi-mandible	
		Width	Length	Length of the cheek teeth row	Length	Length of the cheek teeth row
C.damarensis	TM 45891	2.5	3.38	0.45	2.76	0.44
C.damarensis	TM 45578	2.39	3.31	0.47	2.48	0.51
C.damarensis	TM 38340	2.49	3.27	0.36	2.53	0.32
C.damarensis	TM 45473	2.14	3.09	0.46	2.26	0.46
C.hottentotus	AZ 834	2.61	3.42	0.43	2.76	0.42
C.hottentotus	AZ 833	2.44	3.3	0.44	2.51	0.46
C.hottentotus	96 037 M 5373	2.12	3.13	0.73	2.17	0.66
C.hottentotus	96 037 M 5374	2.12	3.23	0.72	2.47	0.72
Bathyergus janetta	TM 39332	2.75	4.42	0.67	3.36	0.75
Bathyergus janetta	TM 39306	2.46	4.06	0.62	2.86	0.66
Bathyergus suillus	TM 39404	4.16	6.54	0.89	4.9	1.04
Bathyergus suillus	TM 40548	3.61	5.83	0.82	4.29	0.93
Bathyergus suillus	TM 39393	3.99	6.7	0.94	4.9	0.97
Bathyergus suillus	TM 39392	3.52	5.84	0.79	4.27	0.94
H.argentocinereus	TM 45942	2.71	3.37	0.45	2.66	0.44
H.argentocinereus	TM 45931	2.85	3.65	0.39	2.64	0.51
H.argentocinereus	96 037 M 5694	2.88	3.71	1.05	2.58	1.07
H.argentocinereus	96 037 M 5600	2.96	3.89	1.14	3.12	1.09
G.capensis	TM 38360	3.15	4.28	0.48	3.26	0.53
G.capensis	TM 41553	3.17	4.15	0.61	3.25	0.68
Bathyergoides neotertiarius	LT 200b'98	?	?	?	> 4.59	1.28
Bathyergoides neotertiarius	GT 50'06	?	?	1.13	> 4.71	1.27

Skull

Despite the poor preservation of the skull, GT 50'06 is rather big (minimal width 3.82 cm), comparable to the species *Bathyergus suillus* (Table 2). As for the bathyergids *Heliophobius argentocinereus*, *Georychus capensis* and *Cryptomys hottentotus*, the enlargement of the zygomatic arch is important, reflecting the strong musculature and robusticity of the skull characteristic of this family (Fig. 23, A-H, M-N). However, in lateral view, GT 50'06 has a taller zygomatic arch than the other species, due to the expansion of the lower part of the first half of the arch well beyond the zygomatic process of the temporal bone, and to the great development of the temporal bone on the zygomatic arch. This enlarged part of the arch is rectangular in GT 50'06, while it is rounded in the extant bathyergids (Fig. 23, I-L, O). This morphology could be due to an increase in robusticity of the skull in *Bathyergoides neotertiarius*, and the powerful musculature linked to the burrowing behaviour using essentially the skull/mandible complex, more so than in *Bathyergus suillus*, *C. hottentotus* and *H. argentocinereus*. The paracondylar process of GT 50'06 is as developed as the one in extant species, almost not exceeding the occipital condyles, resulting in a similar form of the rear of the skull to the species as that of *Cryptomys* (Fig. 23, I-H, N). The backward-facing foramen magnum associated with a shortened neck (of which the vertebrae can be fused in some cases), and an upright supra-occipital bone are features which have been suggested as fossorial adaptations (Hildebrand 1985). Thus, this morphology associated with the global organization of the skull of *Bathyergoides* reinforces the inference of a fossorial mode using the skull/mandible/incisor complex to dig.

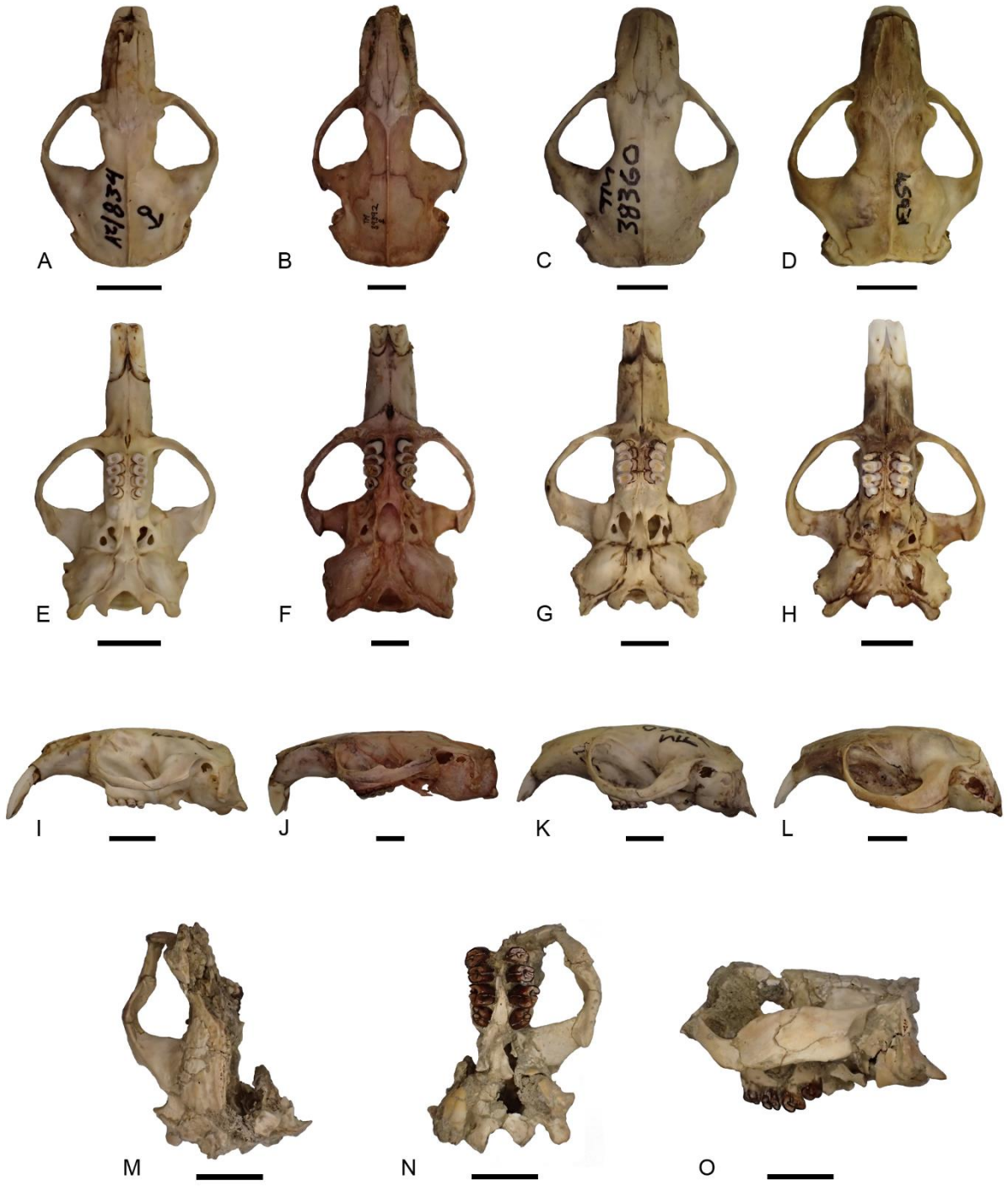


Figure 23: Skulls of extant fossorial rodents and GT 50'06. *Cryptomys hottentotus* AZ 834: A: Upper view, E: Palatal view, I: Left lateral view. - *Bathyergus suillus* TM 39392: B: Upper view, F: Palatal view, J: Left lateral view. - *Georychus capensis* TM 38360: C: Upper view, G: Palatal view, K: Left lateral view, *Heliophobius argentocinereus* TM 45931: D: Upper view, H: Palatal view, L: Left lateral view. *Bathyergoides neotertiarius* GT 50'06: M: Upper view, N: Palatal view, O: Left lateral view. (Scale = 1cm).

Mandible

In the lower jaw of GT 50’06, there is a lateral expansion of the ramus characteristic of extant bathyergids (Fig. 24, A-C), but its proportions are different. Indeed, the masseteric fossa is larger in the Miocene species, allowing the insertion of a large and strong masseter, enhancing the inference of the importance of the skull/mandible/incisor complex while burrowing. The coronoid process is much more developed in *Bathyergoides neotertiarius* than in the extant bathyergids, probably exceeding the articular condyle as in *H. argentocinereus* and *C. hottentotus*, but larger in all the structures (Fig. 24). This process supports the *m. temporalis* which allows jaw movements, suggesting a strong reinforcement of this part of the mandible in GT 50’06 thereby strengthening the fossorial behaviour hypothesis.

Figure 24: Mandible of extant fossorial rodents and GT 50'06, A-C: Ventral view - A: *Heliophobius argentocinereus* TM 45931 - B: *Cryptomys hottentotus* AZ 834- C: *Bathyergus janetta* TM 39332. D-F:

Left lateral view - D: *Heliophobius argentocinereus* TM 45931 – E: *Cryptomys hottentotus* AZ 834 – F: *Bathyergus janetta* TM 39332 - (G-I) *Bathyergoides neotertiarius* GT 50'06, G: Left lateral view, H: Right lateral view, I: Ventral view. (Scale = 1cm).

Postcranial morphology

Humerus

The humerus of GT 50'06 is close in size to that of *Bathyergus janetta*, but slightly bigger (Table 3). Morphologically, it is very similar to this extant species especially in the distal epiphysis, which shows a similar expansion of the *epicondylus medialis* (Fig. 25). However, in *Bathyergus janetta* the trochlea is mediolaterally narrowed, in contrast to GT 50'06 which is wider, resembling *H. argentocinereus* and *C. damarensis* in this feature. There is a lot of variation in the expansion of the deltoid crest in extant species, expressed as a strong projection in the medial part of the humerus, whereas in the Miocene fossil, it is represented only in a wide and extensive crest in the first two thirds of the shaft. This could be due to a lesser use of the anterior limbs in *Bathyergoides neotertiarius* while burrowing, a behaviour which is observed in extant bathyergids such as *C. hottentotus* and *C. damarensis* (Happold *et al*. 2013). However, the expansion of the deltoid crest in the two proximal thirds of the humerus reinforces the use of the upper limb in a fossorial mode, the insertion of the deltoid muscle being wide and extending over more than half of the bone in order to increase the out-force of the limb in burrowing rodents (Hildebrand 1985). The length of the deltoid insertion reflects mainly the development of the *m. deltoideus* and *m. pectoralis*, abductors of the shoulders which are important in humeral flexion. The humerus of GT 50'06 is robust, a characteristic found in fossorial and semi-fossorial rodents, as well as in many fossorial mammals. Indeed, the robusticity of the shaft permits resistance to high stresses and forces imposed by the burrowing of the substrate, without breakage of the bone (Hildebrand 1985). This characteristic is confirmed by the Humeral robusticity index of the Miocene species (Price 1993; Lagaria & Youlatos 2006), which is included in the values for the fossorial rodents such as *Tachyoryctes* and *Bathyergus*, and semi-fossorial rodents such as *Cricetomys* which are great burrowers using the scratch-digging strategy (Elissamburu & De Santis 2011)(Table 4). The specimen GT 50'06 shows a marked *crista tuberculi minoris*, a structure which is slightly developed in *Tachyoryctes splendens*. This structure allows the insertion of a strong *teres major* muscle, responsible for the adduction and rotation of the humerus, and of the *m.*

latissimus dorsi, retractor of the humerus (Hildebrand 1985; Candela & Picasso 2008). This could be due to the use of the upper limbs to push the soil particles to the rear of the body as well as clearing the front of the tunnel when burrowing, as is seen in *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and even in true moles (Yalden 1966; Jarvis & Sale 1971; Hildebrand 1985). However, the humeral head is more flattened in the fossil specimen and less projecting than in the extant species, the *tuberculi majus* and *minus* are less developed (Fig. 25) suggesting that the abduction and rotatory movements are not as well developed as in the modern forms.

The specimen GT 50'06 shows an enlargement of the distal epiphysis of the humerus, especially the medial epicondyle. This structure allows the attachment of the complex of flexor, pronator and supinator muscles such as the *flexor digitorum superficialis* (flexion of the second to fifth fingers and of the wrist), the *pronator teres* muscle (pronator of the fore-arm and involved in elbow flexion), the *flexor carpi radialis* (flexion of the wrist and radial abduction), the *palmaris longus* (flexion of the hand) and the *flexor carpi ulnaris* (palmar flexion, adduction of the hand and inclination of the ulna) (Parsons 1896; Hildebrand 1985). This conformation results in reinforcement of the upper limb, providing a mechanical advantage for the burrowing by dint of an increase of the in-lever and the out-force of this limb (Hildebrand 1985; Lagaria & Youlatos 2006). This morphology is observed in fossorial rodents (Fig. 25) and semi-fossorial rodents which are scratch-diggers such as *Cricetomys gambianus* (Lagaria & Youlatos 2006). Regarding the epicondylar index of the different species sharing the fossorial and semi-fossorial habits, *Bathyergoides neotertiarius* is close to the genus *Heliophobius* and *Tachyoryctes*, as well as to *Cricetomys*, being higher than the non-fossorial species and some semi-fossorial rodents (Table 4). This could be due to similar strategies shared by the Miocene species and extant burrowers, which use their upper limbs to break and push the soil particles backwards during burrowing. This prominent medial epicondyle is concordant with the short humerus and its high humeral robusticity, which is a characteristic combination observed in fossorial rodents (Hildebrand 1985; Lagaria 2004; Lagaria & Youlatos 2006).

Table 3: Measurements of humerus of the extant fossorial rodents and *Bathyergoides neotertiarius* (cm).

Species	Specimen numbers	Humerus			
		Total length	Width of the shaft	Width of the proximal epiphysis	Width of the distal epiphysis
C. damarensis	TM 45891	2.3	0.24	0.62	0.69
C. damarensis	TM 45473	2.04	0.21	0.64	0.68
C. hottentotus	AZ 834	2.38	0.26	0.73	0.68
C. hottentotus	AZ 833	2.19	0.26	0.66	0.62
Bathyergus janetta	TM 39332	2.97	0.3	0.84	0.98
H. argentocinereus	TM 45942	2.37	0.27	0.6	0.66
H. argentocinereus	TM 45931	2.46	0.37	0.74	0.82
T. splendens	820 38 M 1	2.93	0.266	0.763	0.857
T. splendens	820 38 M 2	2.68	0.236	0.733	0.845
Bathyergoides neotertiarius	GT 50'06	3.54	0.361	0.983	1.078

Figure 25: Humeri of extant fossorial rodents and of GT 50'06. *Cryptomys damarensis* TM 45891: Left humerus A: Anterior view, F: Lateral view, K: Posterior view. – *Cryptomys hottentotus* AZ 834: Right humerus B: Anterior view, G: Lateral view, L: Posterior view. – *Bathyergus janetta* TM 39332: Left humerus C: Anterior view, H: Lateral view, M: Posterior view. – *Heliophobius argentocinereus* TM 45931: Right humerus D: Anterior view, I: Lateral view, N: Posterior view. – *Tachyoryctes splendens*

820 38 M 1: Right humerus E: Anterior view, J: Lateral view, O: Posterior view. – *Bathyergoides neotertiarius* GT 50'06: Right humerus P: Anterior view, Q: Lateral view, R: Posterior view. (Scales = 1cm).

Table 4: Osteological indices in *Bathyergoides neotertiarius* and other fossorial/semi-fossorial and non-fossorial rodent species (Price 1993; Lagaria & Youlatos 2006*; Shepherd & Shepherd 2012; Happold *et al*. 2013; Bento Da Costa & Senut, this study).

			Index	
Group	**Locomotor**	***n***	**Epicondyle**	**Humeral**
			(X ± SD)	*(X ± SD)*
Bathyergoides neotertiarius	?		0.305	0.102
Fossorials/semi-fossorials				
Cryptomys	Fossorial	5	0.300 ± 0.018	0.111 ± 0.008
Bathyergus	Fossorial	1	0.330	0.101
Heliophobius	Fossorial	2	0.306 ± 0.027	0.132 ± 0.018
Tachyoryctes	Fossorial	2	0.304 ± 0.011	0.089 ± 0.001
Cricetomys	Semi-fossorial	3	0.299 ± 0.004	0.099 ± 0.004
Ammospermophilus *	Semi-fossorial	10	0.242 ± 0.010	0.082 ± 0.005
Spermophilus *	Semi-fossorial	53	0.265 ± 0.015	0.087 ± 0.008
Cynomys *	Semi-fossorial	15	0.291 ± 0.011	0.093 ± 0.004
Marmota *	Semi-fossorial	13	0.286 ± 0.010	0.100 ± 0.007
Tamias *	Semi-fossorial	12	0.253 ± 0.009	0.079 ± 0.005
Sciurotamias *	Semi-fossorial	9	0.247 ± 0.008	0.078 ± 0.004
Non-fossorial				
Thryonomys	Terrestrial	7	0.260 ± 0.017	0.099 ± 0.011
Beamys	Terrestrial	1	0.254	0.086
Xerus	Terrestrial	2	0.264 ± 0.005	0.087 ± 0.001
Anomalurus	Glider	5	0.165 ± 0.007	0.065 ± 0.004
Idiurus	Glider	2	0.232 ± 0.036	0.075 ± 0.001
Petaurista	Glider	2	0.163 ± 0.003	0.061 ± 0.002
Protoxerus	Arboreal	4	0.269 ± 0.011	0.089 ± 0.005
Protoxerus *	Arboreal	4	0.239 ± 0.003	0.083 ± 0.002
Sciurus	Arboreal	3	0.233 ± 0.021	0.078 ± 0.003

Sciurus *	Arboreal	44	0.256 ± 0.013	0.083 ± 0.006
Ratufa	Arboreal	2	0.280 ± 0.016	0.092 ± 0.002
Ratufa *	Arboreal	8	0.241 ± 0.015	0.082 ± 0.005
Callosciurus *	Arboreal	12	0.252 ± 0.014	0.081 ± 0.006
Heliosciurus *	Arboreal	3	0.224 ± 0.004	0.083 ± 0.004
Funisciurus *	Arboreal	7	0.225 ± 0.007	0.079 ± 0.005
Funambulus *	Arboreal	3	0.234 ± 0.006	0.077 ± 0.010
Tamiasciurus *	Arboreal	12	0.254 ± 0.008	0.078 ± 0.004

Ulna

The general morphology of the ulna of GT 50'06 is similar to that observed in *C. damarensis* and *C. hottentotus*, but is closer to that of *T. splendens* in the curvature of the posterior face of the bone. Although the global morphology is close to that of the Bathyergidae, the depth of the groove in the lateral face seems closer to that of *T. splendens*, where this structure is very marked (Fig. 26). During digging, *T. splendens* uses its incisors to break the soil particles and uses its anterior limbs to push the soil particles to the rear of its body and turns to push it to the surface, in contrast to the other fossorial rodents such as *H. argentocinereus* or *C. damarensis* which extract the particles with their lower limbs (Shimmer 1903; Jarvis & Sale 1971; Hildebrand 1985; Happold *et al*. 2013). This movement requires the presence of strong muscles allowing high mobility in the wrist and in the fore-arm. Indeed, the presence of a strong *flexor pollicis longus* involved in the inclination and abduction of the wrist and in the flexion of the thumb (Parsons 1896; Hildebrand 1985) allows this type of particle extraction as seen in *T. splendens*, and could be similar to the mobility of *Bathyergoides neotertiarius* showing this deep and elongated lateral gutter on its ulnae (Fig. 26). Furthermore, the presence of strong pronator and carpal and digital flexors which originate from the medial epicondyle of the humerus (such as the *flexor digitorum profundus*) allows an increase of the anterior limb force not only involved in the breakage of the soil particles but also in postural control during burrowing with the incisors (Hildebrand 1985; Lagaria & Youlatos 2006). So, in regard to the skull, incisors and upper limb morphologies of the Miocene species, *Bathyergoides neotertiarius* could share some similarities with the modern *T. splendens* in the use of its upper limb.

The well-developed and elongated olecranon process of GT 50'06 is similar to that of the extant fossorial rodents, close to *C. hottentotus* and *T. splendens* (Fig. 26), with a strong proximal end for the insertion of a powerful *m. triceps brachii* allowing an important pushing force linked to the elbow joint and the forearm (Hildebrand 1985; Lagaria & Youlatos 2006). The long olecranon process allows an increase of the in-lever and out-force at the level of the metacarpus, necessary for the dislocation of the soil particles during burrowing (Hildebrand 1985; Price 1993; Lagaria & Youlatos 2004). This morphology of the olecranon process is found in fossorial mammals (Shimmer 1903; Hildebrand 1985; Price 1993; Lagaria & Youlatos 2006), reinforcing the hypothesis of fossorial abilities in *Bathyergoides neotertiarius*. The sigmoid cavity is oblique, as in *C. damarensis* and *Bathyergus janetta*, suggesting outward movements of the forearm probably involved in the clearing of the burrow by extraction of soil particles and probably in the control of posture during digging.

Table 5: Measurements of the ulna of extant fossorial rodents and *Bathyergoides neotertiarius* (cm).

Species	**Specimen numbers**	**Ulna**		
		Total length	**Width of the shaft**	**Length of the olecranon process**
C. damarensis	TM 45891	2.62	0.22	0.58
C. damarensis	TM 45473	2.24	0.17	0.47
C. hottentotus	AZ 834	2.73	0.2	0.58
C. hottentotus	AZ 833	2.61	0.19	0.55
Bathyergus janetta	TM 39332	3.34	0.26	0.53
H.argentocinereus	TM 45942	2.81	0.28	0.66
H.argentocinereus	TM 45931	2.93	0.29	0.7
T. splendens	820 38 M 1	3.587	0.217	0.596
T.splendens	820 38 M 2	3.394	0.177	0.586
Bathyergoides neotertiarius	GT 50'06	?	0.279	0.7

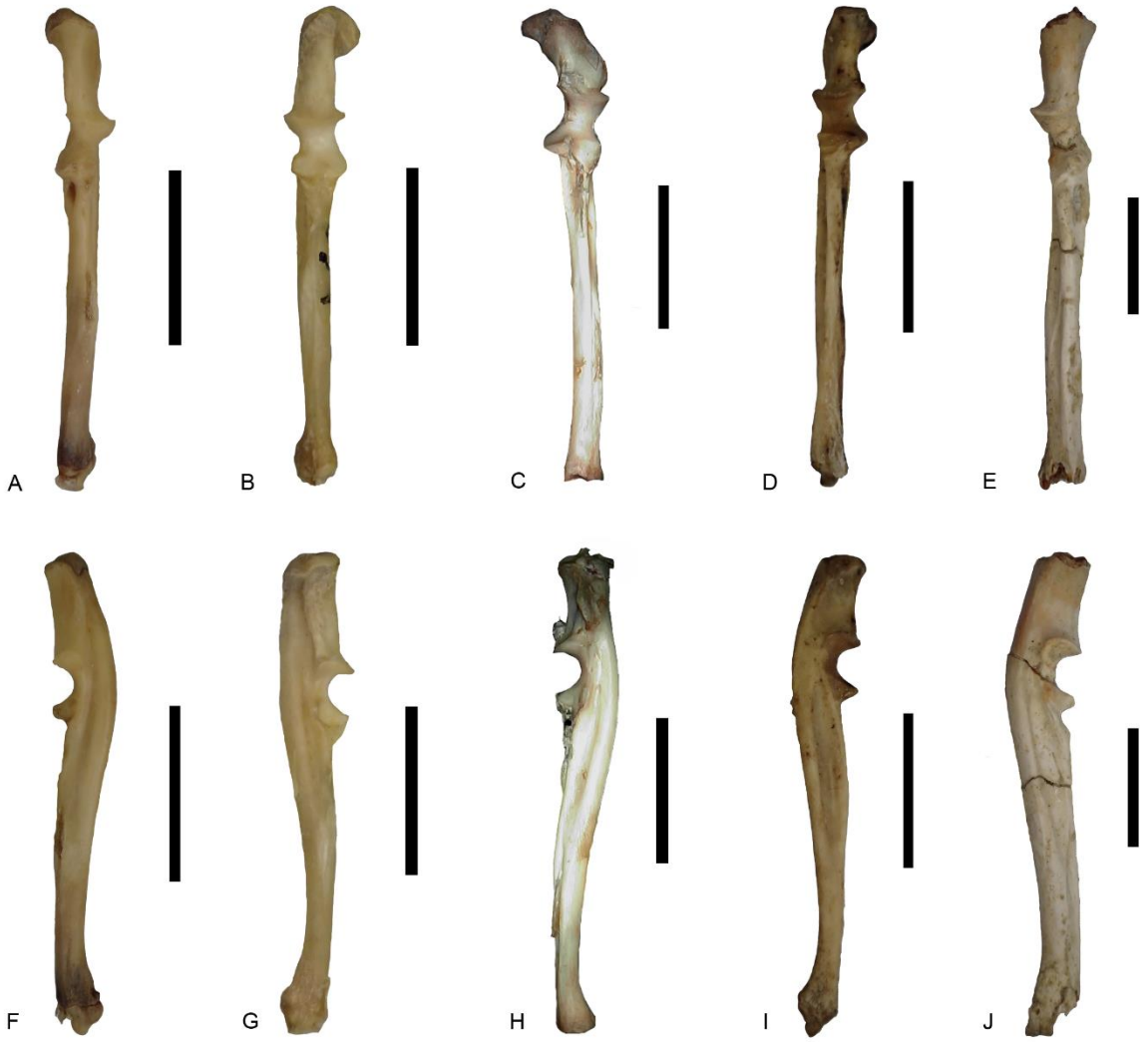


Figure 26: Ulnae of extant fossorial rodents and GT 50'06. *Cryptomys damarensis* TM 45891: Left ulna A: Anterior view, F: Lateral view. - *Cryptomys hottentotus* AZ 834: Right ulna B: Anterior view, G: Lateral view. - *Bathyergus janetta* TM 39332: Left ulna C: Anterior view, H: Lateral view. *Tachyoryctes splendens* 820 38 M 1: Right ulna D: Anterior view, I: Lateral view. - *Bathyergoides neotertiarius* GT 50’06: Right ulna E: Anterior view, J: Lateral view. (Scale = 1cm).

Femur

Despite the compression of the specimen, we observe a clear difference in the thickness of the posterior limb between GT 50’06 and that of the extant fossorial species (Fig. 27). Indeed, the femur and tibia are very thin differing from the robustness seen in the extant Bathyergidae and Spalacidae. The lower limb of fossorial rodents is principally used for pushing the soil particles down from the body and in the maintenance of the posture during digging. It is less developed compared to the fore limbs, the latter showing most of the fossorial adaptations

(Shimmer 1903; Hildebrand 1985; Elissamburu & De Santis 2011). However, some femoral structures are more developed in burrowing rodents such as the third trochanter and the enlargement of the muscular insertions, useful for postural control, notably in the chisel-tooth and head-lift diggers (Samuels & Van Valkenburgh 2008). Compared to the genera *Cryptomys*, *Bathyergus*, *Heliophobius* and *Tachyoryctes*, the femur of *Bathyergoides neotertiarius* shows a less-developed third trochanter, but with a marked muscular insertion surface (Fig. 27). This trochanter allows the insertion of the *gluteus maximus* muscle, responsible for the reinforcement and extension of the hips, as well as trunk straightening (Kahle *et al* 1992; Samuels & Van Valkenburgh 2008). So, the Miocene species could share a similar burrowing mode, with an involvement of the femur in postural control. In their study, O'Higgins & Milne (2013) showed the importance of the development of the third trochanter in the distribution of forces during digging by armadillos. Indeed, the forces produced by the action of the abductor muscles on the greater trochanter induce deformations in the femoral shaft, which are compensated by the presence of this structure. The bending strains in the femoral shaft decrease, allowing the resistance of the femur to the strong digging constraints (O'Higgins & Milne 2013). It strengthens the hypothesis of a similar use of the lower limb between extant diggers and *Bathyergoides neotertiarius*, which could have this type of force applied to its lower limb but in a lesser degree, as shown by the weaker development of its third trochanter and the thinness of the shaft.

In anterior view, the proximal epiphysis of the femur is close to that of *T. splendens*, the *tuberculus majus* not exceeding the femoral head. This extant species is a chisel-tooth digger, using the hind limbs to control its posture when burrowing, and to provide support when pushing the soil particles onto the surface with the side of the head (Jarvis & Sale 1971). These functions are assumed by the action of several muscles such as the *gluteus medius* and *minimus* which are rotators and flexors of the limb and the *piriformis* muscle which allows the rotation, abduction and retropulsion of the lower limb (Kahle *et al.* 1992). Thus, the morphology of the proximal epiphysis of *Bathyergoides neotertiarius* could reflect this digging mode, enabled by the insertion of strong rotator and abductor muscles.

In posterior view, the *tuberculus minus* is less-developed than that of the modern species, but is still marked and posteromedially projecting, as in extant diggers. This structure allows the insertion of the *iliopsoas* muscle, involved in lower limb elevation during movement, the

flexion/straightening of the trunk and in the external rotation of the leg (Kahle *et al.* 1992; Samuels & Van Valkenburgh 2008). Furthermore, *Bathyergoides neotertiarius* shows a deep *fossa trochanterica*, in which the *quadratus femoris* muscle inserts, allowing the external rotation and the adduction of the thigh. Thus, the combination of those features could indicate a similar use of the hind limb in the Miocene species, although with a weaker development than in the modern burrowers, with a stabilization of the posture allowing digging with the head and mobility of the trunk.

Figure 27: Femora of extant fossorial rodents and GT 50'06. *Cryptomys hottentotus* AZ 834: Right femur A: Anterior view, F: Posterior view, K: Medial view. - *Bathyergus janetta* TM 39332: Left

femur B: Anterior view, G: Posterior view, L: Medial view. - *Heliophobius argentocinereus* TM 45931: Left femur C: Anterior view, H: Posterior view, M: Medial view. - *Tachyoryctes splendens* 820 38 M 1: Right femur D: Anterior view, I: Posterior view, N: Medial view. - *Bathyergoides neotertiarius* GT 50'06: Left femur E: Anterior view, J: Posterior view, O: Medial view. (Scale = 1cm).

Tibia

The tibia of *Bathyergoides neotertiarius* is very different from that of extant fossorial rodents. Beyond the compaction of the fossil specimen, we observe a strong mediolateral flattening of the bone, with a triangular tibial tuberosity extending into a thin crest until the middle of the diaphysis. Furthermore, the groove for the insertion of the *m. popliteus* is prominent, ending in its lower part by a strong protrusion. This muscle allows the flexion of the posterior limb, its internal rotation and knee stabilization (Grassé & Gabe 1967). When we join the astragalus/calcaneum complex containing the distal part of the tibia with this bone, we can see a slight inversion of the foot. Thus, a prominent *m. popliteus* could have an important role in joint stabilization and rotation of the limb during movement and the maintenance of the posture of the animal with its feet against the walls in the burrow, behaviour observed in the extant moles and mole rats such as *Tachyoryctes* and *Heliophobius* (Yalden 1966; Jarvis & Sale 1971; Hildebrand 1985). This morphology follows the same hypothesis of the importance of postural control by the hind limb during digging shown by the femoral structure.

The other difference between *Bathyergoides neotertiarius* and the extant species is the absence of fusion between the distal ends of the tibia and fibula (Fig. 28). Extant fossorial rodents show a distal fusion of these two bones, probably linked to a reinforcement of the posterior limb (Shimmer 1903). The absence of this conformation in the Miocene species could be due to lower forces applied in those bones during digging and underground life, not requiring a really strong robustness. This assumption goes in the same direction as the thinness of the femur and tibia of GT 50'06, involving less important use during burrowing than in the modern species but showing however a real role in the digging behaviour and in particular in posture control. The left fibula shows a marked and elongated gutter, where the *flexor digitorum fibularis* muscle inserts (digital and plantar flexor), involved in "grasping" of the claws into the substrate in some rodents such as extant porcupines (McEvoy 1982; Candela & Picasso 2008). This could be in accordance with the assumption of the use of the

hind limb in *Bathyergoides neotertiarius* to maintain its posture within the burrow when digging with its incisors.

Figure 28: Tibio-fibulae of extant fossorial rodents and GT 50'06. *Cryptomys hottentotus* AZ 834: Right tibio-fibula A: anterior view, F: Postero-medial view. - *Cryptomys damarensis* TM 45891: Left tibio-fibula, B: Anterior view, G: Postero-medial view. - *Bathyergus janetta* TM 39332: Left tibio-fibula C: Anterior view, H: Postero-medial view. - *Heliophobius argentocinereus* TM 45931: Left tibio-fibula D: Anterior view, I: Postero-medial view. - *Tachyoryctes splendens* 820 38 M 1: Right tibio-fibula E: Anterior view, J: Postero-medial view. - *Bathyergoides neotertiarius* GT 50’06: Left tibia K: Anterior view, L: Posterior view. (Scale = 1cm).

Calcaneum

Unfortunately the astragalus is poorly preserved in the fossil, but the calcaneum yields a few indications concerning movements in the ankle. The body of the calcaneum (between the distal edge of the *facies articularis talaris posterior* and the *facies articularis cuboidea*) is wide and short compared to the neck, a characteristic found in fossorial taxa such as the species of *Spalax*. This feature combined with an elongated calcaneal neck is important in posture control and in pushing soil particles during digging (Carrano 1997; Ginot *et al* 2016; Davidovits 2018). The *facies articularis talaris media* and the *facies articularis cuboidea* are closer due to the shortening of the body, the latter being concave, allowing a greater mobility of the ankle (Candela & Picasso 2008). The width is mostly due to the great development of the *processus peronealis*, linked with the development of the *m. peroneus* tendons involved in the eversion and abduction of the foot. This morphology is found in extant semi-fossorial and fossorial taxa, which maintain their posture with the feet against the walls of the burrow during digging (Emry & Thorington 1982; Ginot *et al*. 2016).

In the living tree porcupines, the *facies articularis talaris posterior* is proximo-distally convex, slightly oblique, medially facing the *facies articularis talaris media* which is concave. This conformation allows a lateral movement of the astragalo-calcaneal complex. Furthermore, the two facies are separated by a deep groove. This morphology facilitates the lateral movements of this complex, linked to foot inversion, with a restraint caused by the separation of the facies (Candela & Picasso 2008). Although these extant species are arboreal, the locomotor adaptations to grasping during climbing are similar to the fossorial and semi-fossorial adaptations in living burrowers, due to the similar movements involved in climbing and in postural control during digging, and in the movements inside the burrows (Emry & Thorington 1982; Candela & Picasso 2008; Ginot *et al*. 2016). The Miocene species *Bathyergoides neotertiarius* shows a similar calcaneal organization, supporting the inference of fossorial behaviour with the hind limb involved in posture control. Finally, GT 50’06 shows an ovoid, tall and wide *tuber calci*. This structure permits the insertion of the Achilles tendons (tendons of the *m. soleus* and *m. gastrocnemius*), allowing the generation of strong forces linked to the in-lever of the foot. This morphology is generally found in fossorial and semi-fossorial taxa (*Spalax* for example) and in plantigrade species (Carrano 1997; Candela & Picasso 2008; Ginot *et al*. 2016). These observations reinforce the inference of burrowing in the Miocene species, similar to that of extant ones. However, the neck of the calcaneum seems not to be as robust as that of the extant diggers, maybe due to lesser forces applied in

the hind limb during digging, as well as a possible difference in the burrow substrate, which could have been softer in the locality of Grillental during the lower Miocene.

Tail

The morphology of the subterranean animals is often linked with a short or absent tail, as observed in extant Bathyergidae or Spalacidae (Nevo 1995). Contrary to the modern fossorial subterranean species, the number and length of the caudal vertebrae in *Bathyergoides neotertiarius* suggest that it had a long tail. The length of the tail can be influenced by the ecology of the animal, using this structure for an optimal movement in their environment. Usually, a long tail is observed in arboreal rodents and gliders, important for stabilization in arboreal locomotion as well as for the increase of braking forces, balance and steering during gliding. In the burrows, a long tail can be associated with an increase of hazard, because of the capacity of predators to catch this structure during the escape of the prey (Hayssen 2008). However, some fossorial mammals possess a long tail, such as the non-subterranean scratch-digger rodent *C. gambianus* or even the armadillos and pangolins, using it for balance, support or as a gripping organ during burrowing. In some large scratch-diggers, the tail allows the increase of out-forces by maintaining the posture over the fore limbs, applying the body weight on the digging tools in order to begin burrow construction (Hildebrand 1985). It could be the case with *Bathyergoides neotertiarius*, showing this particular tail morphology, different from extant Bathyergids. Another reason for the presence of a long tail has been demonstrated by some studies, putting forward the role of this structure in thermoregulation of subterranean rodents in their burrows (Hamilton & Heppner 1967; Heppner 1970; Muchlinski & Shump 1979; Hildebrand 1985). First, among the Sciuridae, the wrapping of the tail around the body allows minimising of heat loss by increasing the thickness of the insulating layer. Thus, during exposure to cooler conditions, the body is protected and the heat keep inside, especially during feeding in cold environments (Muchlinski & Shump 1979). Secondly, the increase in insulation allows a decrease in heat assimilation in an environment where the thermal gradient promotes heat gain (Hamilton & Heppner 1967; Heppner 1970; Muchlinski & Shump 1979). This phenomenon has been observed in Sciuridae such as *Tamiasciurus hudsonicus* and *Sciurus niger*, which increase insulation by wrapping their tails around the body and decreasing heat penetration by reflecting the radiant energy of the sun by the light tail coloration (Muchlinski & Shump 1979). Finally, the tail can be used as a heat generator for

cooler microenvironments (Hamilton & Heppner 1967; Heppner 1970; Muchlinski & Shump 1979, Hildebrand 1985). Indeed, some subterranean rodents such as gophers and desert ground squirrels store the sun's energy in their tail, radiating this energy into the burrows when the temperature decreases. This strategy is a major adaptation in arid areas, allowing resistance to heat stresses by regulating the body and microenvironmental temperature in burrows (Bartholomew & Hudson 1961; Muchlinski & Shump 1979; Hildebrand 1985). During the lower Miocene, the climate in the Namib area was more humid and warmer than it is today (Pickford *et al*. 2000; Segalen *et al*. 2002). The species *Bathyergoides neotertiarius* could have had this type of thermoregulation system, being in environments with high temperatures and/or environments with high temperature variations requiring a heating of the burrow chambers. However, the two former hypothesis could be valid for this species, the different strategies being possible in such environment.

In summary, the specimen GT 50'06 shows fossorial adaptations, close to those of extant burrowers such as the Bathyergids and Spalacids using the chisel-tooth strategy but also to the scratch-diggers. Its morphology reflects a digging strategy using principally the skull/mandible/incisor complex and the forelimb, which show an important robustness and large muscular insertions allowing the construction of burrows. The development of the distal humeral structures such as the medial epicondyle and of the ulnar structures (large olecranon process, wide lateral gutter) indicates the application of strong forces to the forearm and increase in mobility of this limb, necessary for digging. There is however a difference in the hind limbs of *Bathyergoides neotertiarius*, which are thinner, accentuated in the tibia, and an absent tibia/fibula fusion at the distal end of the bones. This type of conformation could be due to lesser use of the hind limb during movement or a softer substrate in the locality of Grillental during the lower Miocene. However, muscular insertions present on this limb such as the *m. popliteus* insertion and *m. gluteus* indicate strong stabilization and the capacity of rotational movements useful in posture control, morphologies observed in extant burrowers using chisel-tooth digging as well as the scratch digging strategies. The calcaneum provides clues that reinforce the fossorial adaptation of the Miocene species by the presence of structures allowing high joint mobility such as the expansion of the *processus peronealis* and the disposition of the *facies articularis talaris posterior* and *media*. This mobility is coupled with a reinforcement of the ankle and particularly in a strong in-lever, important in posture

control. Finally, the presence of a long tail is really different from the extant chisel-tooth diggers and is closer to the morphology of the extant scratch-diggers such as members of the genus *Cricetomys*. The analysis of the precise morphology of the caudal vertebrae could be interesting to test the possible role of this structure in posture control but it is beyond the scope of this paper. All those elements allow us to assign *Bathyergoides neotertiarius* to a fossorial locomotor mode, showing adaptations to different digging strategies between chisel-tooth digging and scratch digging.

CONCLUSION

The specimen GT 50'06 allows us to improve knowledge about the Miocene species *Bathyergoides neotertiarius*. It belongs to Bathyergidae (Waterhouse, 1841), a family which is wellrepresented today. The fossil species is principally known by craniodental remains and the fragmentary skeleton described herein provides information about its postcranial morphology for the first time. The general morphology shows some similarities to extant rodents such as the genera *Cryptomys*, *Bathyergus* and *Heliophobius*, which are adapted to a fossorial lifestyle. The robustness of the skull/mandible/incisor complex approaches GT 50'06 closer to the genera *Cryptomys* and *Heliophobius*, which burrow essentially using the incisors, involving the reinforcement of those structures linked to the development of strong *temporalis* and *masseter* muscles. Similarly, the postcranial elements of the fossils are consistent with fossorial behaviour, close to that of the burrowing mode of *Tachyoryctes*, notably with rather robust upper limbs, an internal orientation of the ulna allowing it to push back the loose soil during digging but also a well-developed olecranon process suggesting an important leverage effect. However, there is a difference in the lower limb which is less robust than in the extant fossorial species, with an accentuated thinness of the tibia, showing an important mediolateral compression. This morphology could be due to a lesser (or different) use of this limb, privileged for posture control, notably with a developed *popliteus* muscle allowing joint stabilization of the knee. The main difference consists of the presence of a long tail, being much closer to extant scratch-diggers than to the subterranean chisel-tooth diggers. This analysis being mainly descriptive, the hypothesis about the locomotor behaviour must be tested, especially via biometric analysis and geometric morphometry, in order to discuss the inferred lifestyle of this Miocene species. From a more evolutionary aspect, the fossil from

Grillental can help us to understand the evolution of the fossorial activities of the mole rats, showing fossorial adaptations close to different digging strategies.

ACKNOWLEGMENTS

We would like to thank the French Embassy in Namibia, the Cooperation Service of the French Embassy in Windhoek, the Collège de France and the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Thanks to the Geological Survey of Namibia and the Ministry of Mines and Energy for providing logistic help. Thanks also to the Namibian National Monuments Council and to Namdeb Diamond Corporation (Pty) for authorisation and access to the Sperrgebiet. This work is part of a PhD project funded by Sorbonne Université, Paris, under the doctoral program "Interface Pour le Vivant". We thank Dr M. Pickford for his comments and for revision of English. We thank the reviewers Sophie Montuire and the second anonymous one for suggestions and remarks which help to improve the article.

REFERENCES

BARTHOLOMEW G. A. & HUDSON J. W. 1961. - Desert ground squirrels. *Scientific American* **205** (5): 107-117. https://doi.org/10.1038/scientificamerican1161-107

CANDELA A. & PICASSO B. 2008. - Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): indicators of locomotor behaviour in Miocene porcupines. *Journal of Morphology* **269** (5): 552–593. https://doi.org/10.1002/jmor.10606

CARRANO T. 1997. - Morphological indicators of foot posture in mammals: a statistical and biomechanical analysis. *Zoological Journal of The Linnean Society* **121** (1): 77–104. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1997.tb00148.x

DAVIDOVITS P. 2018. - Physics in biology and medicine. *Academic Press* 352 pp..

ELISSAMBURU A. & DE SANTIS L. 2011. - Forelimb proportions and fossorial adaptations in the scratch-digging rodent *Ctenomys* (Caviomorpha). *Journal of Mammalogy* **92** (3): 683–689. https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-113.1

EMRY R. J. & THORINGTON R. W. 1982. - Descriptive and comparative osteology of the oldest fossil squirrel *Protosciurus* (Rodentia: Sciuridae). *Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press* **47**: 21–28. https://doi.org/10.5479/si.00810266.47.1

GINOT S., HAUTIER L., MARIVAUX L. & VIANEY-LIAUD M. 2016. - Ecomorphological analysis of the astragalo-calcaneal complex in rodents and inferences of locomotor behaviours in extinct rodent species. *PeerJ* **4**: e2393. https://doi.org/10.7717/peerj.2393

GOMES RODRIGUES H. & ŠUMBERA R. 2015. - Dental peculiarities in the silvery mole rat: an original model for studying the evolutionary and biological origins of continuous dental generation in mammals. *PeerJ* **3**: 1-19. https://doi.org/10.7717/peerj.1233

GRASSE P-P. & GABE M. 1967. - Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie. Tome 16 : Mammifères, Fasc. 1, Téguments et squelette. *Masson* 1162 pp.

HAMILTON W. J. & HEPPNER F. H. 1967. - Radiant solar energy and the function of black homeotherm pigmentation: an hypothesis. *Science* **155**: 196-197. https://doi.org/10.1126/science.155.3759.196

HAPPOLD M., KINGDON J., HAPPOLD D., BUTYNSKI T., HOFFMANN M. & KALINA J. 2013. - Rodentia. *In Mammals of Africa*. *A&C Black* **3**: 784 pp.

HAYSSEN V. 2008. - Patterns of body and tail length and body mass in Sciuridae. *Journal of Mammalogy* **89** (4): 852-873. https://doi.org/10.1644/07-MAMM-A-217.1

HEPPNER F. 1970. - The metabolic significance of differential absorption of radiant energy by black and white birds. *The Condor* **72** (1): 50-59. https://doi.org/10.2307/1366474

HILDEBRAND M. 1985. - Digging in quadrupeds, *in* HILDEBRAND M., BRAMBLE D. M., LIEM K. F. & WAKE D. B. (eds), Functional Vertebrate Morphology. *Cambridge: Harvard University Press* 89–109.

JARVIS J. U. M. & SALE J. B. 1971. - Burrowing and burrow patterns of East African mole rats *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. *Journal of Zoology, London* **163**: 451-479. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1971.tb04544.x

KAHLE W., LEONHARDT H. & PLATZER W. 1992. - Anatomie. 1. Appareil locomoteur. *Flammarion Medecine-Sciences* 434 pp.

LAGARIA A. 2004. - Morphological adaptations of the forelimb of sousliks, *Spermophilus citellus* (Rodentia, Mammalia) to scratchdigging. *B.S. thesis*, *University of Thessaloniki*, *Thessaloniki*, *Greece* (in Greek).

LAGARIA A. & YOULATOS D. 2006. - Anatomical correlates to scratch digging in the forelimb of European Ground Squirrels (*Spermophilus citellus). Journal of Mammalogy* **87** (3): 563–570. https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-251R1.1

LAVOCAT R. 1973. - Les rongeurs du Miocène d'Afrique Orientale : 1. Miocène inférieur. *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier 1* 1–284.

MARIVAUX L., DUCROCQ S., JAEGER J-J., MARANDAT B., SUDRE J., CHAIMANEE Y., TUN S. T., HTOON W., & SOE A. N. 2005. - New remains of *Pondaungimys anomaluropsis* (Rodentia, Anomaluroidea) from

the latest middle Eocene Pondaung Formation of Central Myanmar. *Journal of Vertebrate Palaeontology* **25** (1): 214-227. https://doi.org/10.1671/0272-4634(2005)025[0214:NROPAR]2.0.CO;2

McEVOY J. S. 1982. - Comparative myology of the pectoral and pelvic appendages of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) and the prehensile-tailed porcupine (*Coendou prehensilis*). *Bulletin of the American Museum of Natural History* **173** (4): 337-421.

MEIN P. & FREUDENTHAL M. 1971. - Les Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Néogène Moyen de Vieux-Collonges. Partie 2 : Cricetodontidae *incertae sedis*, Melissiodontinae, Platacanthomyinae, et Anomalomyinae. *Scripta Geologica* **60**: 1-11.

MEIN P. & PICKFORD M. 2008. - Early Miocene Rodentia from the northern Sperrgebiet, Namibia. *Memoir of the Geological Survey of Namibia* **20**: 235-290.

MUCHLINSKI A. E. & SHUMP K. A. 1979. - The sciurid tail: a possible thermoregulatory mechanism. *Journal of Mammalogy* **60** (3): 652-654. https://doi.org/10.2307/1380118

NEVO E. 1995. - Mammalian evolution underground. The ecological-genetic-phenetic interfaces. *Acta Theriologica* **3**: 9-31. https://doi.org/10.4098/AT.arch.95-43

O' HIGGINS P. & MILNE N. 2013. - Applying geometric morphometrics to compare changes in size and shape arising from finite elements analyses. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* **24** (1): 126-132.

PARSONS F. G. 1896. - Myology of rodents. Part II. An account of the myology of the myomorpha, together with a comparison of the muscles of the various suborders of rodents. *Proceedings of the Zoological Society of London* 159-192. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1896.tb03033.x

PICKFORD M. 2008. - Geology, stratigraphy and age of the Miocene fluvio-paludal and pedogenic deposits of the Northern Sperrgebiet, Namibia. *Memoir of the Geological Survey of Namibia* **20**: 11-23.

PICKFORD M. & SENUT B. 2000. - Geology and palaeobiology of the Namib Desert, southwestern Africa. *Geological Survey of Namibia* **18**, 155 pp.

PRICE M. V. 1993. - A functional–morphometric analysis of forelimbs in bipedal and quadrupedal heteromyid rodents. *Biological Journal of the Linnean Society* **50**: 339–360. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1993.tb00936.x

ROCHE D. 2012. Apport de l'étude isotopique de l'émail dentaire des grands mammifères herbivores pour la reconstitution des environnements néogènes d'Afrique austral et orientale. *Thèse de doctorat. Paris 6*, 256 pp.

SAMUELS J. X. & VAN VALKENBURGH B. 2008. - Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology* **269** (11): 1387–1411. https://doi.org/10.1002/jmor.10662

SEGALEN L., RENARD M., PICKFORD M., SENUT B., COJAN I., LE CALLONNEC L. & ROGNON P. 2002. - Environmental and climatic evolution of the Namib Desert since the Middle Miocene: the contribution of carbon isotope ratios in ratite eggshells. *Comptes Rendus Geoscience* **334** (12): 917-924. https://doi.org/10.1016/S1631-0713(02)01837-0

SHEPHERD C. R. & SHEPHERD L. A. 2012. - A naturalist's Guide to the Mammals of Thailand and Southeast Asia. *Asia book, Bangkok,* 177 pp.

SHIMMER H.W. 1903. - Adaptations to aquatic, arboreal, fossorial and cursorial habits in mammals. III. Fossorial adaptations. *The American Naturalist* **444**: 819-825. https://doi.org/10.1086/278368

STROMER E. 1923. - Bemerkungen über die ersten Landwirbeltier-Reste aus dem Tertiär Deutsch-Südwestafrikas. *Paläontologisches Zeitschrift* **5**: 226-228. https://doi.org/10.1007/BF03160370

STROMER E. 1926. - Reste Land-und Süsswasser-bewohnender Wirbeltiere aus den Diamantfeldern Deutsch-Südwestafrikas *in* KAISER E. (ed.), *Die Diamantenwuste Südwest-Afrikas*, Reimer, Berlin, **2**: 107-153.

STUART C. & STUART M. 2015. - Stuarts' Field Guide to Mammals of Southern Africa: including Angola, Zambia & Malawi*. Random House Struik*, pp 456.

WOOD A. E. & WILSON R. W. 1936. - A suggested nomenclature for the cusps of the cheek teeth of rodents. *Journal of Palaeontology* 388-391.

YALDEN D. W. 1966. - The anatomy of mole locomotion. *Journal of Zoology* **149** (1): 55-64. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1966.tb02983.x

Partie II

Comportement locomoteur des espèces de rongeurs du Miocène inférieur d'Ouganda et de Namibie

Introduction

Depuis de nombreuses années, un des défis en biologie est d'analyser et de comprendre les adaptations des mammifères à leur environnement reflétées dans les caractères morphologiques squelettiques (Hildebrand, 1985 ; Price, 1993 ; Argot, 2001 ; Caumul et Polly, 2005 ; Harmon, 2007 ; Alvarez *et al.*, 2011 ; Samuels *et al.*,2013 ; Cano *et al.*, 2013 ; Meloro *et al.*, 2013 ; Ginot *et al.*, 2016 ; Janis et Martin-Serra, 2020). En effet, les analyses morphométriques ont permis de mettre en évidence des caractéristiques propres à des modes de vie variés liés soit à l'alimentation (herbivore, carnivore, insectivore, omnivore) à partir de l'étude de l'appareil masticateur (Vinyard *et al.*, 2011 ; Cox *et al.*, 2012 ; Van Heteren *et al.*, 2015 ; Parmenter *et al.*, 2020), soit au comportement locomoteur (arboricole, sauteur, terrestre, fouisseur) basées sur la morphologie squelettique (Hildebrand, 1985 ; Carrano, 1997 ; Lagaria et Youlatos, 2006 ; Candela et Picasso, 2008 ; Samuels et Valkenburgh, 2009 ; Vianey-Liaud *et al.*, 2015 ; Janis et Martin-Serra, 2020). Un des groupes les plus diversifiés en terme d'écologie est celui des rongeurs, montrant des comportement locomoteurs allant du fouissage comme chez les rats-taupes, au déplacement arboricole, comme chez les écureuils volants asiatiques ou anomalures africains qui ont développé des adaptations au vol plané (Wilson et Reeder, 2005 ; Happold *et al.*, 2013). Parmi ces espèces spécialisées dans un mode de locomotion particulier, certaines présentent un répertoire étendu et sont considérées comme généralistes. Souvent reconnues comme terrestres, elles sont toutefois capables d'occuper plusieurs niches écologiques, développant des aptitudes leur permettant de grimper aux arbres, comme de creuser des terriers, tout en passant la majorité de leur temps à la surface du sol (Elissamburu et Vizcaino, 2004 ; Happold *et al.*, 2013). D'où l'enjeu des études morphométriques qui s'avèrent importantes pour comprendre les adaptations locomotrices au sein d'une espèce, unissant la morphologie squelettique à une fonction donnée.

Le développement, depuis plusieurs années, de méthodes d'analyses morphométriques permettent d'étudier les adaptations chez les rongeurs. Traditionnellement, la prise directe de mesures sur les spécimens originaux ou sur des photographies conduit à des comparaisons interspécifiques et/ou intergroupes, quantifiant la variabilité morphologique observée chez les espèces actuelles et fossiles (Heinrich et Rose, 1997 ; Lagaria et Youlatos, 2006 ; Ginot *et*

al., 2016 ; Tulli *et al*. 2016). Des indices peuvent être calculés, significatifs d'une catégorie écologique donnée comme par exemple les indices de robustesse humérale ou épicondylienne, qui caractérisent des modes locomoteurs spécifiques (Lagaria et Youlatos, 2006). Malgré l'utilisation fréquente de cette méthode, cette dernière ne rend pas compte de la forme réelle de l'objet, les proportions seules étant privilégiées. D'où l'intérêt de la morphométrie géométrique qui permet d'analyser la forme précise d'une structure.

La morphométrie géométrique permet l'étude de la forme d'un objet, que ce soit des structures qu'il contient (utilisation de points repères) ou bien de sa forme globale (utilisation des contours). Les points repères, dits « landmarks », permettent de délimiter la position et forme des structures sur l'os étudié par des coordonnées x, y (utilisation de photographies 2D) ou x, y, z (morphométrie 3D). Ces derniers sont appelés points homologues, car ils désignent la même structure sur chaque spécimen, afin d'établir des correspondances entre les points lors de l'analyse (Claude, 2008). Différents types de landmarks sont répertoriés : les types I, II et III (Figure II.1).

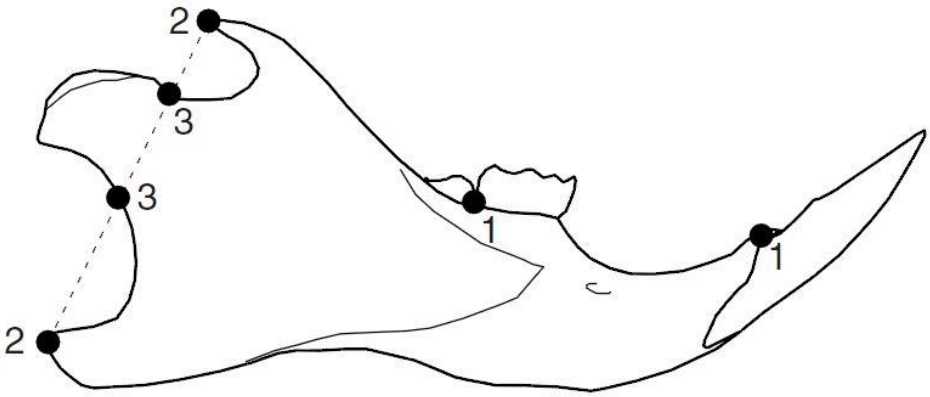


Figure II.1 : Positionnement des différents types de landmarks sur une mandibule de rongeur (Claude, 2008).

Les landmarks de type I sont définis par l'intersection entre différents tissus (comme par exemple la jonction entre les frontaux et les nasaux sur la face supérieure du crâne). Les points de type II représentent le bout d'une structure ou un point de courbure maximum (comme par exemple l'extrémité d'une incisive de rongeur). Enfin, les landmarks de type III représentent les points extrêmes, c'est-à-dire les points les plus antérieurs ou postérieurs d'une structure (extrémité postérieure du gonion de la mandibule) (Bookstein, 1991). Pour

cette étude, l'analyse est associée à une superposition Procruste (Generalized Procruste Analysis), qui permet la mise à l'échelle, entre autre, de tous les spécimens du jeu de donnée (Gower, 1975 ; Rohlf et Slice, 1990). Ainsi, les étapes d'alignement, mise à l'échelle et rotation sont appliquées à chaque objet, entrainant une diminution de la distance entre les points homologues des différents spécimens. De ce fait, cette superposition annule de l'effet de taille afin d'analyser essentiellement la forme de l'objet, mise en relation avec une variable écologique, ici le comportement locomoteur.

Ces différentes méthodes d'acquisition de données permettent l'étude des espèces selon leur mode locomoteur par des analyses discriminantes. Ces dernières reposent sur des algorithmes statistiques reliant les informations morphologiques (longueur/largeur de l'humérus, hauteur de la crête deltoïde par exemple) et écologiques (comme le comportement locomoteur) sous forme de variables, révélant des adaptations particulières au mode de vie. Deux méthodes sont utilisées dans cette étude : l'analyse discriminante linéaire (Linear Discriminant Analysis – LDA) et l'analyse phylogénétique discriminante flexible (Phylogenetic Flexible Discriminant Analysis - PFDA). La première est un outil de classification utilisé historiquement qui permet de séparer les groupes partageant des caractéristiques similaires, ces dernières pouvant être informatives au niveau des adaptations. Elle induit une augmentation de la variance intergroupe et une diminution de la variance intragroupe, permettant une meilleure discrimination des espèces ayant des caractéristiques proches (Fisher, 1938 ; Hastie *et al.*, 1994). Un des inconvénients de cette analyse est son incapacité à prendre en compte la phylogénie, qui peut potentiellement biaiser les attributions écologiques établies sur la base d'une morphologie donnée. En effet, le rapprochement entre espèces peut être lié à leurs relations de parenté, les caractéristiques morphologiques pouvant ainsi être dues à leur histoire commune. Ainsi, pour valider un signal écologique donné, cette information est importante à prendre en compte (Felsenstein, 1985). C'est pourquoi l'utilisation de la PFDA s'avère nécessaire, pour proposer des hypothèses d'adaptations liées au mode de vie, et comparer avec les données issues de la LDA pour une meilleure complémentarité. Cette méthode permet la transformation du processus de discrimination de la LDA en un problème de régression des moindres carrés. Les données phylogénétiques peuvent être insérées à l'aide de la PGLS (Phylogenetic Generalised Least Squares) permettant l'estimation de la co-variance prédite entre les espèces analysées, en

fonction des relations de parenté. Ainsi, cette méthode permet de trouver la combinaison linéaire des variables continues de l'analyse qui sépare le mieux les groupes d'une variable discrète, ici, la locomotion (Hastie *et al.*, 1994 ; Motani et Schmitz, 2011).

Ces méthodes permettent l'établissement de modèles de prédiction sur les espèces actuelles, éclairant les adaptations communes entre espèces voire entre groupes taxonomiques plus larges (rongeurs, primates) partageant des caractéristiques écologiques. Les modèles obtenus peuvent ensuite servir de référentiels pour prédire le mode de vie des espèces fossiles, les rattachant à un groupe discriminé par les analyses statistiques en fonction de leur morphologie.

Cette partie est donc divisée en trois chapitres, visant à comprendre les adaptations locomotrices chez les espèces du Miocène inférieur d'Ouganda (*Diamantomys luederitzi*, *Paranomalurus bishopi*, *Nonanomalurus soniae*) et de Namibie (*Bathyergoides neotertiarius*).

Le premier chapitre concerne l'étude morphométrique de l'espèce *Diamantomys luederitzi* connue dans le Miocène inférieur de Namibie et d'Ouganda. Cette étude réalisée sur le crâne et l'humérus permet de prédire un répertoire locomoteur varié, caractérisé par des adaptations morphologiques mises en évidence par les analyses discriminantes. Ces prédictions conduisent à une discussion des méthodes utilisées (Linear Discriminant Analysis et Phylogenetic Flexible Discriminant Analysis), et permettent la comparaison des résultats et modèles construits via ces dernières.

Le deuxième chapitre est focalisé sur l'étude du comportement locomoteur de l'espèce namibienne *Bathyergoides neotertiarius*, reconstitué à partir des données de l'humérus et de l'ulna. Cette espèce fait l'objet d'une publication (sous presse) concernant ses adaptations au fouissage, étude essentiellement qualitative et comparative. Les études quantitatives révélant les adaptations au fouissage chez les rongeurs actuels ont complété ce travail et permettent de statuer sur le mode de locomotion de l'espèce fossile.

Enfin, le troisième chapitre concerne l'étude des rongeurs anomaluroïdes des sites de Napak : *Nonanomalurus soniae*, *Paranomalurus bishopi* et *Paranomalurus walkeri*. L'espèce *Nonanomalurus soniae* ayant été renommée suite à la découverte d'un squelette partiel en connexion et retirée du genre *Paranomalurus*, il est intéressant d'analyser ses adaptations locomotrices et les mettre en parallèle avec celles des espèces du genre *Paranomalurus.* Les

méthodes discriminantes ont mis en évidence des adaptations communes liées au comportement locomoteur arboricole mais aussi des variations spécifiques chez les espèces planeuses appartenant à la famille actuelle des Anomaluridae.

Chapitre 1 : Adaptations locomotrices chez l'espèce du Miocène inférieur *Diamantomys luederitzi* (Stromer, 1922) d'Ouganda (Napak)

Cette partie fera l'objet d'une publication à la revue *Journal of Morphology* et sera donc rédigée en anglais. Cette étude se focalise sur la prédiction de comportement locomoteur chez l'espèce fossile *Diamantomys luederitzi* via l'étude de son crâne et de son humérus. Les spécimens proviennent de plusieurs localités du Miocène inférieur d'Ouganda (Napak IV, V, XV, XXX et XXXI). Les références bibliographiques seront renseignées à la fin de cette thèse, il en sera de même pour les chapitres 2 et 3.

Auteurs : Laura Bento Da Costa et Brigitte Senut.

I. Introduction

Locomotor repertoire of fossil rodents based on postcranial morphology have been largely discussed during the last past decades (Argot, 2001; Szalay & Sargis, 2001; Candela & Picasso, 2008; Salton & Sargis, 2008; Samuels & Van Valkenburgh, 2009; Elissamburu & De Santis, 2011; Vianey-Liaud *et al*., 2015; Ginot *et al.*, 2016; Janis & Martin-Serra, 2020 among others). This group shows a large diversity of behaviors (arboreal, terrestrial, fossorial, gliders) reflected in the occupation of various ecological niches, represented by their worldwide distribution (Wilson & Reeder, 2005). One of the important challenges of these studies is to predict the locomotor behaviour of fossil species, in order to understand the evolution and the changes in habitats through time. Here, we focus on the Lower Miocene species *Diamantomys luederitzi* Stromer, 1922, for which several remains have been found, including skulls and fragmentary bones. The material comes from the Ugandan localities of Napak, dated between 20.5 and 19 million years (Bishop *et al*., 1969; Pickford *et al*., 2020). No studies about the locomotor habits have been carried out on this Ugandan species, despite the abundance of cranial and postcranial elements. It is necessary to examine its morphology in order to understand its behaviour and extend the knowledge on this Lower Miocene rodent species. In this study, we use different morphometric tools for predicting the locomotor behaviour of *Diamantomys luederitzi*, such as Linear Discriminant Analysis and Phylogenetical Flexible Discriminant Analysis based on linear measurements and shapes (geometric morphometrics), using the skull and distal humerus morphologies. Morphometric studies using the skull of the rodent are generally devoted to dietary adaptations, but few are linked

to locomotion (Samuels, 2009; Samuels & Van Valkenburgh, 2009; Maestri *et al.*, 2016; Ginot, 2017). The morphological studies lead to several questions which are addressed in this study: 1- Is the skull a good indicator of locomotor adaptations? 2- Is it a good indicator for predicting the locomotor behaviour in fossil species? Another point is the presence of numerous fragmentary bones in the fossil record. It is the case for *Diamantomys luederitzi*, for which a lot of distal humeri have been found in Napak sites. The complete bones are rarely preserved, complicating the possible studies about the lifestyles of a fossil species. The aim is to detect the presence of a locomotor signal in distal epiphysis of the humeri of the Lower Miocene species, in order to put forward a possibility of extending this study to the fossil postcranial material usually found in palaeontological sites.

II. Materials and methods

1. Institutional abbreviations

MNHN: Museum National d'Histoire Naturelle (Paris), RMCA: Royal Museum of Central Africa (Tervuren, Belgium; Africa Museum today), TM: Transvaal Museum (Ditsong Museum of Natural History, Pretoria), NAP: Napak.

2. Materials and methods

Data acquisition of the linear measurements

Two skeletal structures are used in the statistical analysis: the skull and the humerus. Because of limitations of the preservation of the fossil material and for trying to categorize the locomotion on the basis of a fragmentary material, only the distal humerus has been analysed. The list of the taxa and their associated locomotor behaviour are presented in the table II.1.1.

Table II.1.1: List of the species used in this study and their associated locomotor behaviours (Viljoen, 1978; Shepherd & Shepherd, 2012; Happold *et al*., 2013; Kingdon, 2015).

Taxonomy	Species	Locomotor behaviour	n skull	n humerus
Rodentia				
Nesomyidae	*Cricetomys gambianus*	Terrestrial	7	1
	Cricetomys emini	Terrestrial	5	2
	Beamys hindei	Terrestrial	1	1

Thryonomyidae	*Thryonomys swinderianus*	Terrestrial	6	7
	Thryonomys gregorianus	Terrestrial	4	0
Sciuridae	*Xerus erythropus*	Terrestrial	4	2
	Funisciurus congicus	Arboreal	3	0
	Funisciurus substriatus	Arboreal	3	0
	Protoxerus stangeri	Arboreal	4	4
	Ratufa affinis	Arboreal	1	1
	Ratufa indica	Arboreal	1	1
	Sciurus carolinensis	Arboreal	5	1
	Sciurus vulgaris	Arboreal	2	2
	Petaurista petaurista	Glider	3	1
	Petaurista philippensis	Glider	2	1
	Petaurista elegans	Glider	1	0
Anomaluridae	*Anomalurus beecrofti*	Glider	7	0
	Anomalurus jacksoni	Glider	7	2
	Anomalurus neavei	Glider	5	0
	Anomalurus beldeni	Glider	2	0
	Anomalurus pusillus	Glider	2	0
	Anomalurus derbianus	Glider	6	1
	Anomalurus sp.	Glider	0	2
	Idiurus macrotis	Glider	3	1
Bathyergidae	*Cryptomys damarensis*	Fossorial	4	2
	Cryptomys hottentotus	Fossorial	4	2
	Cryptomys mellandi	Fossorial	2	1
	Cryptomys amatus	Fossorial	2	0
	Bathyergus janetta	Fossorial	2	1
	Bathyergus suillus	Fossorial	4	0
	Heliophobius argenteocinereus	Fossorial	4	2
	Heliophobius robustus	Fossorial	1	0
	Heliophobius mottoulei	Fossorial	1	0
	Georychus capensis	Fossorial	2	0
Spalacidae	*Tachyoryctes deamon*	Fossorial	2	0
	Tachyoryctes splendens	Fossorial	0	2
Primates				
Galagidae	*Galago senegalensis*	Arboreal/	5	4
	Otolemur crassicaudatus	Arboreal/jumper	2	0
	Galago alleni	Arboreal/jumper	3	1
Lorisidae	*Nycticebus pygmaeus*	Arboreal	2	2
	Nycticebus bengalensis	Arboreal	2	2
Cheirogaleidae	*Cheirogaleus milii*	Arboreal	2	2
Cebidae	*Leontopithecus rosalia*	Arboreal	3	3
	Saguinus midas	Arboreal	2	3

Skull

Six families of rodents have been used in the analyses, including 34 species: Nesomyidae (n=13, 3 species), Thryonomyidae (n=10, 2 species), Sciuridae (n=29, 11 species), Anomaluridae (n=32, 7 species), Bathyergidae (n=26, 10 species) and Spalacidae (n=2, 1 species) (Table II.1.1). The specimens come from several collections: the MNHN, the RMCA and the Ditsong Natural History Museum (Pretoria, South Africa), the detailed list presented in the annex 2.

The specimens belonging to the Order Primates come from the MNHN. Four families have been used, representing two locomotor categories: Galagidae (n=10, 3 species, arboreal/jumpers), Lorisidae (n=4, 2 species, arboreals), Cheirogaleidae (n=2, 1 species, arboreal) and Cebidae (n=5, 2 species, arboreals) (Table II.1.1).

For the species *Diamantomys luederitzi*, two skulls have been included in the predictions, coming from the Lower Miocene sites Napak IV (NAP IV 220'09) and XV (NAP XV 268'08).

Seven variables have been measured with a calliper, expressed in centimetres (Figure II.1.1) for the Linear discriminant Analysis (LDA): the maximal length of the skull (SL), the width of the back of the skull (WB), the width of the constriction (CW), the length of the muzzle (ML), the width of the muzzle (MW), the height of the skull (SH) and the length of the cheek tooth row (CRL). All the variables have been chosen in order to be represented in the fossil specimens of *Diamantomys luederitzi*.

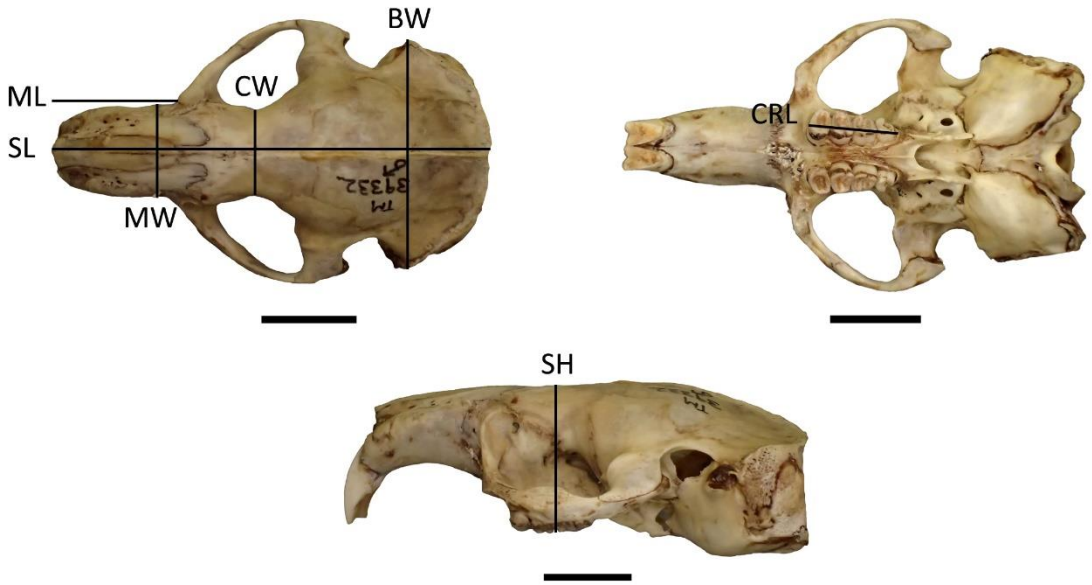


Figure II.1.1: Measurements taken on the skulls of the extant and extinct specimens of rodents and primates for the Linear discriminant Analysis. Specimen TM 39332 - *Bathyergus janetta* (Scale = 1cm).

Distal humerus

The six rodent families represented in the skull analysis are also present in the analysis of the humerus, including 40 specimens for the distal humerus (Table II.1.1): Anomaluridae (n=6), Sciuridae (n=13, 8 species), Thryonomyidae (n=7, 1 species), Nesomyidae (n=4, 3 species), Spalacidae (n=2, 1 species) and Bathyergidae (n=8, 5 species). The specimens come from MNHN, the RMCA and the Ditsong Natural History Museum (Pretoria, South Africa).

Concerning the primates, the four families are also represented in the data set (Table II.1.1), coming from the MNHN: the Galagidae (n=5, 2 species), the Lorisidae (n=4, 2 species), the Cheirogaleidae (n=2, 1 species) and the Cebidae (n=6, 2 species), for both structures.

Eight distal humerus of *Diamantomys luederitzi* have been studied, coming from the Lower Miocene sites of Napak IV, Napak V, Napak XV, Napak XXX and Napak XXXI (NAP IV 65a, NAP IV 65b, NAP IV 65c, NAP IV 12'12, NAP V 34'11, NAP XV 158'12, NAP XXX 22'16b and NAP XXXI 21'18). For the proximal ulna, one specimen has been identified and used for this analyse, coming from Napak XV (NAP XV 279'08).

Seven variables have been measured on the distal humerus: the width of the diaphysis (DW), the width of the distal epiphysis (DEW), the width of the internal epicondyle (IEW), the

length of the capitulum (CL), the heigth of the capitulum (CH), the length of the trochlea (TL) and the heigth of the trochlea (TH) (Figure II.1.2). All the variables have been chosen for their presence in the fossil material.

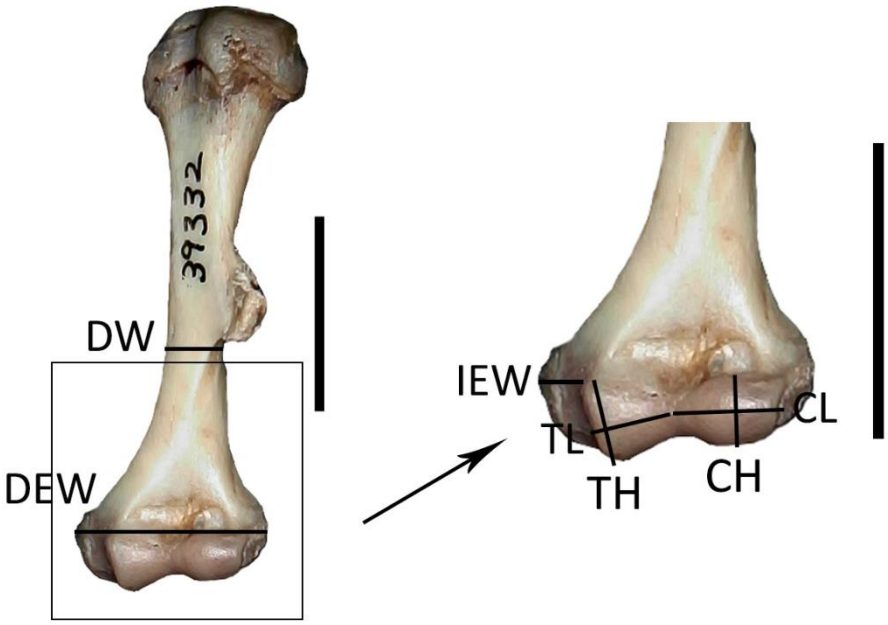


Figure II.1.2: Measurements taken on the distal humerus of the extant and extinct specimens of rodents and primates for the LDA. Specimen TM 39332 - *Bathyergus janetta* (Scale = 1cm).

Data acquisition for the geometric morphometry

Two skeletal structures have been used for the geometric morphometric analyses: the skull and the humerus. As the measurement-based LDA (Linear Discriminant Analysis), only the distal part of the humerus is analysed due to the state of preservation of the fossil remains. The list of the taxa and their locomotor behaviour are presented in Table II.1.2. For these studies, pictures of the specimens have been taken with an Olympus Tough 4 camera, by the same user. The TPS files have been created with the TpsUtil64 software and the landmarks have been positioned on the 2D pictures with the Tps Dig232 software (Rohlf, 2018).

Table II.1.2: List of the species used in geometric morphometry and their associated locomotor behaviours (Viljoen, 1978; Shepherd & Shepherd, 2012; Happold *et al*., 2013; Kingdon, 2015).

Family	Species	Locomotor behaviour	n skull	n humerus
Nesomyidae	*Cricetomys gambianus*	Terrestrial	6	1
	Cricetomys emini	Terrestrial	5	2
	Beamys hindei	Terrestrial	1	1
Thryonomyidae	*Thryonomys swinderianus*	Terrestrial	5	7
	Thryonomys gregorianus	Terrestrial	3	0
Sciuridae	*Funisciurus congicus*	Arboreal	3	0
	Funisciurus substriatus	Arboreal	3	0
	Protoxerus stangeri	Arboreal	4	4
	Ratufa affinis	Arboreal	1	1
	Ratufa indica	Arboreal	1	0
	Petaurista petaurista	Glider	3	1
	Petaurista elegans	Glider	1	0
Anomaluridae	*Anomalurus beecrofti*	Glider	6	0
	Anomalurus jacksoni	Glider	7	2
	Anomalurus neavei	Glider	4	0
	Anomalurus beldeni	Glider	1	0
	Anomalurus pusillus	Glider	1	0
	Anomalurus derbianus	Glider	4	1
	Anomalurus sp.	Glider	0	2
	Idiurus macrotis	Glider	3	1
Bathyergidae	*Cryptomys damarensis*	Fossorial	4	2
	Cryptomys hottentotus	Fossorial	4	2
	Cryptomys mellandi	Fossorial	2	1
	Bathyergus janetta	Fossorial	2	1
	Bathyergus suillus	Fossorial	4	0
	Heliophobius argenteocinereus	Fossorial	4	2
	Heliophobius robustus	Fossorial	1	0
	Heliophobius mottoulei	Fossorial	1	0
	Georychus capensis	Fossorial	2	0
Spalacidae	*Tachyoryctes deamon*	Fossorial	1	0
	Tachyoryctes splendens	Fossorial	0	2
Primates				
Galagidae	*Galago senegalensis*	Arboreal/jumper	0	4
	Galago alleni	Arboreal/jumper	0	1
Lorisidae	*Nycticebus pygmaeus*	Arboreal	0	2
	Nycticebus bengalensis	Arboreal	0	2

Skull

Six extant families have been used for the geometric morphometric analyses, including Nesomyidae (n=12), Thryonomyidae (n=8), Sciuridae (n=16), Anomaluridae (n=27), Bathyergidae (n=24) and Spalacidae (n=1). The detailed list of the species is present in table II.1.2.

Concerning the extinct species *Diamantomys luederitzi*, one specimen has been analysed (NAP XV 268'08), also used in the linear analyses.

Eighteen landmarks (type II; Bookstein 1991) have been positioned on the extant and extinct specimens (Figure II.1.3), in the ventral view of the skull. We used semi-landmarks (sliding landmarks) to represent the different curvatures of the auditory bullae (2 curves with 32 equidistant points), of the palatal posterior border (1 curve with 50 equidistant points and of the back of the skull at the level of the foramen magnum and the condyles (1 curve with 30 equidistant points) (Figure II.1.3). Every first and last point of the curvature represent a type II landmark, between which the semi-landmarks can slide to minimize the distance between each point of all the specimens.

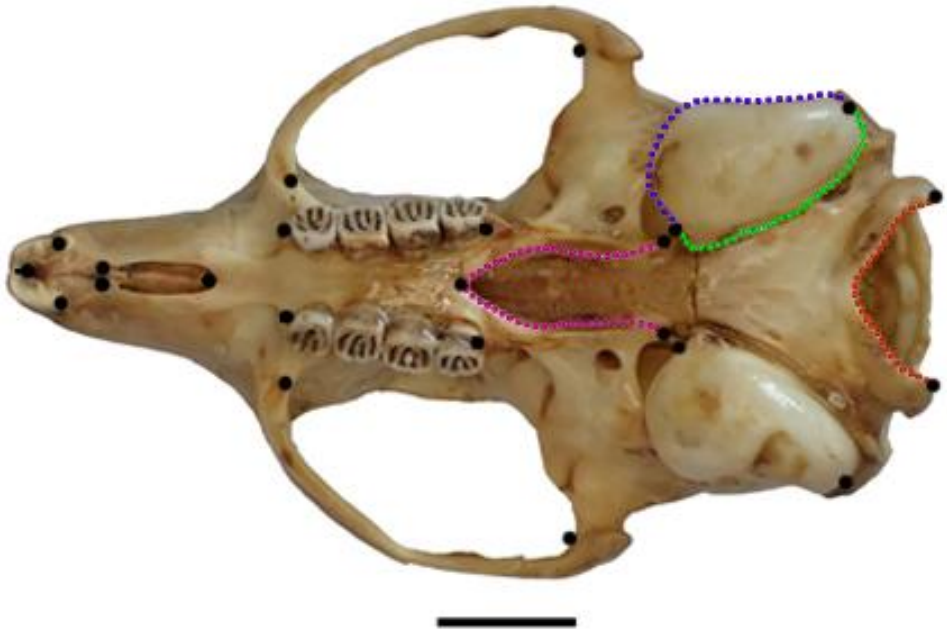


Figure II.1.3: Position of the landmarks (type II) and curves (semi-landmarks, in colors) on the skull of RG 3223 (*Anomalurus jacksoni*) (Scale = 1cm).

Distal Humerus

All the rodent families represented in the skull analyses are considered in the test on the distal humeri (n=33) (table II.1.2). Families of primates have been used in order to highlight possible common adaptations for locomotor behaviour (n=10), including the species *Galago senegalensis* (n=4*), Galago alleni* (n=1), *Nycticebus pygmaeus* (n=3) and *Nycticebus bengalensis* (n=2).

Eight fossil specimens have been included in the analysis, coming from Napak IV, V, XV, and XXXI (NAP IV 65a, NAP IV 65b, NAP IV 65c, NAP IV 4'03, NAP IV 12'12, NAP V 34'11, NAP XV 158'12 and NAP XXXI 21'18).

Four curves have been positioned in order to represent the curvatures of the capitulum/trochlea complex (two curves of 25 equidistant semi-landmarks) and of the sides of the epicondyles (medial and lateral; 25 and 15 equidistant semi-landmarks respectively) (Figure II.1.4).

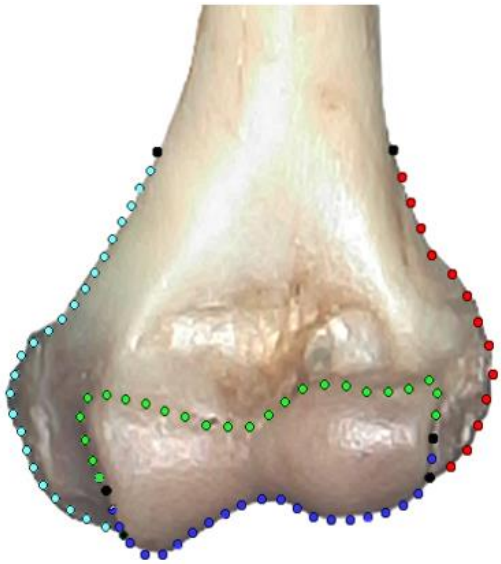


Figure II.1.4: Position of the curves on the distal humerus for the geometric morphometrics (in colors). Specimen TM 39332 – *Bathyergus janetta*, left distal humerus. Each black dot represents the landmark that delimits the ends of the curve (not to scale).

The top of the curve representing the lateral border has been chosen in the prolongation of the susepicondylar crest. Then, the top of the curve for the medial border is positioned at the same level of the proximal end of this structure.

Repeatability tests

To test the potential bias linked to the lack of a tripod and to specimen positioning, several repeatability tests have been done (the graphical representations are available in the annex 3). A Generalized Procruste Analysis (GPA) is performed in order to centre, scale and superimpose the coordinates of the landmarks positioned on the pictures (Claude, 2008). A Principal Component Analysis (PCA) is done after the GPA, decreasing the number of dimensions and allowing to visualize the specimens on a graph. These specimens have to be separated visually for a validation of the repeatability test. This method has been used: 1- to test the error due to the lack of a tripod, and 2- to test the validity of the landmark positioning. We used the R software (R Core Team, 2018) for the statistical analyses.

For the first repeatability test, three skulls belonging to the species *Petaurista petaurista* have been studied (CG 1981 207, CG 1981 208, CG 1988 166) curated by the MNHN. Measures have been replicated four times on each skull. We positioned the landmarks (type II) on the pictures of the specimens with the TpsDig232 software, on the ventral view.

Concerning the test of the validity of the landmarks used, we chose three specimens of *Cricetomys emini* (820 11 M 3, 820 11 M 9, 820 11 M 12) from the MRCA, in which the same landmarks have been positioned 10 times/specimen.

All those tests revealed a good discrimination of the specimens despite the possible bias of the method.

Locomotor categorization

We established five categories of locomotion: terrestrial (animals spending the major part of their life on the ground, including those able to dig burrows but live at the surface), arboreal (those who spend the major part or all their life in the trees), fossorial (rodents which dig burrows, being subterranean or spending the major part of their life in the ground), gliders (those which glide with a skin membrane fixed between the fore and hind limbs, the patagium) and jumpers (species that use the hindlimbs to jump during locomotion). This last category is essentially used for the primates that have been included in the LDA analysis based on measurements, in order to emphasize a possible phylogenetic signal and common locomotor adaptations. The categorization of the different species has been compiled from data available in the literature (Viljoen, 1978; Shepherd & Shepherd, 2012; Happold *et al*., 2013; Kingdon, 2015). In order to limit the possible effect of size, the size of the specimen represent the same

dimensions, except for two species: *Idiurus macrotis* (the smallest) and *Thryonomys swinderianus* (the biggest).

Statistical analysis

Three analysis were realized in order to differentiate the locomotor adaptations between several groups of rodents and to predict locomotor behaviour in the extinct species *Diamantomys luederitzi*. Those analyses were performed with the R software (R Core team, 2018), with the main packages FactoMineR, MASS, ape, Geiger and Geomorph.

First, two Linear Discriminant Analysis have been performed, based on linear measurements and geometric morphometrics. These analyses allow the separation of the specimens into different groups based on the morphologies described by different variables, and visually represented in a graph. Each specimen is represented by a point which figures in a precise space of the graph. The locomotor repertoires and skeletal morphology of extant rodents are known, and as such fossil skeletal material can be used to predict the locomotion of extinct species. Thus, this information is included into the LDA in order to delimit the different groups on the points generated by the analysis, representing what is called a "morphospace". Each morphospace represents a referential for a locomotor habit in an extant species and permits to predict the locomotor behaviour of an extinct species as a function of its position in the morphospace, related to morphology. The same method has been used with the geometric morphometrics, where the morphospaces are constructed with the shape of the structure analysed, characterized by the landmarks. Then, the model realized with the extant species is tested to verify the percentage of good attribution to a locomotor mode (cross validation), giving its reliability for the fossil predictions. The confusion matrix gives the number of specimens or extant species classified in the different categories. The locomotor predictions of the extinct taxa are given as probabilities calculated *a posteriori* on the basis of the created model.

Secondly, we performed two Phylogenetic Flexible Discriminant Analysis (PFDA) with the same data sets as those for the LDA, in order to put forward the phylogenetic signal possibly influencing the differentiation of the locomotor categories. Although the presence of primates in the previous study can yield some elements related to the influence of phylogeny in the distribution of morphospaces, it does not eliminate the phylogenetic signal, possibly skewing

the results of the predictions. To assess the degree of implication of the phylogeny on the data distribution, we used the Pagel's lambda (Pagel, 1999). This method allows calculation of the degree of influence of the phylogeny in the analysis, resulting in a value between 0 and 1, in an evolutionary context following a Brownian model. The lower the lambda is, the less is the strength of the phylogenetic signal. So, a Pagel's lambda equal to 0 means an absence of phylogenetic signal in the distribution of the data in the morphospaces, implying results showing a real ecological signal.

Selection of the phylogenetic tree

The phylogenetic tree has been obtained with a compilation of different molecular phylogenies coming from the Timetree database (Figure II.1.5) (Hedges *et al.*, 2015; Kumar *et al.*, 2017). The time of diversification of the taxa taken into account is given in estimates ages.

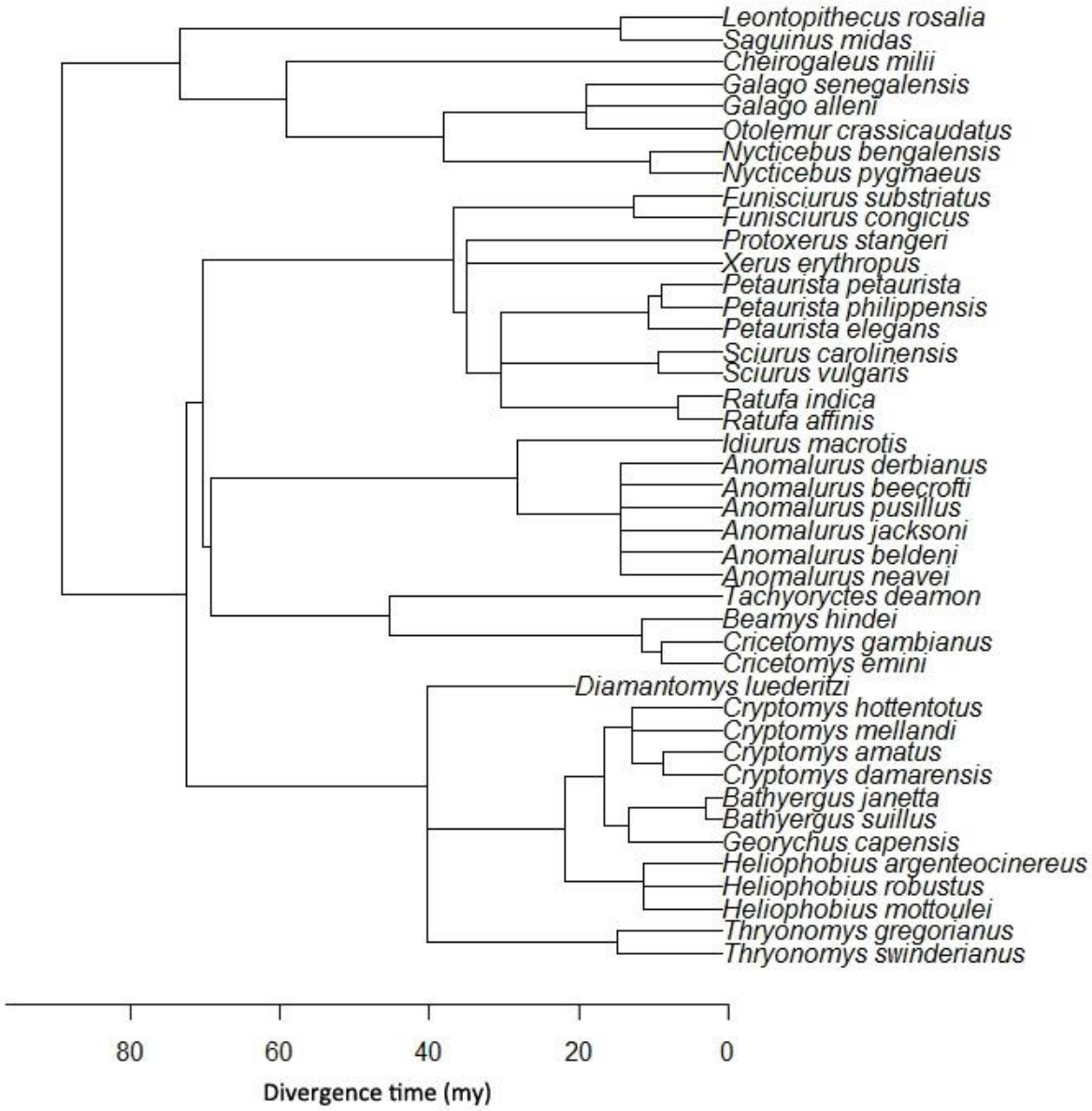


Figure II.1.5: Phylogeny of the rodents used in this study with the time of divergence between the different clades. (Hedges *et al*., 2015; Kumar *et al*., 2017).

Not all the species used for this study were represented in the available molecular database of the Timetree website. Thus, we chose to use the divergence time of the genus representing all the species of our dataset, in order to have a maximum number of taxa represented in the morphometric analysis. We assume that the species of a genus should have a divergence time close of the one to which it belongs. Concerning the placement of the species *Diamantomys luederitzi*, Marivaux *et al*. (2004) proposed a phylogeny based on the dental morphology of early Tertiary rodents and found a position within the Hystricognathi

clade. Thus, we placed this taxon at the node gathering the Bathyergidae and Thryonomyidae families, representing the Hystricognathi clade in this study.

III. Results

1. Linear Discriminant Analyses based on measurements

Skull

The extant model created by the LDA allows the separation of the species which have a different locomotor behaviour (Figure II.1.6), with a percentage of cross validation test of 81.65%. The confusion matrix (Table II.1.3) shows that all the terrestrial specimens (n=22) have been correctly classified. Concerning the arboreal jumpers (n=7), three specimens are placed among the arboreal group. Inside the glider class (n=38), four specimens have been misidentified as arboreal. Ten arboreal specimen have been placed in a wrong category (five in arboreal jumpers four in terrestrials and one among the gliders) (Table II.1.3).

Table II.1.3: Confusion matrix of the LDA model based on the skulls of extant taxa predicting the locomotor modes.

Predicted	**Arboreal**	**Arb. jumper**	**Fossorial**	**Glider**	**Terrestrial**
Arboreal	19	3	3	4	0
Arb. jumper	5	4	0	0	0
Fossorial	0	0	28	0	0
Glider	1	0	3	34	0
Terrestrial	4	0	1	0	22

The results of the LDA show a good separation principally between the fossorial and terrestrial locomotor groups from the arboreal ones (Figure II.1.6).

The first axis of the LDA allows the discrimination of the terrestrial and fossorial taxa from the arboreal ones including the jumpers, gliders and strict arboreals. The terrestrial and fossorial taxa are separated from the arboreal ones by a wider and longer muzzle, as well as a higher skull. In contrast, the second axis of the LDA discriminates more precisely the terrestrial taxa from the fossorials. Indeed, the fossorial taxa show a higher skull, a narrower muzzle and a wider back of the skull than the terrestrial specimens. Furthermore, the specimens having a glider mode and an arboreal jumper locomotion possess a wider constriction, a greater skull

length and a longer cheek tooth row than the fossorial taxa. Some arboreal and terrestrial specimens share the same morphological space, represented by the species *Ratufa indica*, *Sciurus carolinensis* and *Cheirogaleus milii* for the arboreal taxa and *Xerus erythropus* for the terrestrial one. Finally, the arboreal jumpers, gliders and arboreals are not differentiated by the two LDA axes (Figure II.1.6).

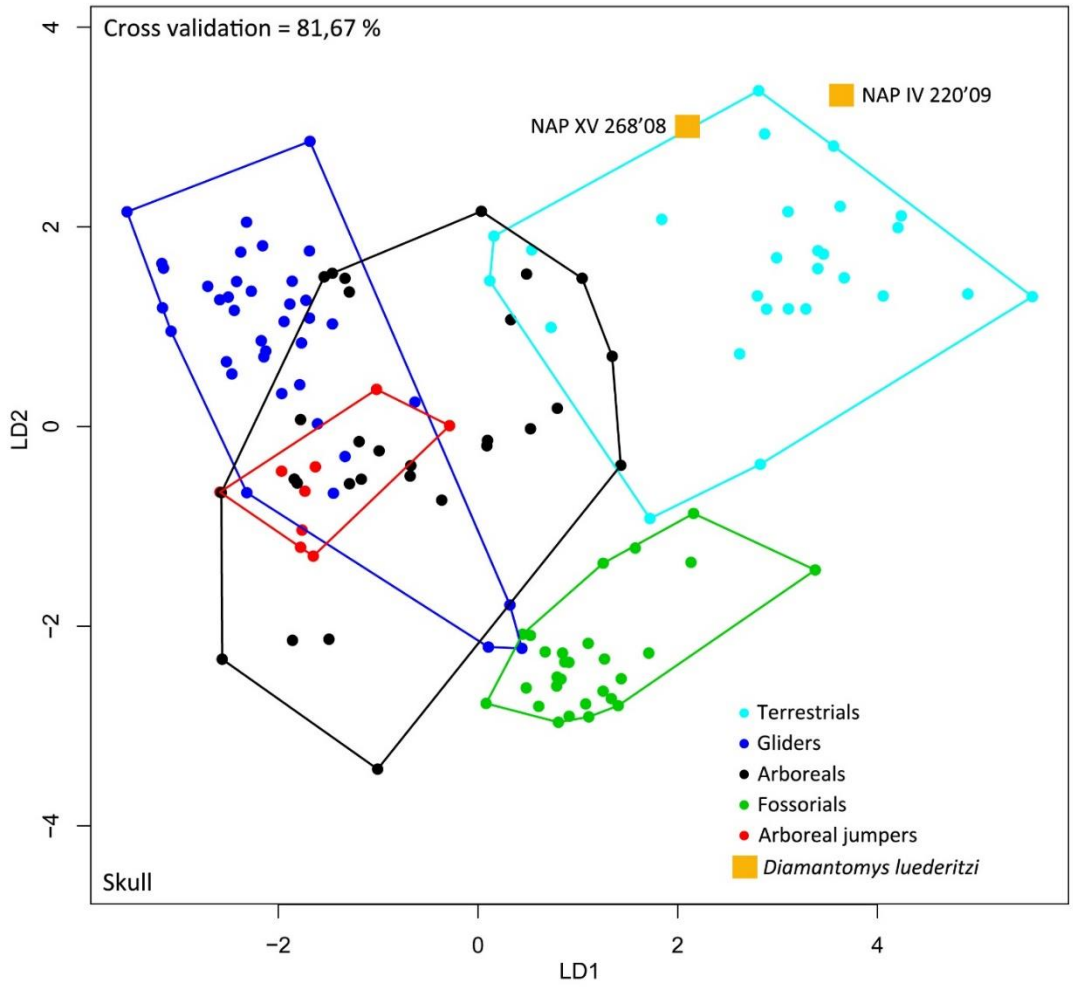


Figure II.1.6: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Diamantomys luederitzi*.

The posterior predictions given by the LDA place the fossil species *Diamantomys luederitzi* among the terrestrial locomotor group (0.99 for both specimens) (Table II.1.4). The specimens are found in the outskirts of the morphospace corresponding to the terrestrial taxa, but these *a posteriori* predictions are based on all the discriminant axis of the LDA, in contrast to figure II.1.6 which combine only two LDA axis.

Table II.1.4: Posterior prediction for the species *Diamantomys luederitzi* based on the measurements of the skull.

Specimens	Posterior predictions				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
NAP IV 220'09	8.3947e-07	2.0761e-10	3.8538e-08	4.7225e-08	0.99991
NAP XV 268'08	8.8189e-05	9.2489e-08	3.2291e-06	2.2390e-04	0.99968

Humerus

Concerning the LDA analysing the distal humerus, the extant species model allows the separation of the locomotor groups with a percentage of 66.67% of correct prediction. Among the arboreal taxa, six have been misplaced (n=20) with two in the arboreal jumper, and four in the terrestrial group. Two arboreal jumpers have been qualified as arboreals and one in the fossorials. Concerning the fossorial taxa (n=13), one specimen has been misplaced in each category. Two specimens among nine has been placed in arboreal locomotor group instead of glider. Finally, among the ten terrestrial specimens, two have been misplaced within the arboreal locomotor mode (Table II.1.5).

Table II.1.5: Confusion matrix of the LDA model based on the distal humerus of extant taxa.

Predicted	**Arboreal**	**Arb. jumper**	**Fossorial**	**Glider**	**Terrestrial**
Arboreal	14	2	1	2	2
Arb. jumper	2	2	1	0	0
Fossorial	0	1	9	0	0
Glider	0	0	1	7	0
Terrestrial	4	0	1	0	8

The results of the LDA show a good separation among the different locomotor groups with the analysis of the different variables characterizing the distal humerus (Figure II.1.7). As for the results for the skull, the gliders, arboreals and arboreal jumpers share the same morphospace, the arboreal one being the widest on the LDA graph. The fossorial locomotor group is well separated from the terrestrials and from the arboreal as well (including the jumpers, gliders and strict arboreals). Some terrestrial specimens share a part of the arboreal morphospace, corresponding to specimens belonging to the species *Xerus erythropus* and

Cricetomys gambianus for the terrestrial ones and to the species *Sciurus vulgaris* and *Protoxerus stangeri* for the arboreals.

The first axis of the LDA allows the discrimination of the arboreals including the jumpers and gliders from the terrestrials and the fossorial taxa. The extreme locomotor group in the general morphospace are the gliders and some terrestrial specimens belonging to the species *Thryonomys swinderianus*. The gliders and the arboreal specimens present in this morphological space are characterised by a height capitulum and *epicondylus medialis*. The length of the trochlea influences the distribution (longer in the locomotor groups), but allows a better discrimination in the second axis of the LDA. The width of the distal epiphysis is important in the discrimination of the groups on the first axis, with a wider distal epiphysis among the fossorial and terrestrial morphospaces. Concerning the second axis, the separation between the different locomotor categories is principally due to the length of the capitulum and the length and height of the trochlea. Indeed, the terrestrial taxa show a higher trochlea but a shorter one compared to the fossorial and arboreal species. The capitulum is shorter in the terrestrial taxa than in the fossorial and arboreal jumper locomotor groups.

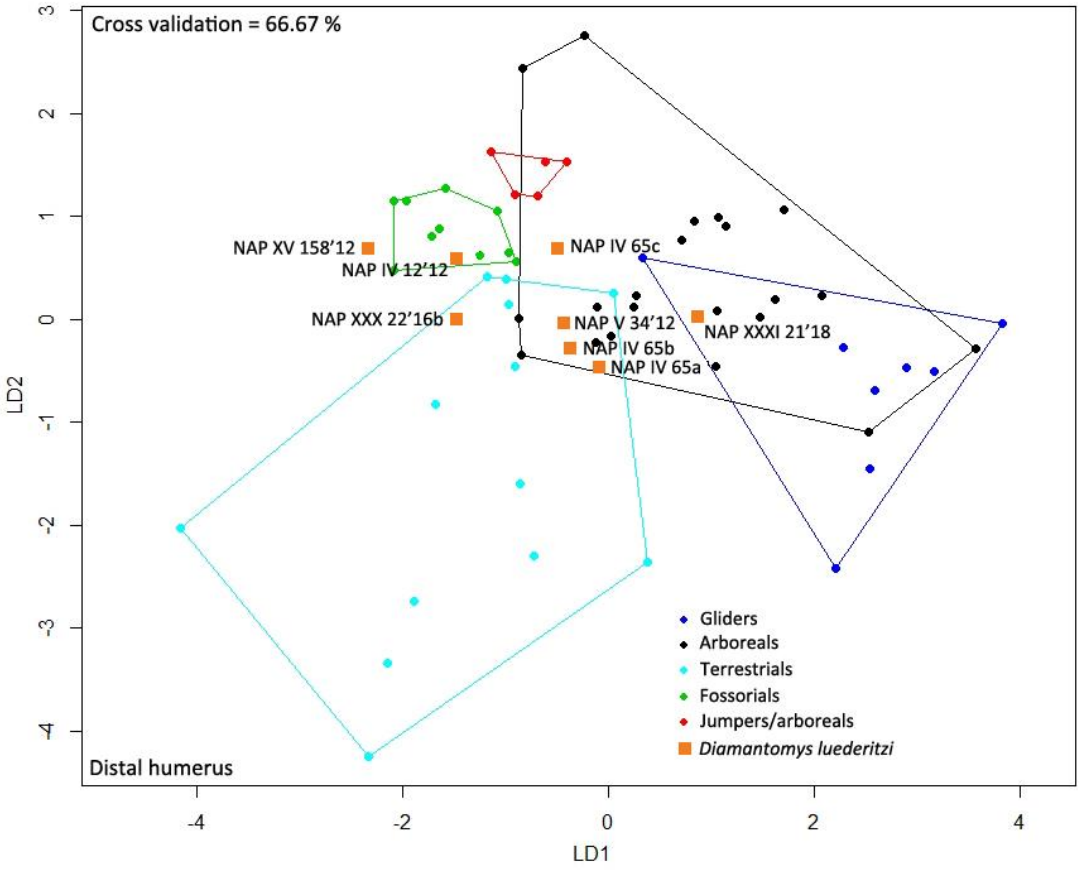


Figure II.1.7: LDA based on the measurements of the distal humerus of extant and extinct species.

Most fossil specimens taken into account in this analysis are predicted as arboreals (Figure II.1.7, Table II.1.6). However, NAP XV 158'12 is predicted as belonging to the fossorial locomotor group (0.38) and NAP XXX 22'16b as a terrestrial rodent (0.42).

Table II.1.6: Posterior locomotor prediction of the specimens of *Diamantomys luederitzi* for the LDA based on measurements.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
NAP IV 65a	0.762075	2.450e-03	0.036412	0.013192	0.18587
NAP IV 65b	0.667304	1.710e-03	0.066918	0.038649	0.22542
NAP IV 65c	0.800983	2.288e-04	0.117107	0.043489	0.03820
NAP IV 12'12	0.46942	1.497e-05	0.20814	0.1412534	0.181169
NAP V 34'11	0.79324	5.270e-04	0.056317	0.0250206	0.124892
NAP XV 158'12	0.090892	1.244e-06	0.271133	0.380227	0.25775
NAP XXX 22'16b	0.265409	5.949e-05	0.084158	0.22694699	0.4234262
NAP XXXI 21'18	0.940071	2.148e-02	0.018401	0.0055618	0.014484

2. Linear Discriminant Analyses and geometric morphometrics

Skull

The majority of the morphological variance is explained by the first two axis of the Principal Component Analysis, with 41.10% in the first axis and 23.16% of the variance in the second one (Figure II.1.8). Although explaining only 41.10% of the total variation, we observe that the different locomotor groups are well discriminated along the PC1, isolating the fossorial species from the arboreal, terrestrial and glider ones. The principal characteristics that allows this separation are an increase in the size of the auditory bullae, a shortening of the back of the skull, the *foramen incisivum* situated on the rear of the muzzle, a shorter cheek tooth row and a shallow posterior border of the palatine (not extending below the posterior border of the cheek tooth row) in the most positive pole of the PC1 occupied by the fossorial morphospace. There is an increase of the length of the muzzle along the PC1, with a longer muzzle in the fossorial species. We can observe a tightening of the aperture of the occipital condyles in the specimens of this locomotor behaviour (Figure II.1.8). The gliders are present between the

fossorials, terrestrials and arboreals, the two latter being superimposed. However, there is a discrimination between those morphospaces by the PC2, with a major part of the terrestrial taxa that are present in the negative pole of the PC1 and PC2. This morphospace is characterized by a smaller auditory bullae, a long muzzle, a narrower skull, the *foramen incisivum* are longer and the posterior border of the palatine bone is elongated, probably due to a longer space between the auditory bullae and the back of the M3 (Figure II.1.8). The fossil NAP XV 268'08 plots among the terrestrial morphospace, close to the specimen belonging to the species *Cricetomys gambianus*.

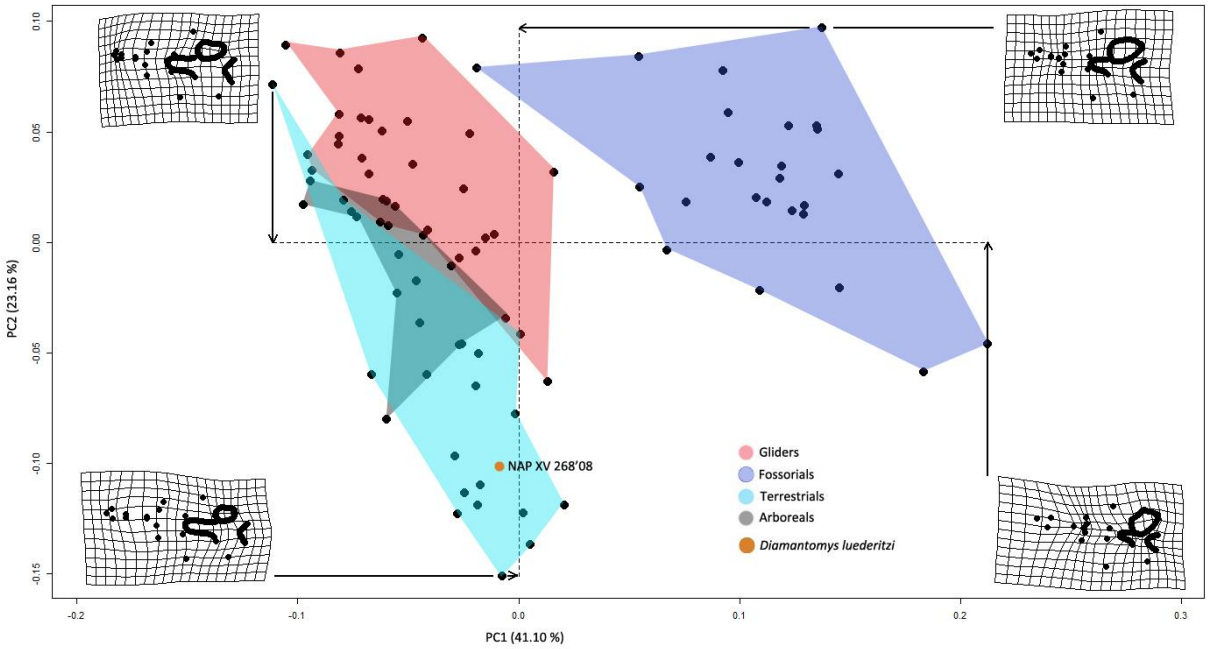


Figure II.1.8: Principal Component Analysis of the skull of extant taxa and *Diamantomys luederitzi* using geometric morphometrics. Only the PC1 and PC2 are presented.

The construction of the morphospace for the LDA has been made with the twelve first principal components of the previous ACP, allowing an extant model with 97.67% of validity percentage (Table II.1.7).

Table II.1.7: List of the 27 first principal component and their percentage of variance explained. The maximum value of cross validation percentage is reached at the PC12.

PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9
65.11628	82.55814	82.55814	88.37209	88.37209	90.69767	93.02326	93.02326	96.51163
PC10	PC11	PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17	PC18
95.34884	95.34884	97.67442	97.67442	96.51163	95.34884	95.34884	95.34884	95.34884
PC19	PC20	PC21	PC22	PC23	PC24	PC25	PC26	PC27
94.18605	94.18605	94.18605	94.18605	95.34884	95.34884	95.34884	95.34884	96.51163

This analysis allows a good separation between the different morphospaces, except for those representing the arboreals and gliders which are superimposed. The terrestrial species share a shorter morphospace, allowing the discrimination between this group and the arboreals and gliders (Figure II.1.9).

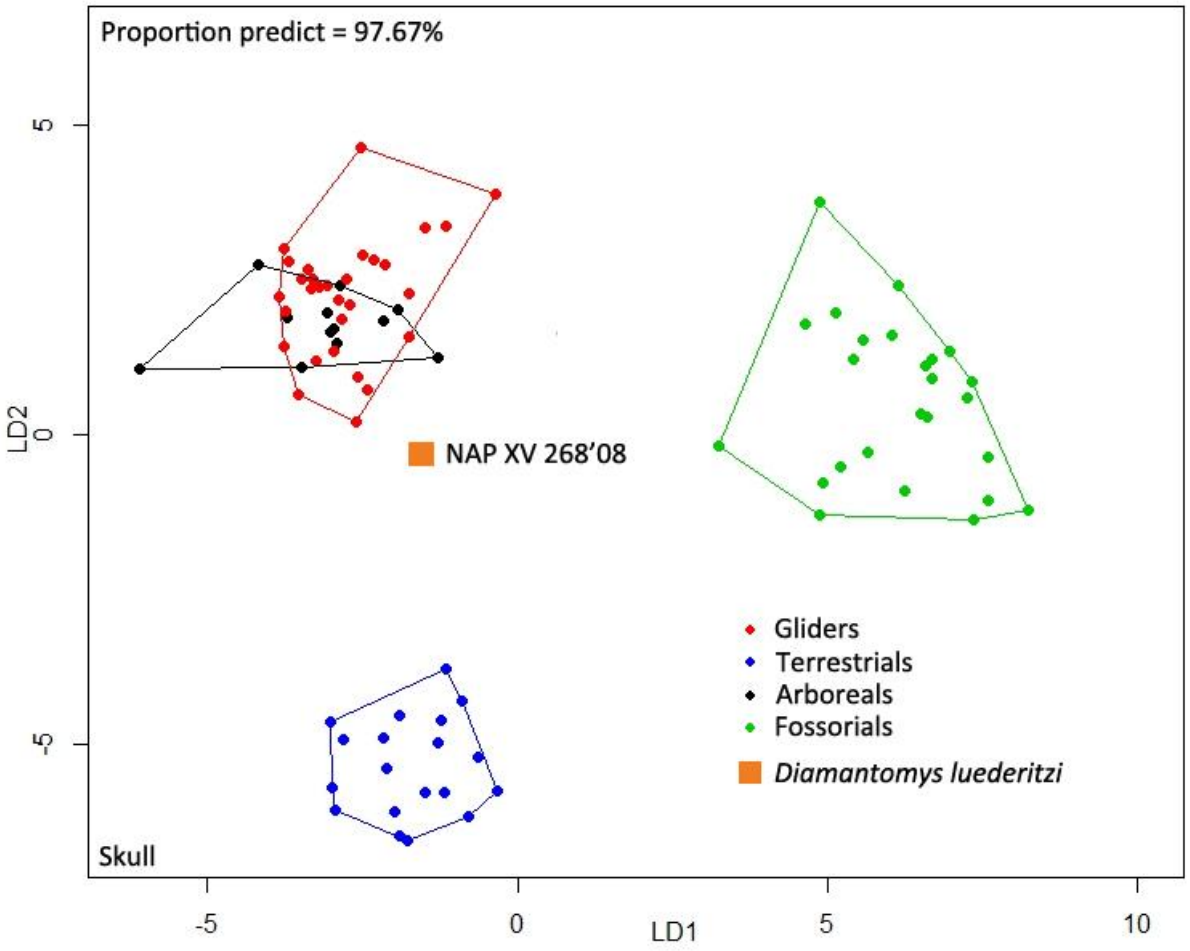


Figure II.1.9: LDA based on geometric morphometrics of the skulls and fossil prediction for the species *Diamantomys luederitzi*.

Contrary to the positioning of NAP XV 268'08 in the previous ACP, the prediction made by the LDA indicates a glider mode for the species *Diamantomys luederitzi* (0.99) (Table II.1.8). Despite the overlap of the arboreal and glider species in the morphospace constructed by the two first axis, the position of the fossil is closer to the glider morphospace in the LD1, LD2 and LD3, conferring this high value observed in the table II.1.8.

Table II.1.8: Posterior prediction of the LDA for the specimen NAP XV 268'08.

Specimens	**Posterior predictions**			
	Arboreal	**Glider**	**Fossorial**	**Terrestrial**
NAP XV 268'08	5.68309e-07	0.9999655	7.590698e-13	3.392221e-05

Humerus

Concerning the distal humerus, the majority of the variance is explain in the first two axes of the PCA (Figure II.1.10). The first axis explains 65.71% of the variance and the second axis 12.97%. The different locomotor groups are principally separated by the first axis, with the gliders overlapping the arboreals, arboreal jumpers and the upper part of the terrestrial morphospace. This overlap is mainly due to the species *Petaurista petaurista* which is present at the extreme positive pole of the first axis. Despite the overlapping of *Tachyoryctes splendens* in the glider morphospace, the fossorial species are well discriminated and represent the negative pole of the PCA. Their morphology corresponds to a more robust and wide distal humerus, showing a higher and longer trochlea/capitulum complex, with an ovoid capitulum in the negative pole in contrast to a rounded one observed in the arboreals (including arboreal jumpers). Concerning the second axis, the variance of the morphology is characterized by a much more developed and projecting *epicondylus medialis* in the positive pole of the PC2, a shorter trochlea and a less developed lateral crest (Figure II.1.10).

The fossil specimens are all present towards the side of the fossorial morphospace and constitute the extreme negative morphologies of the PC1. Furthermore, the majority of them are present in the most positive part of the PC2, showing a developed and projecting *epicondylus medialis*. The trochlea/capitulum complex is longer and higher in the specimens NAP IV 4'03, NAP IV 12'12 and NAP V 34'11 compared to all the extant species used in this analysis. We observe that they are far from the terrestrial morphospace in the PCA, but they

share the lateral crest and joint morphologies supported by the PC2, with the species having this locomotor mode (Figure II.1.10).

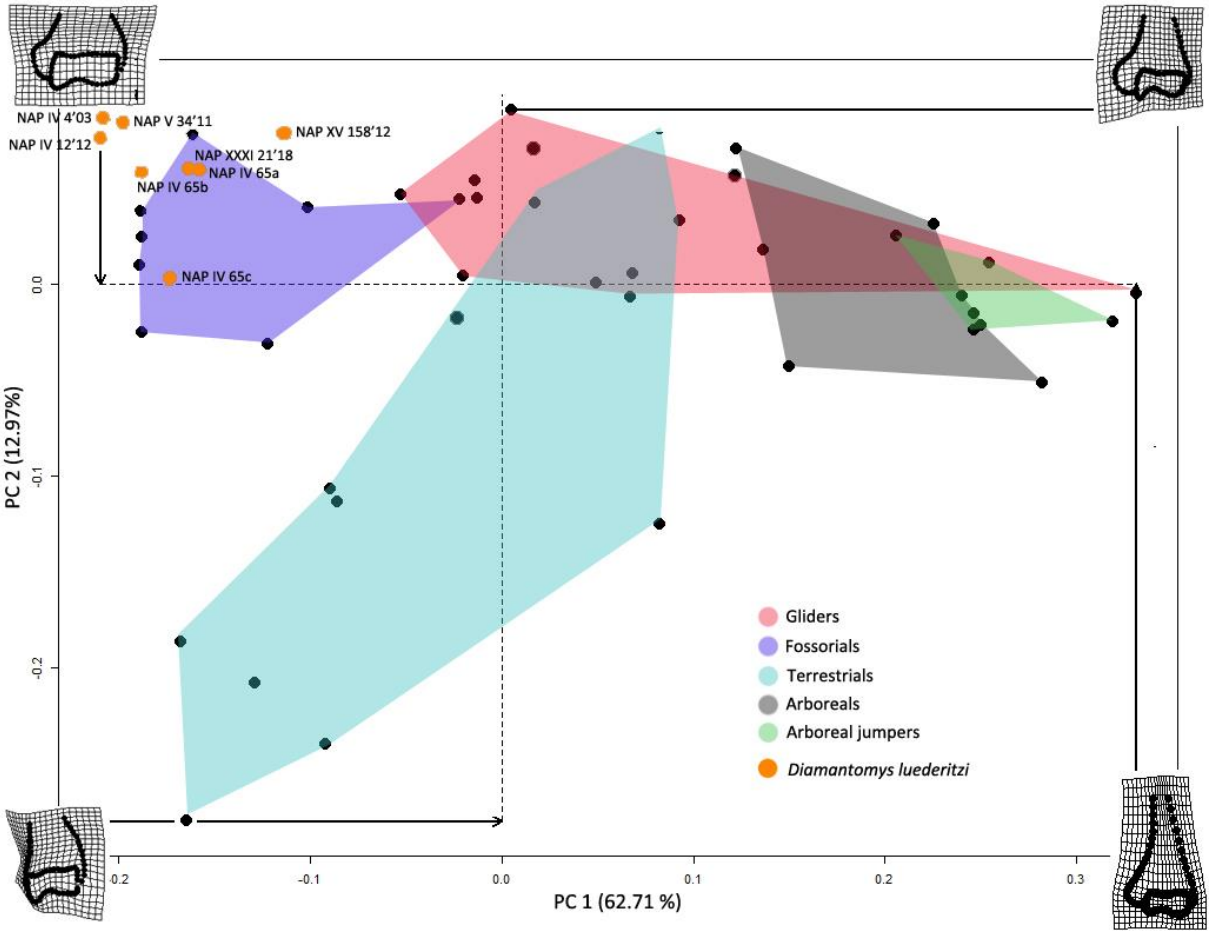


Figure II.1.10: Principal Component Analysis showing the discrimination of locomotor groups on the distal humerus (only the PC1 and PC2 are represented). The specimens of *Diamantomys luederitzi* are placed within/close to the fossorial morphospace.

The model established on the distal humerus of the extant species shows a percentage of good attribution of 92.31%, reached with the six first principal components of the analysis (Table II.1.9).

Table II.1.9: List of the 27 first principal component of the PCA used for the establishment of the LDA model with extant species.

PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9
53.84615	64.10256	82.05128	71.79487	76.92308	92.30769	92.30769	89.74359	92.30769
PC10	PC11	PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17	PC18
89.74359	92.30769	92.30769	92.30769	89.74359	89.74359	87.17949	84.61538	84.61538
PC19	PC20	PC21	PC22	PC23	PC24	PC25	PC26	PC27
87.17949	84.61538	84.61538	82.05128	79.48718	76.92308	71.79487	71.79487	64.10256

The LDA allows better separation of the different locomotor categories compared to the previous PCA. The fossorials and terrestrials are well discriminated between them and from the arboreal species including the arboreal jumpers and the gliders. However, the latter locomotor groups share the same morphospace, with the gliders overlapping the arboreals and the jumpers superimposing the gliders (Figure II.1.11).

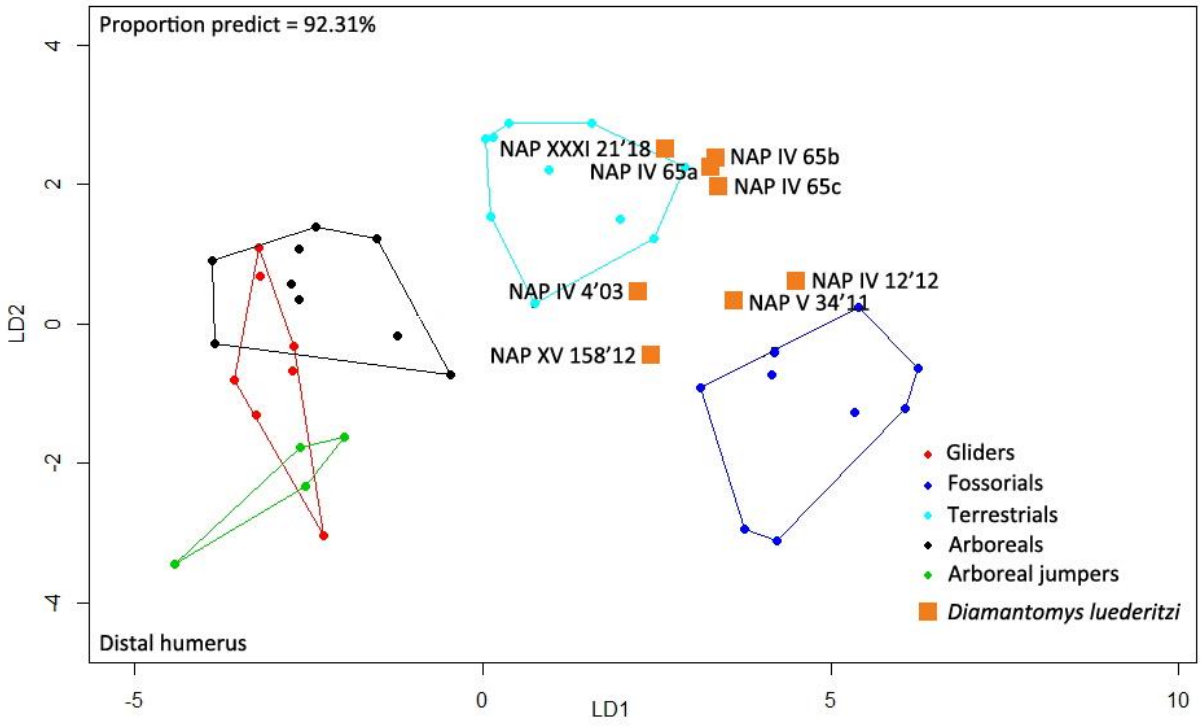


Figure II.1.11: LDA based on the distal humerus of extant and extinct taxa using geometric morphometrics. The species *Diamantomys luederitzi* plots between the terrestrial and fossorial morphospaces, depending on the specimen.

Among the eight specimens, three are predicted as fossorials (NAP IV 12'12 = 0.99, NAP V 34'11 = 0.86 and NAP XV 158.12 = 0.68), the others in the terrestrial category (Table II.1.10).

Table II.1.10: Prediction *a posteriori* for the distal humerus of *Diamantomys luederitzi*.

Specimens	Posterior predictions				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
NAP IV 65a	1.3939e-08	3.3805e-09	3.9983e-15	9.7999e-03	9.9020e-01
NAP IV 65b	1.0699e-08	5.5371e-09	1.0812e-15	1.1372e-02	9.8863e-01
NAP IV 65c	5.4508e-06	2.7443e-09	3.5967e-15	4.2344e-01	5.7655e-01
NAP IV 4'03	3.1730e-05	1.1745e-04	9.4233e-11	2.3886e-01	7.6099e-01
NAP IV 12'12	5.4819e-12	3.5142e-11	3.3058e-16	9.8784e-01	1.2159e-02
NAP V 34'11	1.1583e-09	1.9613e-08	4.2757e-13	8.6195e-01	1.3805e-01
NAP XV 158'12	1.4069e-05	5.4496e-06	3.2331e-08	6.7745e-01	3.2253e-01
NAP XXXI 21'18	5.5307e-07	6.5726e-08	7.5075e-15	1.3622e-03	9.9864e-01

3. Phylogenetic Flexible Discriminant Analyses and traditional morphometry

Skull

The percentages of good attributions to a locomotor mode based on the extant species are lower in the PFDA than those of the LDA. Concerning the PFDA realized on the linear measurements of the skull, the percentage of cross validation test reaches 40.47%, suggesting that more than half of the extant specimen are not correctly predicted by the analysis (Table II.1.11, Figure II.1.12). The confusion matrix shows that out of twelve arboreal species, one has been placed among the fossorial locomotor group and three within the terrestrials. Two out of three arboreal jumpers are categorized as arboreal. Among eleven fossorial species, two have been predicted as gliders, and only one terrestrial species out of six has been misplaced in the fossorial group (Table II.1.11). Optimal lambda values for the locomotor mode was equal to 0.43, showing the presence of a phylogenetic signal in the dataset.

Table II.1.11: Confusion matrix of the predictions using PFDA, for the locomotor modes of extant species.

Predicted	**Arboreal**	**Arb. jumper**	**Fossorial**	**Glider**	**Terrestrial**
Arboreal	8	2	2	2	0
Arb. jumper	0	1	0	0	0
Fossorial	1	0	9	0	1
Glider	0	0	0	8	0
Terrestrial	3	0	0	0	5

The morphospaces are not well discriminated, with the arboreals overlapping the fossorials and the arboreal jumpers. The glider species characterise the extreme morphologies of the DA1 and DA2 positive axis (with the species *Petaurista petaurista*, *Anomalurus beldeni* and *Petaurista elegans*), except the species *Idiurus macrotis* which is present at the negative pole of the DA2, inducing the superimposition of the glider morphospace to the arboreal, jumper and fossorial ones. The terrestrial morphospace represents the extreme negative values of the LD1, with the species *Thryonomys swinderianus* and *Thryonomys gregorianus* forming the extreme negative boundary. The extreme positive point of this locomotor group is represented by the species *Beamys hindei*. Finally, the fossorial morphospace is included in the arboreal one, with the species *Tachyoryctes daemon* isolated from the others (Figure II.1.12).

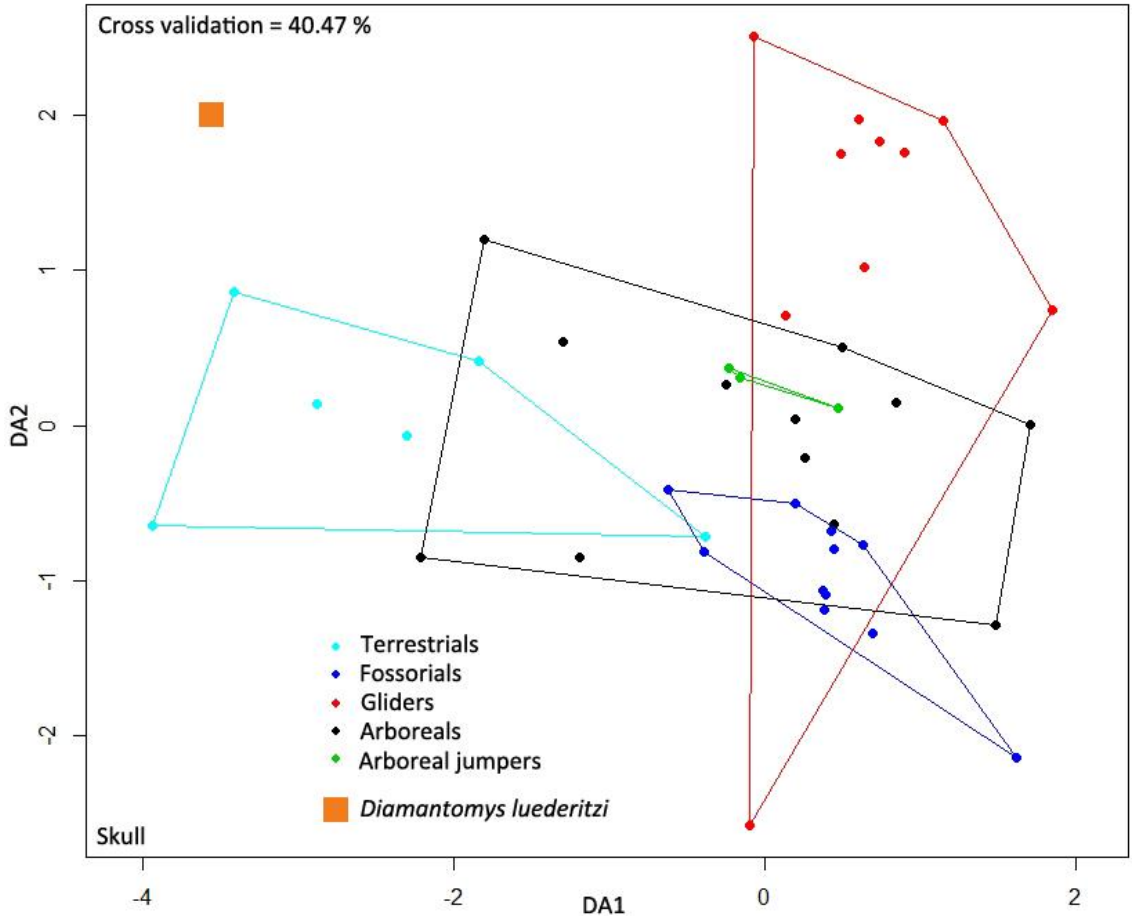


Figure II.1.12: PFDA realized on the skulls of the extant taxa and *Diamantomys luederitzi*.

The species *Diamantomys luederitzi* is predicted as terrestrial (0.99) (Table II.1.12), prediction which is equal to the measurements-based LDA but different from those of the geometric-morphometric-based LDA. We can observe that the phylogeny has an impact on

the fossil prediction, this signal being removed during the establishment of the extant model used for the fossil locomotor attribution.

Table II.1.12: Posterior prediction for the species *Diamantomys luederitzi* using the PFDA model.

Species	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Diamantomys	0.001953785	0.001474161	0.00360414	0.0002379361	0.99273

Humerus

Concerning the analysis of the distal humerus, the percentage of cross validation test is 21.42%, for an optimal lambda value of 0.3. The confusion matrix shows that only the gliders have been correctly predicted, and no arboreal jumpers have been placed in the correct locomotor category (Table II.1.13). Two terrestrial species out of five have been misplaced (one in arboreal group and one in the fossorial one) and only one fossorial species is predicted as arboreal jumper. On ten arboreal species, three are predicted as arboreal jumper (n=1), fossorial (n=1) and terrestrial (n=1) (Table II.1.13).

Table II.1.13: Confusion matrix of the extant model predicted by the PFDA with the distal humerus.

Predicted	**Arboreal**	**Arb. jumper**	**Fossorial**	**Glider**	**Terrestrial**
Arboreal	7	1	0	0	1
Arb. jumper	1	0	1	0	0
Fossorial	1	1	5	0	1
Glider	0	0	0	5	0
Terrestrial	1	0	0	0	3

Despite the low percentage of validity test, the locomotor groups are well discriminated in the morphospace (Figure II.1.13). Only the fossorial species overlap the arboreal morphospace in the majority of species. Two species are present in extreme positive values of the DA2, which are *Thryonomys swinderianus* for the terrestrial group and *Petaurista petaurista* for the gliders. Concerning the most negative poles, the arboreal species is *Cheirogaleus milii* and the glider morphospace is delimited by *Anomalurus derbianus*.

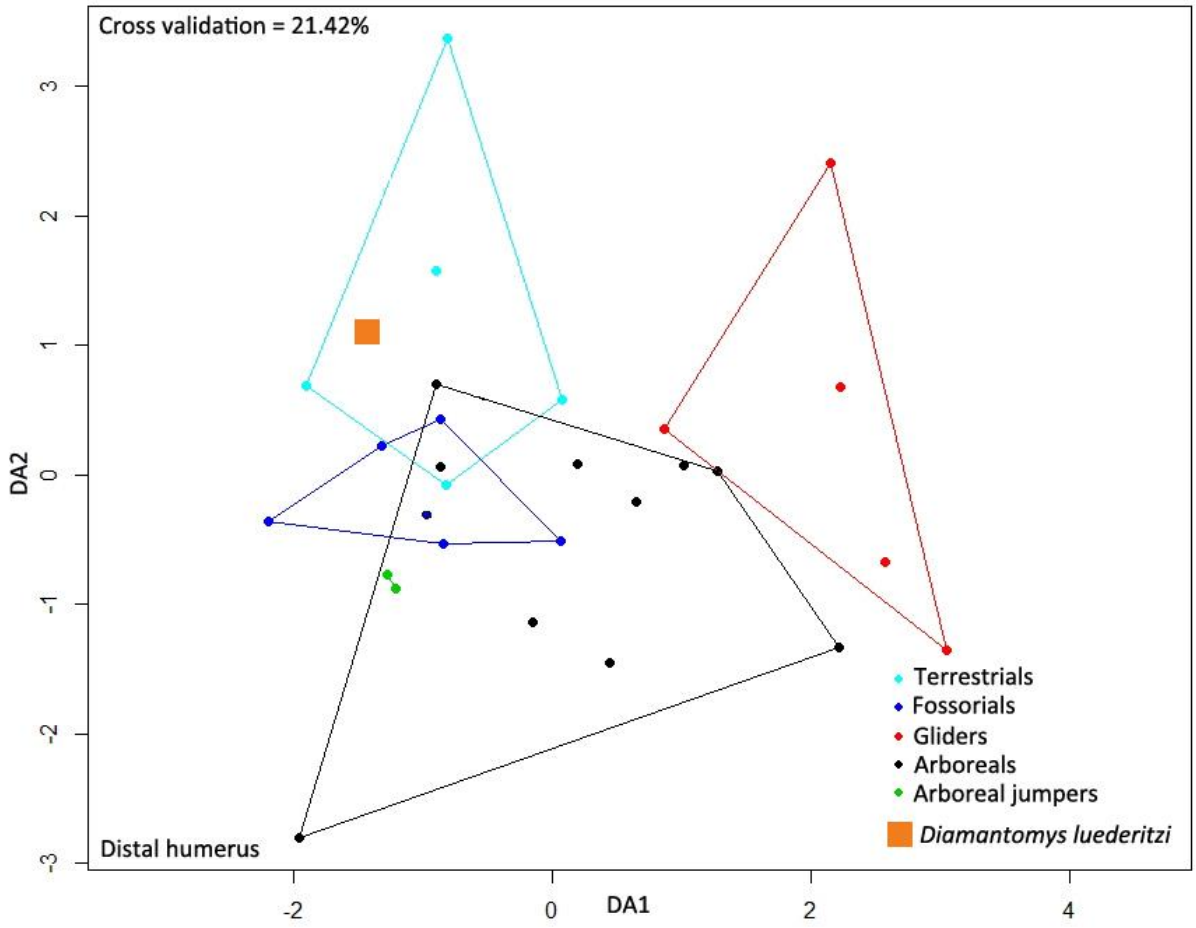


Figure II.1.13: PFDA based on the distal humerus of extant rodents and prediction of locomotor mode of *Diamantomys luederitzi*.

The predicted locomotor mode for the species *Diamantomys luederitzi* corresponds to the terrestrial one (0.72) (Table II.1.14).

Table II.1.14: Posterior prediction for the species *Diamantomys luederitzi* on the basis of the distal humeral morphology.

Species	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Diamantomys	0.1736151	0.0007216722	0.05740126	0.04716960	0.7210924

4. Phylogenetic Flexible Discriminant Analyses and geometric morphometrics

Skull

The model of prediction established with the skull of the extant species has a cross validation percentage of 96.55%, with an optimal lambda value of 0 (Figure II.1.14). This cross validation ratio is reached with the use of the ten first axes (Table II.1.15).

Table II.1.15: Percentages of validity of the principal components for the PFDA model based on geometric morphometrics.

PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11	PC12	PC13	PC14
58.6207	65.5172	79.3103	82.7586	96.5517	96.5517	96.5517	89.6552	93.1035
PC15	PC16	PC17	PC18	PC19	PC20	PC21	PC22	PC23
89.6552	93.1035	89.6552	86.2069	86.2069	86.2069	75.8621	86.2069	75.8621

The different morphospaces are well discriminated, with the DA1 axis separating the fossorials, arboreals and gliders from the terrestrials and the DA2 axis isolating the gliders and arboreals from the fossorial and terrestrial taxa (Figure II.1.14). The fossorial morphospace is present at the extreme positive pole of the DA1 and DA2, with the extreme positive DA1 value representing the species *Heliophobius argenteocinereus* and the extreme positive DA2 value reached by *Heliophobius mottoulei*. The extreme negative pole of the DA1 represent the terrestrial taxa, *Cricetomys emini* having the most negative value of this axis. The glider and arboreal morphospaces are present at the most negative part of the DA2 axis, *Ratufa indica* having the extreme negative value.

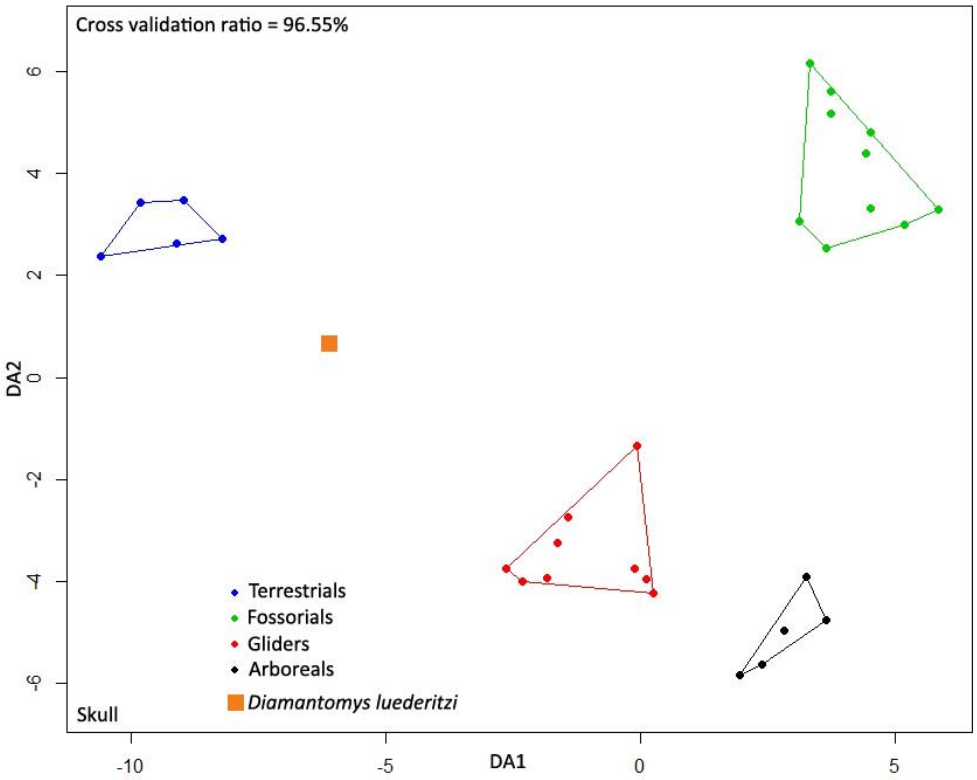


Figure II.1.14: PFDA realized with the skull morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Diamantomys luederitzi*.

Diamantomys luederitzi is closer to the terrestrial morphospace (Figure II.1.14), supported by the posterior prediction of the PFDA which classes this species as terrestrial (0.99) (Table II.1.16). This prediction is different from the previous LDA realized with the geometric morphometric method which classified the fossil species among the glider taxa.

Table II.1.16: Posterior prediction of the locomotor mode of Diamantomys luederitzi using the PFDA model.

Specimens	**Posterior predictions**			
	Arboreal	**Glider**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Diamantomys	6.94673e-25	0.002287832	4.670412e-21	0.9977122

Humerus

Concerning the PFDA realized on the distal humerus, the validity percentage of the model based on extant rodents is 80% (Figure II.1.15), with an optimal lambda value of 0. This ratio is reached with the seven first axes of the analysis (Table II.1.17).

Table II.1.17: Principal component of the PCA used for the PFDA model based on the distal humeral morphology.

PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11
75.00	80.00	70.00	65.00	65.00	75.00
PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17
55.00	55.00	45.00	30.00	30.00	15.00

The different morphospaces are well discriminated on the DA1 and DA2 axis (Figure II.1.15, A). The DA1 separates the arboreal, arboreal jumper and glider morphospaces from the terrestrial and fossorial ones, the three former being at the negative pole of the DA1. The extreme positive pole represents the fossorial taxa with the extreme positive value characterizing the species *Cryptomys damarensis*. The DA2 separates the arboreal and terrestrial taxa from the other three morphospaces. The extreme negative value is given by the species *Cricetomys gambianus*, while the extreme positive one represents the fossorial species *Heliophobius argenteocinereus*. Concerning the position of the morphospaces within the DA2 and DA3 axis, they are less discriminated but remain clear, with the negative DA2 pole characterising the terrestrial taxa, *Cricetomys gambianus* having the extreme negative value, and the fossorial, jumper and gliding morphospaces sharing its positive pole (Figure II.1.15, B). The extreme positive value is obtained for the species *Heliophobius argenteocinereus*. The only locomotor group which is clearly separated by the DA3 axis is the arboreal jumper one represented by the species *Galado senegalensis* and *Galago alleni*. At last, the morphospaces are not separated by the combinaison of the DA3 and DA4 axis (except for the jumpers with the DA3 axis). The extreme negative value for both axes represents the species *Anomalurus jacksoni*, while the extreme positive pole in the DA3 represents the arboreal jumper morphospace (Figure II.1.15, C).

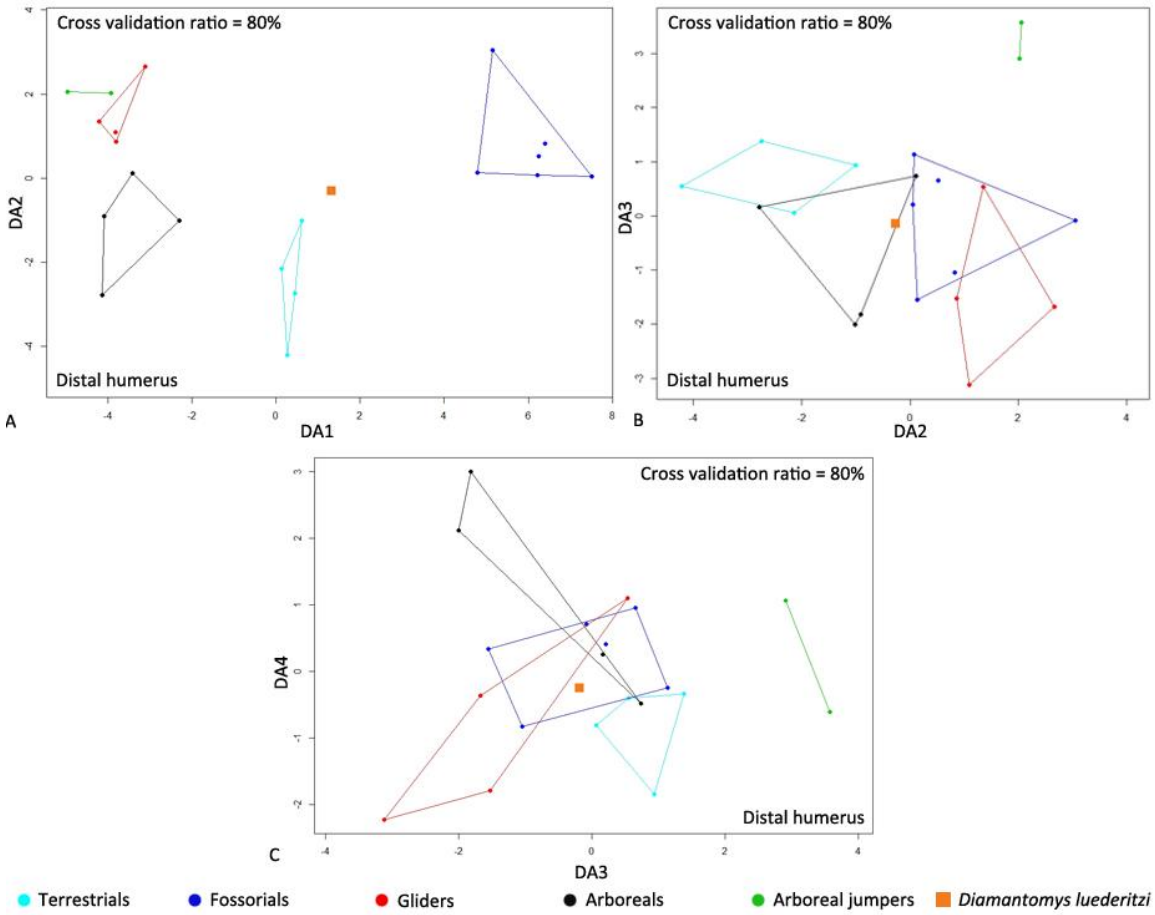


Figure II.1.15: PFDA realized for the extant taxa and placement of *Diamantomys luederitzi*. A- Representation of the morphospaces on the DA1 and DA2 axis. B- Representation of the morphospaces on the DA2 and DA3 axis. C- Representation of the morphospaces on the DA3 and DA4 axis.

The position of *Diamantomys luederitzi* in the two first axes of the PFDA is close to the terrestrial morphospace (Figure II.1.15, A), going in a different way than the posterior prediction given by the analysis which classifies this species as fossorial (0.99) (Table II.1.18). However, this prediction is explained by the other axis of the PFDA, the position of this species being closer to the center of the fossorial morphospace when we observe the DA2, DA3 and DA4 axis (Figure II.1.15, B - C).

Table II.1.18: Posterior prediction of the locomotor mode on the distal humerus of *Diamantomys luederitzi*.

Species	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Diamantomys	1.4290e-13	7.7427e-15	2.3529e-27	9.9641e-01	3.5928e-03

IV. Discussion

1. Discussion of the methods

The use of different methods in the establishment of the extant species models for the fossil predictions allows the identification of some advantages and drawbacks of the LDA and the PFDA based on the measurements and geometric morphometrics.

First, the LDA realized on the measurement strongly depends on extreme morphology, and in particular to the difference of size of the species. Although the species choice has been mostly based on specimens of the same range of size, some species such as *Idiurus macrotis* and *Thryonomys swinderianus* have smaller (*Idiurus macrotis*) or bigger proportions (*Thryonomys swinderianus*), but have been taken into account to illustrate various morphologies for each locomotor group, as in function of the available material. Thus, the size of those species could influence the expansion and distribution of the morphospace, and possibly introducing bias in the fossil prediction. When we look at the LDA graph made with the skulls (Figure II.1.6), the gliders morphospace is relatively large, caused by the presence of the species *Idiurus macrotis* in the negative pole of the LD2, which is of smaller dimensions. The extreme positive pole of this morphospace is represented by the species *Anomalurus beldeni*, which possess the one of the biggest skulls. Concerning the other locomotor groups, the same phenomenon is observed, with the species *Thryonomys swinderianus* at the most positive pole of the terrestrial morphospace and *Beamys hindei* at the most negative one. Thus, there is a clear size effect on the analyses, but it seems to be supported principally by the LD2 axis. However, the arboreal taxa including the jumpers and gliders are always well separated from the terrestrial and fossorial morphospaces by the LD1 axis, and the percentages of correct attributions to a locomotor mode are high (CV_{skull} = 81.67% and $CV_{distal\ humerus}$ = 70.17%). Therefore, we can suppose that the prediction for the fossil species *Diamantomys luederitzi* could be realistic, the positioning also being influenced by the LD1.

On another side, the LDA performed on the landmarks data set allows the reduction of size effect by scaling the specimens before the construction of the morphospaces, with the GPA (Gower, 1975; Rohlf & Slice, 1990; Claude, 2008). Thus, the discrimination of the locomotor groups is essentially made with morphological traits of the structures, highlighting the principal adaptations for the locomotion. Furthermore, the percentage for the model

validity is high for both structures analysed (97.67% for the skull and 92.31% for the distal humerus), allowing a distinct discrimination between the morphospaces. However, the prediction based on the skull for *Diamantomys luederitz*i as a glider is unexpected, the global morphology being really different from the extant gliding species. This result raises some questions: 1- Are the selected morphological characteristics reliable for determining a locomotor mode? 2- Is the skull a real indicator of locomotion? 3- Is *Diamantomys luederitzi* a real glider? 4- What about the choice of the structure for locomotor predictions, in particular when bones are isolated?

The LDA made on measurements of the skull showed that proportions are an important part of the locomotion signal and in particular the global proportions of this structure. The scaling realized by the GPA in the geometric morphometrics cancels this characteristic, analysing the shape variations in the internal structures. Furthermore, the LDA "forces" the gathering of species that share the same morphology by decreasing the intragroup variance and increasing the intergroup variance (Hastie *et al*., 1994; Claude, 2008). Then, the morphological variation could be due to another parameter such as dietary adaptations in addition to locomotion, gathering *Diamantomys luederitzi* with the gliders and arboreal taxa. Furthermore, the glider and arboreal species have superimposed morphospaces, implying a possible resemblance of the fossil species to the arboreal group in general instead of specially the gliders. When we combine the predictions made with the skull and the distal humerus and the different methods, we notice that every locomotor mode is predicted for *Diamantomys luederitzi*, allowing to question the results based only on one structure, but also to put forward the possible generalist lifestyle of the fossil species.

Despite the good discriminations made by both LDA, one parameter that is not taken into account is the phylogeny. Indeed, the common history of the species can have an impact on the species distribution, possibly bringing together species that have a similar morphology just because of their close relationship. Thus, it is important to include this information as a variable, allowing the correction of the data in order to extract the potential phylogenetic signal of the analyses. Concerning the geometric morphometrics on the skull, the optimal lambda values obtained in the PFDA are equal to 0, implying the absence of a phylogenetic signal in the discrimination of the morphospaces. Thus, the predictions between the PFDA and LDA should be the same, the relationships between species having no impact on the analysis.

Here, the differences in the prediction emphasizes a shift between LDA and FDA, which do not use the same algorithm for the formation of the morphospaces, the FDA transforming the discriminant problem into a general least square regression problem in order to allow the insertion of the phylogenetic variable (Felsenstein, 1985; Hastie *et al.*, 1994; Motani & Schmitz, 2011). It could be important to examine the precise algorithm of both methods in order to understand the differences between the predictions. Moreover, this variation leads to an important question: which method is more relevant for predicting locomotion in fossil species?

Finally, the predictions deduced from the distal humerus are different due to the methodology used. The different categories predicted for *Diamantomys luederitzi* are not surprising, qualified as arboreal, terrestrial and fossorial and this fact will be discussed below. However, the various attributions underscore a possible problem in the process of the PFDA, being the use of the mean shape or mean of the measurements of the data set. Indeed, it is important to analyse every specimen of the data set in order to put forward the intraspecific variation, in particular in generalist species which could have a rich locomotor repertoire. So, in this case, the use of the PFDA could be not the best method to understand the morphology of the fossil species *Diamantomys luederitzi*, homogenizing the morphology to a simple locomotor mode.

2. Locomotor adaptations in extant and fossil species

The different analyses allow proposition of a locomotor signal in the data, with a good discrimination between the different locomotor groups. The predictions made for the fossil species *Diamantomys luederitzi* are different depending on the structure analysed, going to a terrestrial locomotor mode to an arboreal, glider and fossorial one.

Skull

The morphometric studies based on rodent skull morphology are often related to functional role linked to dietary adaptations (Samuels, 2009; Maestri *et al.*, 2016; Ginot, 2017), and few are applied to the locomotor habits of this group (Samuels & Van Valkenburgh, 2009). Here, we can observe an ecological signal in the morphospace discriminations as a function of locomotion, putting forward some locomotor characteristics among the species.

Indeed, the good discrimination between the morphospaces and the combination of the several methods allows the association of particular characteristics in the skull morphology to a locomotor mode. First, the terrestrial and fossorial taxa have a long and wide muzzle (the terrestrials having the wider one) compared to the arboreal taxa including the jumpers and gliders which have a short and narrow muzzle. The fossorial species have a higher skull than the terrestrials for which it is higher than the arboreal species. The back of the skull is the widest in the fossorial forms, followed by the terrestrial taxa, compared to the arboreals, arboreal jumpers and gliders. In terms of proportions, it is shorter than the rest of the skull in the fossorial locomotor group, in contrast to the arboreals, arboreal jumpers and gliders for which the muzzle is short and the back of the skull longer. The auditory bullae are bigger in the fossorial species and smaller in the terrestrial taxa, the arboreals having an intermediate size. Finally, the cheek tooth row is longer in arboreal forms, with the longest associated with the gliders, than the terrestrial and fossorial groups, the latter having the shortest one.

The LDA and PFDA based on linear measurements and the PFDA based on geometric morphometric data predict the fossil species *Diamantomys luederitzi* as terrestrial. This is not surprising when we look at its different characteristics: a long and large muzzle, the back of the skull wider that the arboreal specimens but narrower than the fossorials, and a higher skull than the other locomotor groups with the exception of the fossorials. The fact that these analyses point in the same direction can support the correct attribution of *Diamantomys luederitzi* to the terrestrial category. However, the LDA realized on geometric morphometric method predicts this species as a glider, which is quite surprising when we observe the morphological traits of this group (Figure II.1.16). In contrast to the fossil specimen, gliders have a narrow and short muzzle and a shorter back of the skull. The two first axis of the PCA placed NAP XV 268'08 among the terrestrial taxa, strongly discriminated by the PC2, on the basis of a long muzzle, smaller auditory bullae and a deep posterior border of the palatine. The PC1 does not clearly separate the arboreal, glider and terrestrial morphospaces, but the specimen *Diamantomys luederitzi* is more positive in its PC1 value than most of the gliders and arboreals. Furthermore, the terrestrial morphospace superimposes the arboreal and glider one, showing a possible similarity between the morphology of these locomotor groups. Although the global skull morphology of *Diamantomys luederitzi* seems to be very different from that of the extant gliding taxa, the ventral structures have some common points that

could bring the species together (Figure II.1.8 and Figure II.1.16): the auditory bullae are not hypertrophied in contrast to fossorials, the posterior border of the palatine is deep (going to the level of the M3), the aperture of the occipital condyles is not tightened. Moreover, the cheek tooth row of the fossil species is long, a characteristic found in the glider locomotor group, and its dental rows diverge backward like the species of the genus *Anomalurus*. Thus, it could be for different reasons that *Diamantomys luederitzi* spots close to the glider morphospace in this analysis.

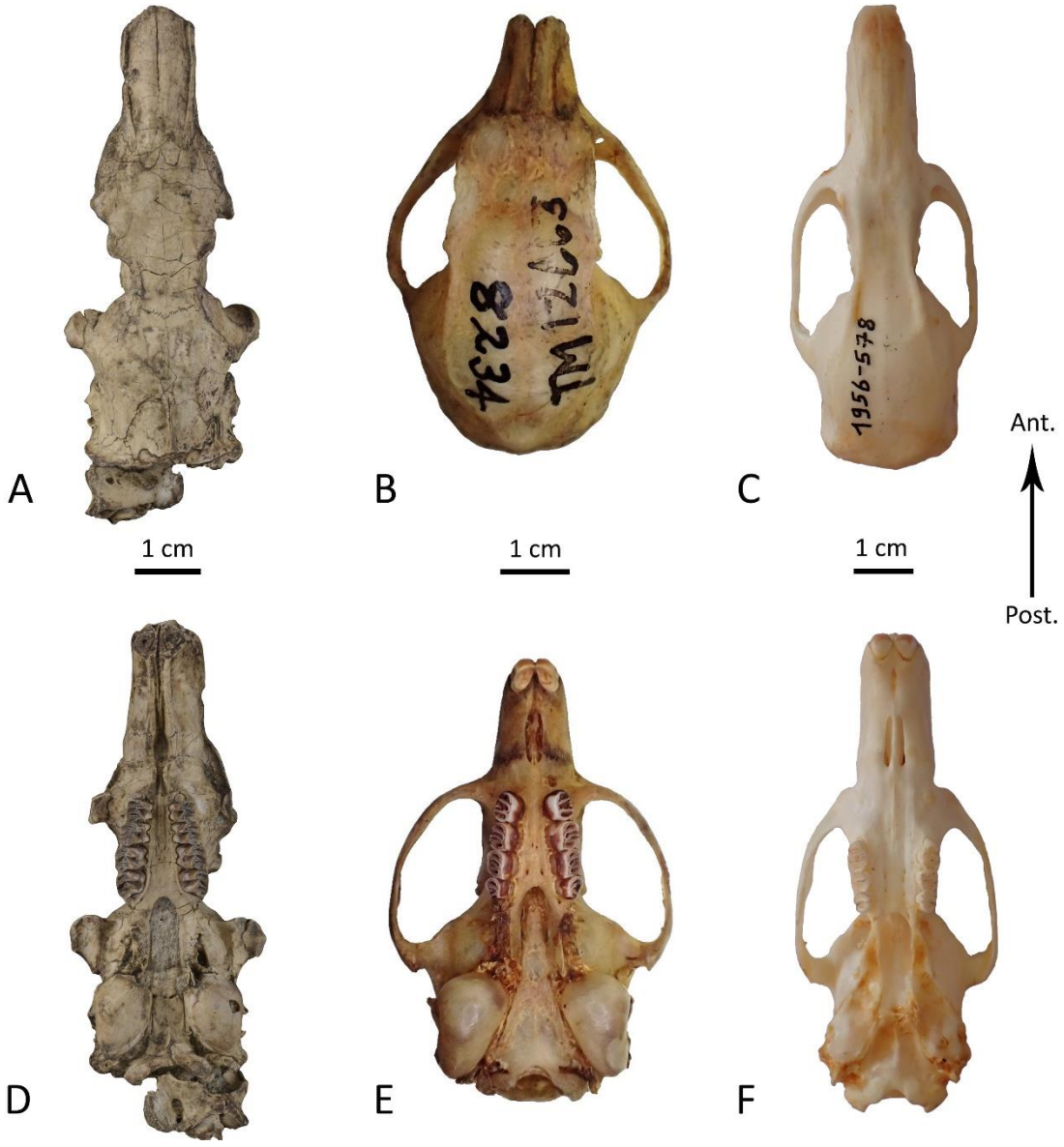


Figure II.1.16: Skull morphology of *Diamantomys luederitzi* (A – Dorsal view, D – Ventral view), the glider *Anomalurus derbianus* (Specimen TM 12663, B – Dorsal view, E – Ventral view) and the terrestrial species *Cricetomys emini* (Specimen CG 1956 578, C – Dorsal view, F – Ventral view). (Abreviations: Ant. = Anterior, Post. = Posterior).

Nevertheless, the landmarks chosen for this analysis do not reflect the global morphology of the skull as the measurements taken for the LDA and PFDA analyses, and might have less impact in the locomotor role of the species than the main characteristics revealed. Also, the PFDA done with the same dataset predicted the fossil species as a terrestrial rodent, which supports the analyses based on the measurements. So, this attribution of *Diamantomys luederitzi* could be a result of the landmarks used, but also influenced by phylogeny which is not taken into account in the geometric morphometric LDA.

Distal humerus

One of the objectives of these analyses was to look at the possibility of predicting a locomotor mode in a fragmentary bone, allowing the study of fossils that are rarely complete when discovered. The results show that the locomotor information is present in the distal epiphysis of the humerus, as shown by the post-cranial studies of Janis and Martin-Serra (2020).

Most of the analyses discriminates the terrestrial and fossorial taxa from the arboreal ones including the gliders and the arboreal jumpers. The arboreal species have a high but short rounded capitulum and a short trochlea. This spherical capitulum allows a wide extension of the radius on the humerus for a greater mobility necessary for arboreal movements (Szalay & Sargis, 2001; Janis & Martin-Serra, 2020). In terms of proportions, the capitulum is more important than the trochlea, in contrast to the fossorials that show an elongated capitulum and trochlea. As for the fossorials, the terrestrial species have an ovoid capitulum but the trochlea is shorter in some of them. Furthermore, this locomotor group shows a higher trochlea than the fossorials, which in turn have a higher trochlea than the arboreal taxa. In the terrestrial species, the increase of the height of the trochlear surface allows a better stability for the restriction of the movements in the parasagittal plane (Janis & Martin-Serra, 2020). Thus, this morphology found in our analyses is consistent with those of the literature. The *epicondylus medialis* is developed in all the locomotor groups, but the arboreal taxa have the longest. This expansion being the muscular insertion for the hand flexor, this morphology is consistent with the results of these analyses, this muscle being important for grasping and supporting the weight of the body during the arboreal locomotion (Argot, 2001; Szalay & Sargis, 2001). Furthermore, it has an important role in the manipulation of the substrate, hence the development of the *epicondylus medialis* in fossorial and some terrestrial species

(Taylor, 1974; Argot, 2001). In some taxa belonging to the terrestrial morphospace such as *Thryonomys swinderianus*, this structure is poorly developed, explaining the large morphospace occupied in the PCA. It could be explained by less use of the forearm than other terrestrial species for which manipulation and grasping could be more important in their lifestyle. For example, *Cricetomys gambianus*, which is considered to be a terrestrial species, is able to climb and dig burrows, and shows a well-developed *epicondylus medialis* (Happold *et al.* 2013). Thus, this expansion of the morphospace in the PCA reflects the locomotor variability within the terrestrial group, which gathers more generalized species having a diverse locomotor repertoire. At last, the fossorial species have the most robust distal epiphysis, followed by the terrestrials and then by the arboreals.

Concerning the predictions realized for the fossil species *Diamantomys luederitzi*, different locomotor types have been predicted, depending on the analysis. The LDA based on the measurements of the distal humerus classified the species as arboreal (n=6), terrestrial (n=1) and fossorial (n=1). Several hypothesis can explain these results. First, the allometric bias has not been taken into account in the data set. Thus, the specimens could be classified as a function of their size. The good discrimination between the morphospaces however played a role in the attribution of the fossil species, the different morphologies remaining clear between the locomotor groups. Secondly, as explained previously, the terrestrial and fossorial taxa share common morphological characteristics such as the development of the *epicondylus medialis* and a longer trochlea than the arboreal taxa, as well as an elongated capitulum. Consequently, it is not surprising to find predictions in different locomotor classes such as the fossorial and terrestrial ones. Furthermore, Jenkins (1974) showed that few differences existed in the locomotion adaptations between terrestrial primates such as the ground dwelling *versus* the arboreal taxa which were tree-dwelling, the posture and constrains on the members being similar. Moreover, the fossorial taxa being on the ground, they can be considered as terrestrial as well (Janis & Martin-Serra, 2020), supported by the development of common morphological traits. Thirdly, these different attributions could be the result of an intraspecific variation, all the specimens belonging to the species *Diamantomys luederitzi.* Thus, the prediction of this fossil species as arboreal, fossorial and terrestrial might be possible.

When we observe the PFDA results based on the same data set but corrected by the phylogeny, the fossil species is predicted as terrestrial, supporting the last prediction. However, the validity percentage of the model being low (21.42%), it does not allow a good discrimination of the morphospaces, even if the configuration with the arboreal including the gliders and jumpers on one side and the terrestrial and fossorial on the other is present. Thus, we must take into consideration a possible bias linked to the superimposition of the locomotor groups. The LDA and PFDA based on geometric morphometry have a high validity percentage (92.31% and 80% respectively), in which *Diamantomys luederitzi* has been predicted as a fossorial and terrestrial taxon (LDA) and fossorial when the phylogeny is taken into account. These results are in accordance with the studies based on measurements, and give support to common adaptations to fossoriality and terrestriality in rodents, highlighting a possible intraspecific variation in the fossil species.

V. Conclusions

The use of different methods as the LDA and PFDA with measurements and geometric morphometrics allows assignation to particular morphologies as a function of the different locomotor modes represented in rodents. First, several features of the skull allow the discrimination of the different locomotor group in extant species, such as the proportions of the muzzle (wide and long for the terrestrial and fossorial species), a higher skull in the fossorials (the terrestrial category being intermediate between the fossorials and the arboreals), smaller auditory bullae in the terrestrial taxa and a variation in the width of the back of the skull as a function of the locomotor categories. Except for the geometric morphometrics LDA, the Miocene species *Diamantomys luederitzi* is predicted as terrestrial on the basis of these characteristics. The different prediction as a glider highlights the possibility of the influence of diet in the morphology of the skull, in particular in the ventral structures such as the orientation of the cheek tooth row, the position of the *foramen incisivum* and the arrangement of the palatine. Thus, it could be interesting to test the dietary signal in the same data set in order to compare the predictions made on the Miocene species and draw conclusions on the information of the different signals yielded by the skull morphology. Secondly, these analyses highlight the presence of locomotor signal in the distal epiphysis of the humerus, yielding robust information about the locomotor behaviour in

fragmentary bones. Indeed, clear characteristics are visible in the distal humerus involved in the stabilization of the forelimb in the terrestrial and fossorial taxa such as a short but wide trochlea and an ovoid capitulum. The development of the *epicondylus medialis* which is the insertion of the hand flexor, is useful for grasping and manipulation, important in the fossorial, arboreal and some terrestrial taxa. The species *Diamantomys luederitzi* is predicted as fossorial, terrestrial and arboreal with the different analysis, all these locomotor categories being supported by its morphology representing the features cited above. Thus, the variability of predictions indicates the importance of individual specimen analyses, highlighting the intraspecific variation of the Miocene species, as well as its locomotor repertoire as a generalist rodent.

Chapitre 2 : Prédiction du comportement locomoteur chez l'espèce *Bathyergoides neotertiarius* (Stromer, 1923) du Miocène inférieur de Namibie (Grillental, Langental).

Comme pour le chapitre 1, cette partie sera rédigée en anglais, dans l'optique d'une publication dans la revue *Journal of Morphology*. Cette étude est réalisée sur l'humérus et l'ulna de l'espèce namibienne *Bathyergoides neotertiarius.* Les spécimens étudiés proviennent des localités Miocène inférieur de Grillental et Langental (Sperrgebiet, désert du Namib). Les méthodes utilisées (LDA/PFDA) sont identiques à celles du chapitre 1 et ne seront pas détaillées dans le matériel et méthodes de celui-ci mais seront ajoutées dans la publication.

Auteurs : Laura Bento Da Costa et Brigitte Senut.

I. Introduction

Locomotion in extant rodents is largely studied by different methods such as discriminant analysis in order to highlight common adaptations between species (Morgan, 2009; Samuels & Valkenburgh, 2009; Ginot *et al.*, 2016; Bhagat *et al.*, 2020; Janis & Martin-Serra, 2020). One of the challenges of these analyses is to predict the locomotor behavior in fossil species, by inference from the extant taxa. The Lower Miocene sites Grillental and Langental (Sperrgebiet, Namibia), yielded abundant rodent remains which have never been analyzed quantitatively, including the species *Bathyergoides neotertiarius* Stromer, 1923, a partial skeleton of which was found in 2006. Previous study focusing on qualitative comparison of this species with fossorial extant taxa highlighted similar morphology to species of same behaviour (Bento Da Costa & Senut, in press). Testing the fossorial hypothesis for the Miocene species needs to be done in order to understand its locomotor behaviour. Discriminant analysis including non-phylogenetic and phylogenetic methods are used, in order to answer the following questions: 1- Is the Lower Miocene species really adapted to a fossorial lifestyle? 2- The fossil remains often being fragmentary, is it possible to obtain reliable information about the locomotor mode from the epiphysis of a long bone? 3- What are the different locomotor adaptations linked to fossoriality?

II. Materials and methods

1. Institutional abbreviations

MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), RMCA: Royal Museum of Central Africa (Tervuren, Belgium, Africa Museum today), TM: Transvaal Museum (Ditsong Museum of Natural History today, Pretoria), NAP: Napak, LT: Langental, GT: Grillental.

2. Materials and methods

Data acquisition of the linear measurements

Two skeletal structures have been used for the statistical analysis of the study: the humerus and the ulna. In order to include more specimens in the analysis, distal humeri and the proximal ulnae have been studied in separate analysis, in addition to the complete bones. The list of the taxa and their associated locomotor behaviour are presented in table II.2.1.

Table II.2.1: List of the modern taxa included in the measurements-based LDA.

Taxonomy	Species	Locomotor behaviour	n humerus	n ulna
Rodentia				
Nesomyidae	*Cricetomys gambianus*	Terrestrial	1	1
	Cricetomys emini	Terrestrial	2	2
	Beamys hindei	Terrestrial	1	1
Thryonomyidae	*Thryonomys swinderianus*	Terrestrial	7	7
Sciuridae	*Xerus erythropus*	Terrestrial	2	2
	Protoxerus stangeri	Arboreal	4	4
	Ratufa affinis	Arboreal	1	1
	Ratufa indica	Arboreal	1	1
	Sciurus carolinensis	Arboreal	1	1
	Sciurus vulgaris	Arboreal	2	2
	Petaurista petaurista	Glider	1	1
	Petaurista philippensis	Glider	1	1
Anomaluridae	*Anomalurus jacksoni*	Glider	2	3
	Anomalurus derbianus	Glider	1	1
	Anomalurus sp.	Glider	2	2
	Idiurus macrotis	Glider	1	1
Bathyergidae	*Cryptomys damarensis*	Fossorial	2	2
	Cryptomys hottentotus	Fossorial	2	2
	Cryptomys mellandi	Fossorial	1	1
	Bathyergus janetta	Fossorial	1	1

	Heliophobius argenteocinereus	Fossorial	2	2
Spalacidae	*Tachyoryctes splendens*	Fossorial	2	2
Primates				
Galagidae	*Galago senegalensis*	Arboreal/jumper	4	4
	Galago alleni	Arboreal/jumper	1	1
Lorisidae	*Nycticebus pygmaeus*	Arboreal	2	2
	Nycticebus bengalensis	Arboreal	2	2
Cheirogaleidae	*Cheirogaleus milii*	Arboreal	2	2
Cebidae	*Leontopithecus rosalia*	Arboreal	3	3
	Saguinus midas	Arboreal	3	3

Six extant rodent families are represented in the analysis of the humeri and ulnae, including 40 humeral specimens and 41 ulnar ones (Table II.2.1): Anomaluridae ($n_{humerus}$=6, n_{ulna}=7, 4 species), Sciuridae (n=13, 8 species), Thryonomyidae (n=7, 1 species), Nesomyidae (n=4, 3 species), Spalacidae (n=2, 1 species) and Bathyergidae (n=8, 5 species). The specimens are curated at the MNHN, the RMCA and the Ditsong Museum.

Four extant primate families are represented in the data set for ulna and humerus (Table II.2.1), housed at the MNHN: Galagidae (n=5, 2 species), Lorisidae (n=4, 2 species), Cheirogaleidae (n=2, 1 species) and Cebidae (n=6, 2 species).

Bathyergoides neotertiarius from the Lower Miocene sites of Grillental and Langental (Namibia) has been studied. GT 50'06, the complete right humerus, has been included in the complete bone analysis; GT 50'06, the distal left humerus and LT 200'98, have been used in the study of the distal humerus.

Six ulnar specimens have been studied: two in the complete bone analysis: GT 28'17 and LT 38'04; and four GT 50'06, GT 28'17, LT 482'96 and LT 98'04 in the analysis of the proximal bone.

Eleven variables were measured on the humerus: the total length of the humerus (HL), the length and width of the humeral head (HHL and HHW), the width of the proximal epiphysis (PEW), the width of the diaphysis (DW), the width of the distal epiphysis (DEW), the width of the internal epicondyle (IEW), the length of the capitulum (CL), the height of the capitulum (CH), the length of the trochlea (TL) and the height of the trochlea (TH) (Figure II.2.1). The seven latter variables have been selected for the distal humerus analyses.

Concerning the ulna, seven variables have been measured: the total length (UL), the length of the ulna beneath the *incisura trochlearis* (UITL), the width of the diaphysis (DUW), the length of the olecranon process (OPL), the width of the olecranon process (OPW), the length of the *incisura trochlearis* (ITL) and the central width of the *incisura trochlearis* (ITW) (Figure II.2.1). The five latter variables have been used for the proximal ulnae analyses. All the variables have been chosen for their presence in the fossil material.

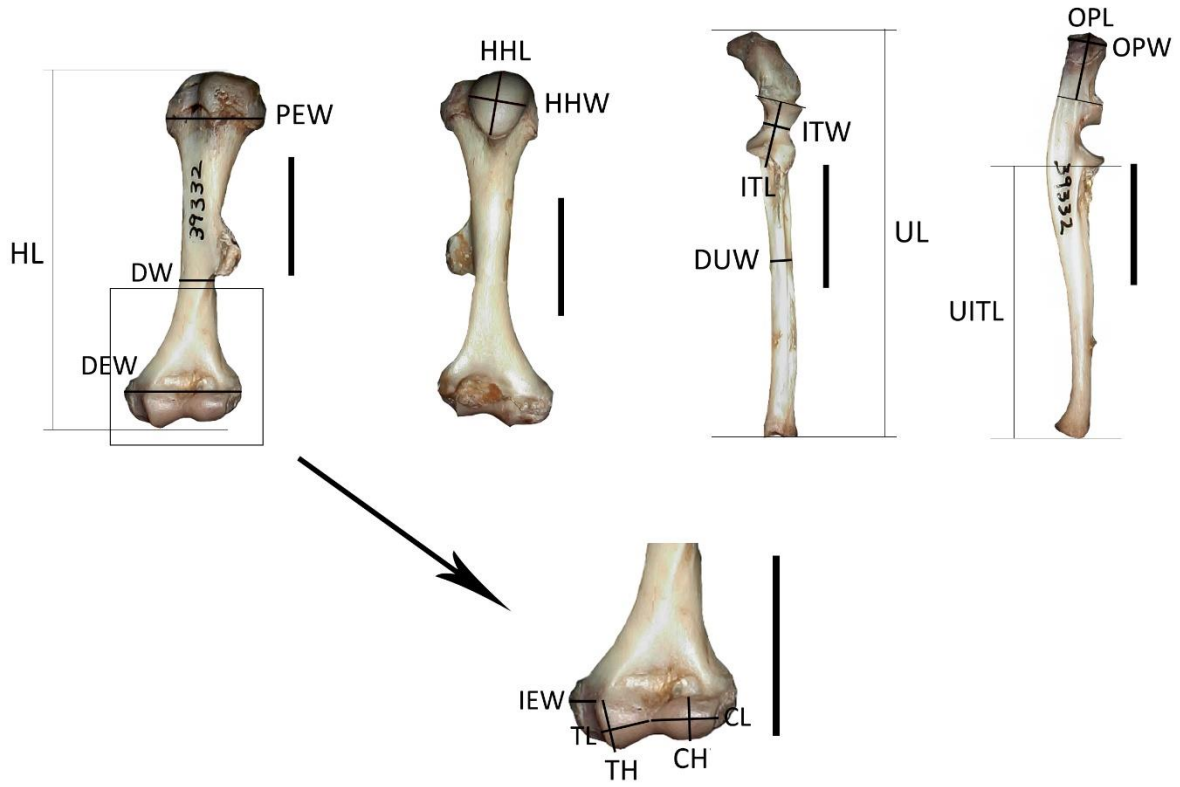


Figure II.2.1: Measurements taken on the humerus and ulna of the extant and extinct specimens of rodents and primates for the LDA and PFDA. Specimen TM 39332 - *Bathyergus janetta* (Scale = 1cm).

Data acquisition for the geometric morphometry

The humerus has been used for the geometric morphometrics analysis. Two analyses have been made, one with the complete bone, and another only with the distal humerus, in order to look at the possibility of inferring a locomotor mode for fragmentary fossil material. The list of the taxa and their locomotor behaviours are presented in the table II.2.2.

Table II.2.2: List of the modern taxa included in the analysis of geometric morphometrics.

Family	Species	Locomotor behaviour	n humerus
Nesomyidae	*Cricetomys gambianus*	Terrestrial	1
	Cricetomys emini	Terrestrial	2
	Beamys hindei	Terrestrial	1
Thryonomyidae	*Thryonomys swinderianus*	Terrestrial	7
Sciuridae	*Protoxerus stangeri*	Arboreal	4
	Ratufa affinis	Arboreal	1
	Petaurista petaurista	Glider	1
Anomaluridae	*Anomalurus jacksoni*	Glider	2
	Anomalurus derbianus	Glider	1
	Anomalurus sp.	Glider	2
	Idiurus macrotis	Glider	1
Bathyergidae	*Cryptomys damarensis*	Fossorial	2
	Cryptomys hottentotus	Fossorial	2
	Cryptomys mellandi	Fossorial	1
	Bathyergus janetta	Fossorial	1
	Heliophobius argenteocinereus	Fossorial	2
Spalacidae	*Tachyoryctes splendens*	Fossorial	2
Primates			
Galagidae	*Galago senegalensis*	Arboreal/jumper	4
	Galago alleni	Arboreal/jumper	1
Lorisidae	*Nycticebus pygmaeus*	Arboreal	2
	Nycticebus bengalensis	Arboreal	2

The extant specimens are the same for both analyses. Six families have been used, including Nesomyidae (n=4), Thryonomyidae (n=7), Sciuridae (n=6), Anomaluridae (n=6), Bathyergidae (n=8) and Spalacidae (n=2). The detailed list is presented in table II.2.2.

Three specimens of the fossil species *Bathyergoides neotertiarius*, from the Lower Miocene sites of Grillental and Langental (Namibia) were included in the analyses, one for the analysis of the complete humerus (GT 50'06) and two others for the analysis of the humeral distal end (LT 200'98 and LT 50'19).

Five curves have been generated on the complete humerus in anterior view. We used semi-landmarks (sliding landmarks) to represent the shape of the proximal epiphysis (1 curve of 40 equidistant semi-landmarks), the sides of the epicondyles (medial and lateral; 25 and 15

equidistant semi-landmarks respectively) and the curvatures of the capitulum/trochlea complex (two curves of 25 equidistant semi-landmarks) (Figure II.2.2).

Figure II.2.2: Position of the curves on the complete humerus for the geometric morphometrics (GT 50'06 – *Bathyergoides neotertiarius*, scale = 1 cm).

The top of the curve representing the lateral border has been chosen in the prolongation of the susepicondylar crest. Then, the top of the curve for the medial border is positioned at the same level of the proximal end of this structure.

Selection of the phylogenetic tree

The phylogenetic tree has been obtained with a compilation of different molecular phylogenies collected in the Timetree database (Figure II.2.3) (Hedges *et al*., 2015; Kumar *et al*., 2017). The time of diversification of the taxa taken into account is given in estimates ages.

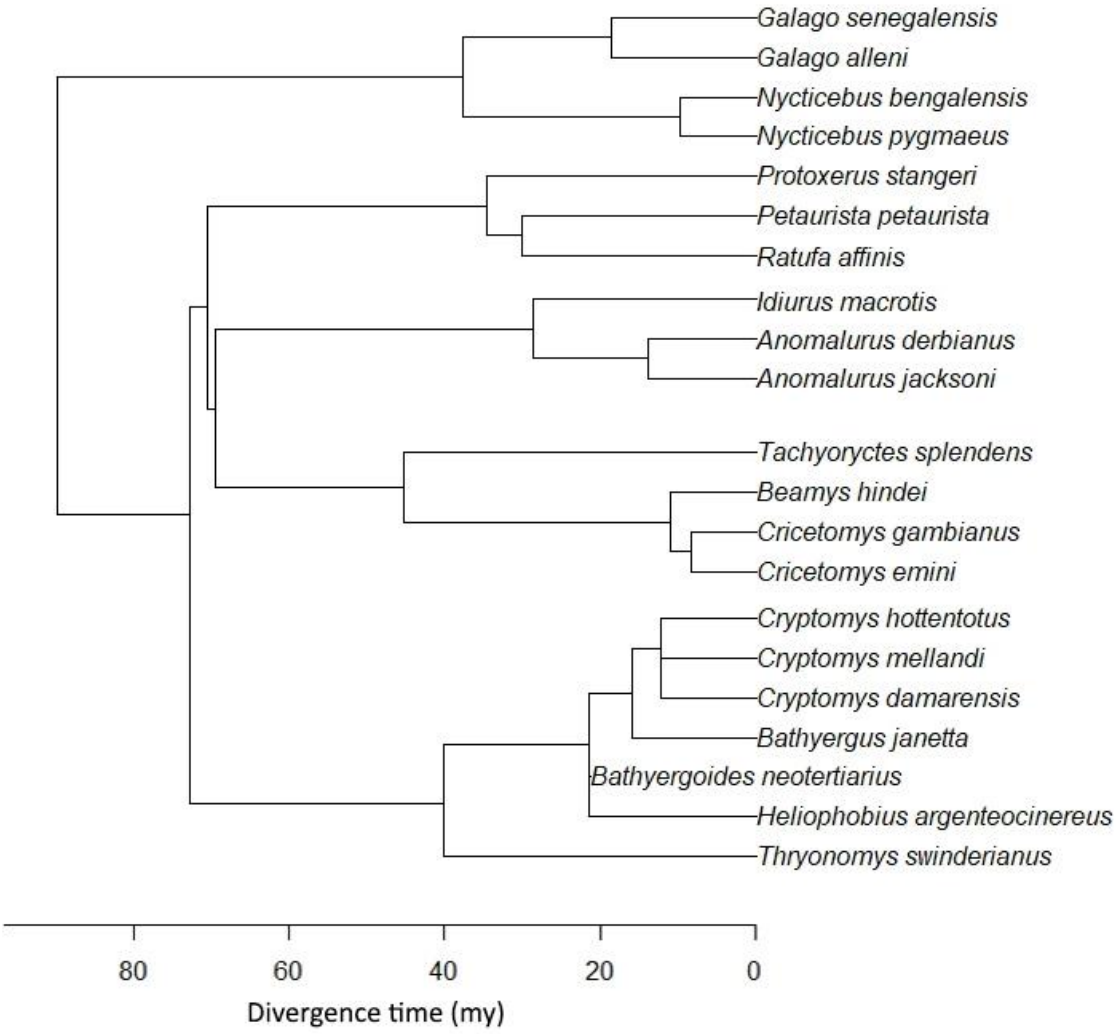


Figure II.2.3: Phylogeny of the rodents used in this study with the time of divergence between the different clades. (Hedges *et al.*, 2015; Kumar *et al.*, 2017).

Not all of the species used for this study were represented in the available molecular database from the Timetree data base. Thus, we chose to use the divergence time of the genus representing all the species of our dataset, in order to have a maximum number of taxa represented in the morphometric analysis. We thus make the assumption that the species of a genus should have a divergence time close to the one to which it belongs. Concerning the placement of *Bathyergoides neotertiarius*, Lavocat (1973) classified the species among the Bathyergidae, on the basis of its dental characteristics. Thus, we placed this taxon at the node of the Bathyergidae.

III. Results

1. Linear Discriminant Analysis based on measurements

Humerus

The cross validation test made on the LDA shows a percentage of correct classification of 76.79%. Among 19 specimens belonging to the arboreal group, three have been misplaced (one inside the arboreal jumper category and two within the terrestrial morphospace). Three specimen out of six arboreal jumpers has been predicted as arboreals (n=2) and terrestrial (n=1). For the gliders (n=9), two are predicted as arboreals. All the terrestrial specimens have been correctly predicted. Finally, among fifteen fossorial specimens, one is predicted as an arboreal, one among the glider and three have been misidentified as terrestrials (Table II.2.3).

Table II.2.3: Confusion matrix of the extant model predicted by the LDA with the complete humerus.

Predicted	**Arboreal**	**Arb. jumper**	**Fossorial**	**Glider**	**Terrestrial**
Arboreal	16	2	1	2	0
Arb. jumper	1	3	0	0	0
Fossorial	0	0	10	0	0
Glider	0	0	1	7	0
Terrestrial	2	1	3	0	7

All the locomotor group are well separated in the morphological space, with the exception of gliders and arboreals. However, this overlap is due to one specimen belonging to the gliding species *Idiurus macrotis*.

The first axis separates the terrestrial and fossorial groups which are in the positive pole of the axis from the arboreal ones including the gliders and jumpers situated in the negative part (Figure II.2.4). The terrestrial and fossorial taxa have a longer humeral head and capitulum, and a wider proximal epiphysis. In contrast, the arboreals, gliders and arboreal jumpers have a wider *epicondylus medialis* and a longer and higher trochlea. These variables allow the separation of the different morphospaces in the second axis too, discriminating the terrestrials from the fossorials and the arboreals from the gliders. The arboreal jumpers overlap the arboreal morphospace, sharing a longer trochlea and a wider shaft than the glider taxa. The capitulum is higher in the gliders taxa compared to the arboreal and arboreal jumpers. The

shaft and the distal epiphysis are wider in fossorial taxa than in terrestrial ones, and the capitulum longer but narrower than in the latter locomotor group. The shaft of the gliders is the thinnest. The humeral head is longer in terrestrial and fossorial taxa compared to arboreals and arboreal jumpers.

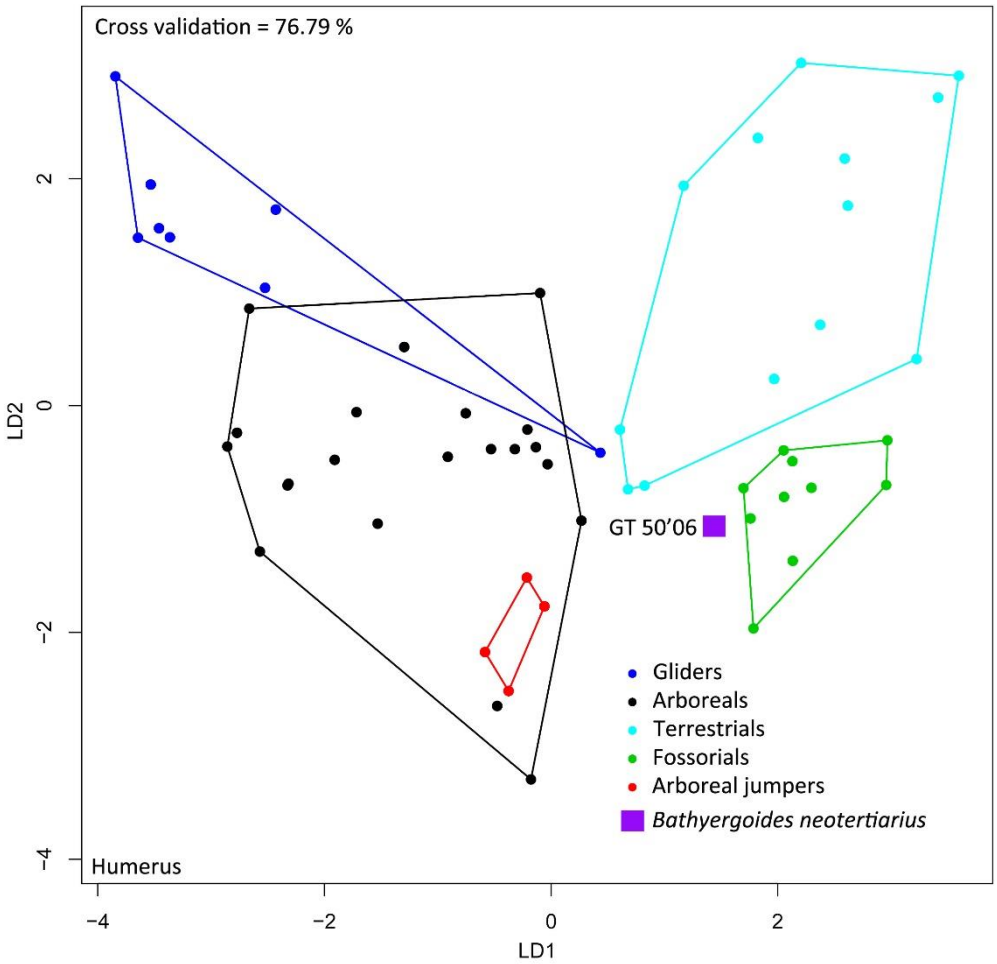


Figure II.2.4: LDA based on the linear measurements of the humerus of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Bathyergoides neotertiarius*.

The measurements made on the humerus of the fossil species *Bathyergoides neotertiarius* allows the prediction of its locomotor behaviour as fossorial (0.81) (Figure II.2.4, Table II.2.4). This species shows a long, but not high capitulum and a wider shaft than the terrestrial, gliders and some arboreal taxa. The trochlea is shorter than in the arboreal specimens. Its humeral head is shorter than in the terrestrial taxa, its proximal epiphysis and capitulum narrower than in the latter.

Table II.2.4: Posterior prediction of the locomotor mode on the complete humerus of *Bathyergoides neotertiarius*.

Specimens	Posterior predictions				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
GT 50'06	0.12168	2.9536e-06	0.00305	0.81078	0.06448

Concerning the distal humerus, the predictions are completely different, with GT 50'06 predicted as an arboreal jumper (0.38) and the specimen LT 200'98 as an arboreal (0.40), for a cross validation percentage of 66.67% (Figure II.2.5, Table II.2.5). However, the *a posteriori* probability that GT 50'06 is a fossorial is close to those predicted to have higher value (arboreal jumper = 0.38), and both locomotor morphospaces are discriminated from others by a long but thin capitulum and a wider distal epiphysis than the arboreal and gliders. Their capitulum is longer and the trochlea thinner than in the terrestrial taxa, as for the fossorial and arboreal jumper categories.

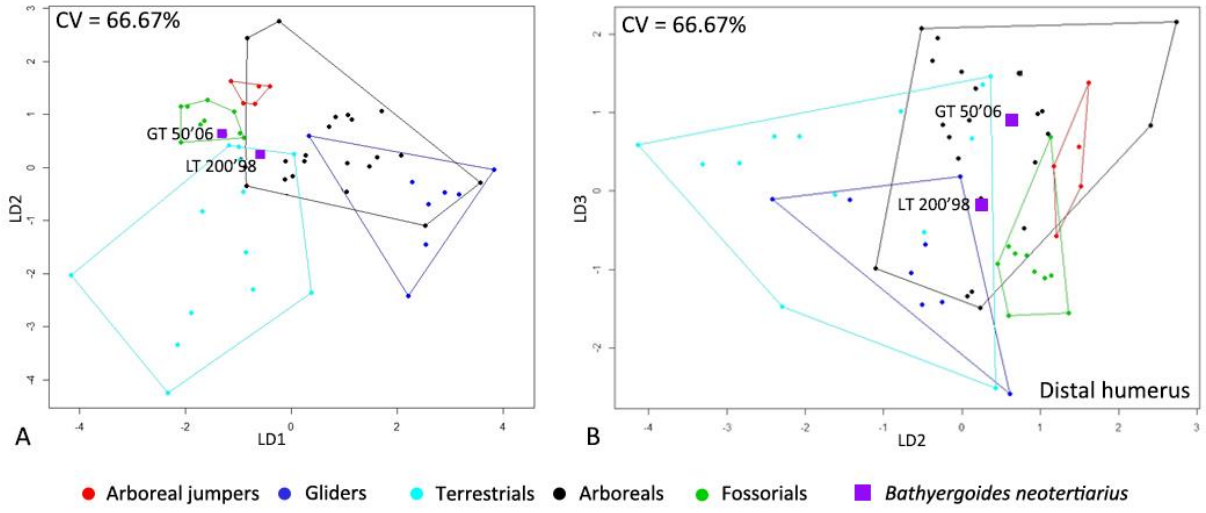


Figure II.2.5: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Bathyergoides neotertiarius* (distal humerus).

The position of GT 50'06 in the fossorial morphospace on the LD1 and LD2 axis is misleading, highlighted by the posterior prediction values (Figure II.2.5, Table II.2.5). This cluster is visible on the LD2 and LD3 axes, where the specimen plots outside the fossorial and arboreal jumper morphospaces but relatively close to both of these locomotor groups.

Table II.2.5: Posterior predictions of the locomotor mode on the distal humerus of *Bathyergoides neotertiarius*.

Specimens	Posterior predictions				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
GT 50'06	0.25765	7.2396e-05	0.38999	0.20871	0.14358
LT 200'98	0.40373	2.9395e-03	0.18929	0.25193	0.15211

Ulna

The percentage of correct prediction for the model based on the ulnae of extant taxa is 77.58% (Figure II.2.6). The confusion matrix shows that 10 out to 29 arboreal specimens have been misplaced: 3 in the arboreal jumpers, 3 in the gliders and 4 as terrestrial rodents. Among the five arboreal jumpers, two have been predicted as arboreal and one as terrestrial. All the fossorial, glider and terrestrial taxa have been correctly predicted (Table II.2.6).

Table II.2.6: Confusion matrix of the extant model predicted by the LDA with the complete ulna.

Predicted	**Arboreal**	**Arb. jumper**	**Fossorial**	**Glider**	**Terrestrial**
Arboreal	19	2	0	0	0
Arb. jumper	3	2	0	0	0
Fossorial	0	0	10	0	0
Glider	3	0	0	6	0
Terrestrial	4	1	0	0	8

All the locomotor groups show a distinct morphospace, except one specimen of the glider category represented by the species *Idiurus macrotis* (Figure II.2.6). The discrimination is made essentially with the first axis of the LDA. The extreme locomotor modes are represented by the fossorials (positive pole of the LD1) and the gliders (negative pole of the LD1). The morphospaces situated in the positive part of the LD1 (terrestrials and fossorials) have a longer ulna, a higher central width of the *incisura trochlearis* and a wider shaft than in the arboreal taxa (arboreals, arboreal jumpers and gliders). Their olecranon process is narrower, the *incisura trochlearis* and the portion of the ulna below this structure are shorter than in the arboreal taxa including the jumpers and gliders. In terms of proportions, the fossorial taxa have a longer olecranon process for a shorter body of the ulna, in contrast to the gliders which show a short olecranon process for a long ulna body.

Both specimens of *Bathyergoides neotertiarius* are predicted as terrestrials (0.83 for GT 28'17 and 0.84 for LT 38'04) (Figure II.2.6, Table II.2.7).

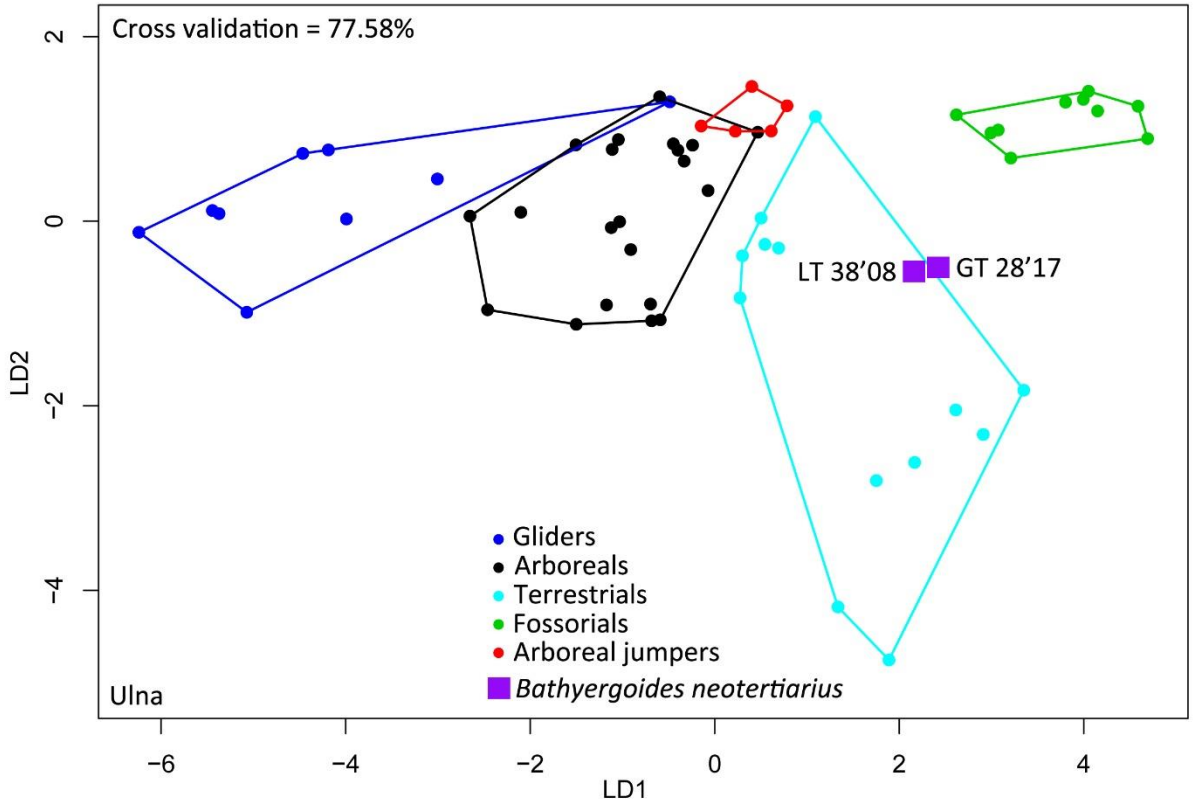


Figure II.2.6: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Bathyergoides neotertiarius* (complete ulnae).

Table II.2.7: Posterior predictions of the locomotor mode on the complete ulnae of *Bathyergoides neotertiarius*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
GT 28'17	0.00661	1.5638e-10	0.01143	0.15297	0.82899
LT 38'04	0.00926	8.5146e-10	0.00625	0.14366	0.84084

For the proximal ulna, the prediction model built on the extant species shows a percentage of correct prediction of 81.03% (Figure II.2.7). The confusion matrix shows that among the arboreals (n=28), three specimens plot in the wrong locomotor category (arboreal jumper), two among the gliders and three as terrestrials. Three arboreal jumpers are misplaced (one as arboreal, one as glider and one as terrestrial). All the fossorial, glider and terrestrial specimens have been correctly predicted (Table II.2.8).

Table II.2.8: Confusion matrix of the extant model predicted by the LDA with the proximal ulnae.

Predicted	**Arboreal**	**Arb. jumper**	**Fossorial**	**Glider**	**Terrestrial**
Arboreal	20	1	0	0	0
Arb. jumper	3	2	0	0	0
Fossorial	0	0	10	0	0
Glider	2	1	0	6	0
Terrestrial	3	1	0	0	9

All the locomotor groups are well separated, with few arboreal specimens sharing the morphospace of the gliders (Figure II.2.7). However, this overlap is caused by only one gliding species which is *Idiurus macrotis*. The discrimination of the different morphospace is essentially made by the first axis of the LDA. The extreme groups of the morphospace are the fossorials at the most positive side of the axis and the gliders at the most negative pole. The fossorial taxa are characterized by a longer but narrower olecranon process and a wider shaft, while the gliders present a longer *incisura trochlearis* and a wider but shorter olecranon process. The terrestrial and arboreal specimens are present between the gliders and the fossorials, with a wider shaft and a longer olecranon process in the terrestrial specimens than in the arboreal ones (Figure II.2.7).

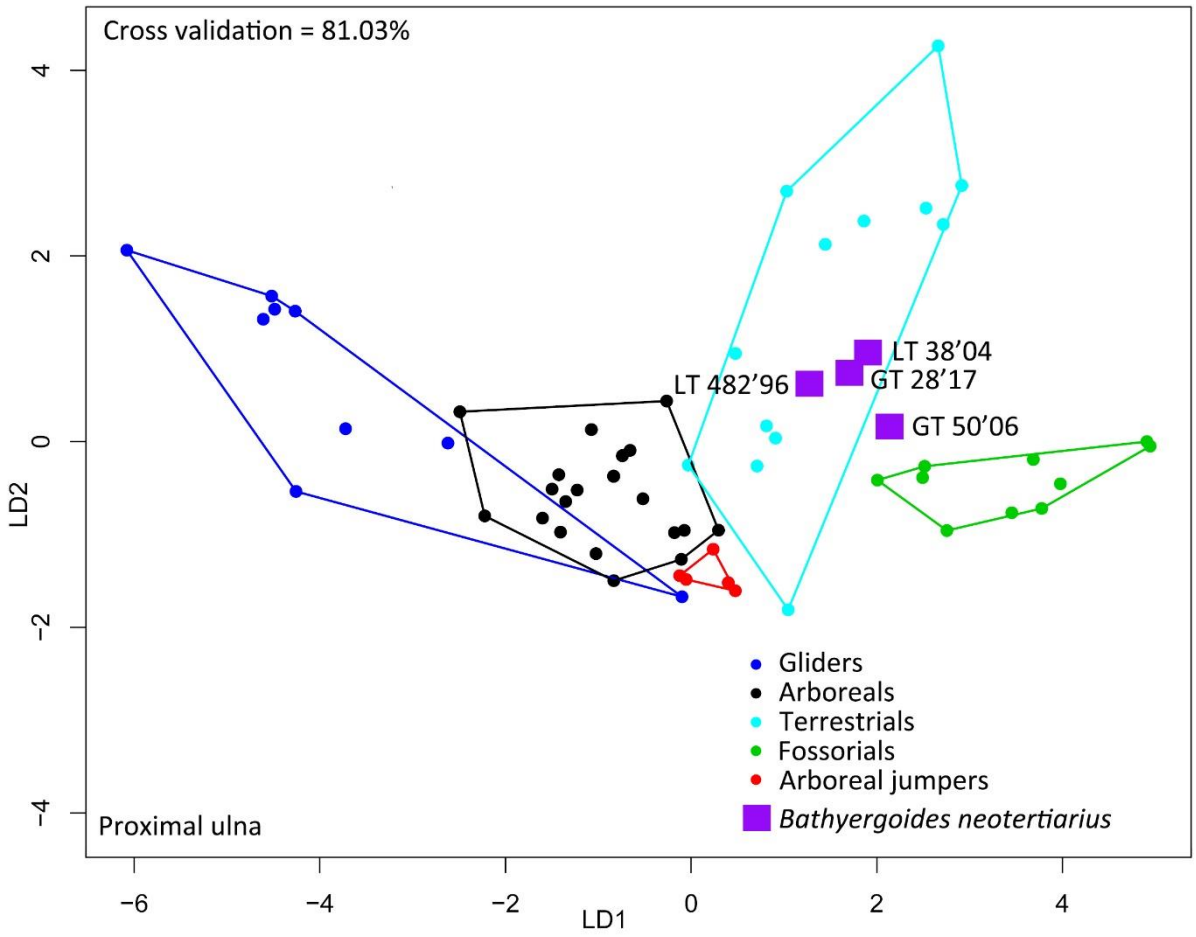


Figure II.2.7: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Bathyergoides neotertiarius* (proximal ulnae).

The specimens belonging to the species *Bathyergoides neotertiarius* are predicted as terrestrials (Figure II.2.7, Table II.2.9). The *a posteriori* probabilities of all the specimens are high (GT 28'17 = 0.90, LT 482'96 = 0.85 and LT 38'04 = 0.91), with the lowest value found for the specimen GT 50'06 (0.65). These results are in agreement with the results found for the previous study of the complete ulnae (Figure II.2.6).

Table II.2.9: Posterior predictions of the locomotor mode on the proximal ulnae of *Bathyergoides neotertiarius.*

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
GT 50'06	1.7719e-02	1.2256e-08	2.5425e-02	3.1059e-01	6.4627e-01
GT 28'17	2.4178e-02	8.9090e-08	9.7943e-03	6.6941e-02	8.9909e-01
LT 482'96	8.8297e-02	1.2743e-06	2.3747e-02	4.0304e-02	8.4765e-01
LT 38'04	1.3681e-02	2.8142e-08	3.8526e-03	7.3848e-02	9.0862e-01

2. Linear Discriminant Analyses and geometric morphometrics

The majority of the variance is explained by the two first axis of the PCA, with 40.49% of the morphological variation explained in the PC1 and 36.9% in the PC2 (Figure II.2.8). The different locomotor groups are well discriminated, with the fossorial morphospace present in the extreme positive pole of the PC1 and the gliders positioned in the extreme negative pole. The terrestrial, arboreal jumper and arboreal morphospaces are present between the gliders and fossorials on the PC1. The PC2 axis allows the discrimination of the terrestrial, arboreal jumper and arboreal morphospaces on the PCA (Figure II.2.8). The gliders are characterized by a longer and thinner humerus, a short trochlea and a wider rounded capitulum. Concerning the fossorial taxa, the morphology of the humerus is more robust, the trochlea and capitulum are longer and the capitulum thinner. Furthermore, the lateral crest is more developed in the fossorial species, giving a rounded border to the lateral side of the distal humerus. The terrestrial species have a better-developed *epicondylus medialis* compared to the arboreal and arboreal jumper ones. The capitulum is slightly more rounded than the arboreals and arboreal jumpers, and the lateral crest is shorter (Figure II.2.8).

The fossil species *Bathyergoides neotertiarius* plots within the fossorial morphospace, showing a robust humerus, a thinner trochlea and capitulum which is narrower than in the other locomotor groups (Figure II.2.8).

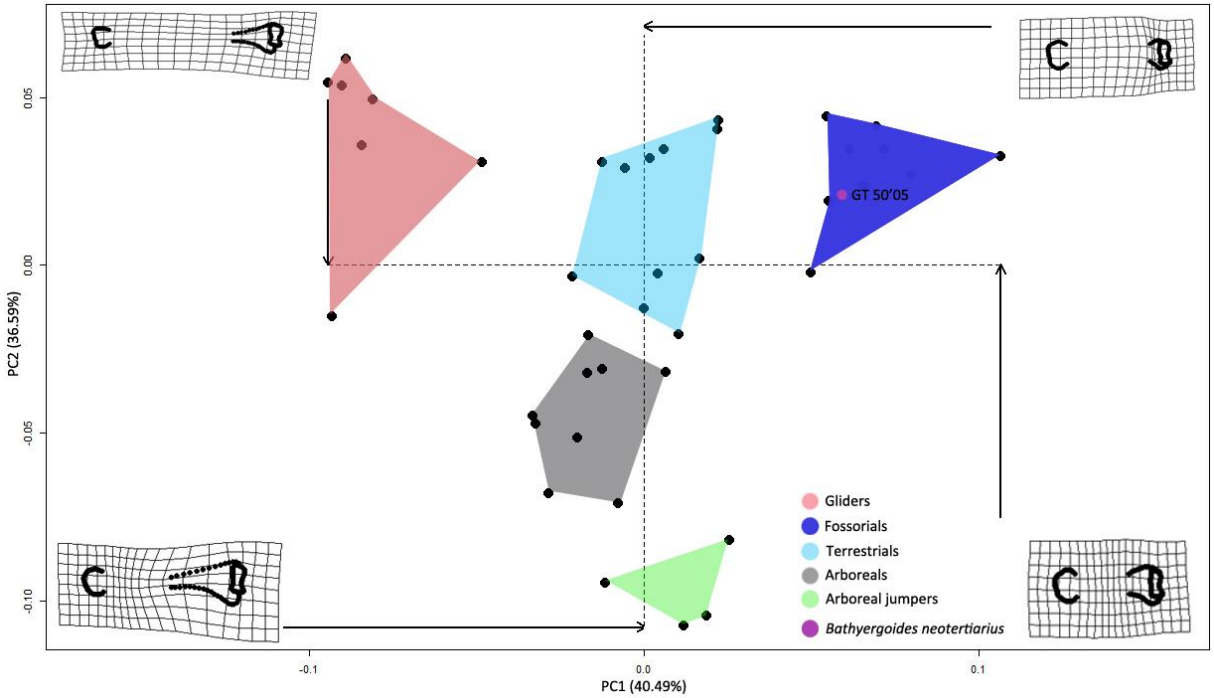


Figure II.2.8: Principal Component Analysis showing the discrimination of locomotor groups on the complete humerus (only the PC1 and PC2 are represented). The specimens of *Bathyergoides neotertiarius* is placed within the fossorial morphospace.

The extant model realized with the LDA has a cross validation percentage of 100%, taking into account the six first principal components (Table II.2.10).

Table II.2.10: Principal component of the PCA used for the LDA model based on the complete humeral morphology.

PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9
76.92308	97.4359	92.30771	97.43589	97.4359	100.000	99.9999	100.000	100.000
PC10	PC11	PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17	PC18
100.000	99.9999	100.000	100.000	97.43589	97.43592	97.43591	97.43589	97.43590

Once again, the different morphospaces are well discriminated, with the fossorial species being at the extreme negative pole of the LD1 and the gliders and arboreals in the extreme positive pole of this axis. Concerning the second axis (LD2), the extreme positive pole is reached by the arboreal jumper morphospace and the gliders represent the most negative one (Figure II.2.9). When we look at the graph representing the placement of the species in the two first axis of the LDA, we observe that the fossil species *Bathyergoides neotertiarius* seems to be predicted as terrestrial. However, when we verify the position of this taxon in the

LD2 and LD3, the specimen GT 50'06 is present within the fossorial morphospace, confirming the prediction for this fossil as fossorial (0.84) (Figure II.2.9, Table II.2.11).

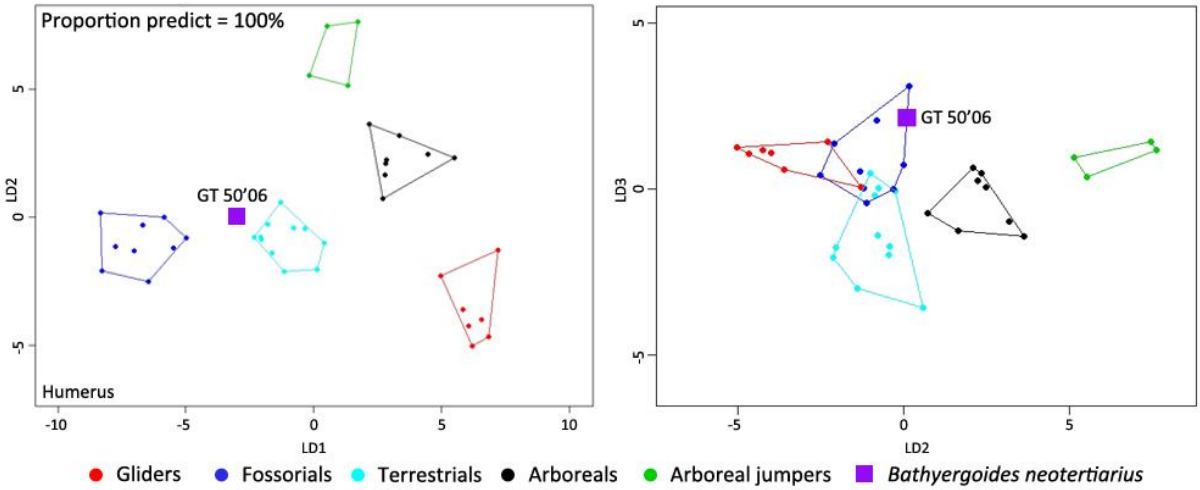


Figure II.2.9: LDA based on the complete humerus of extant and extinct taxa using geometric morphometrics. The species *Bathyergoides neotertiarius* plots within the fossorial morphospace in the combination of LD2 and LD3 axis.

Table II.2.11: Prediction *a posteriori* for the complete humerus of *Bathyergoides neotertiarius*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
GT 50'06	4.5176e-08	7.7767e-20	6.7883e-12	8.3630e-01	1.6370e-01

Concerning the LDA on the distal humerus, the descriptions of the morphospace distribution in the PCA and LDA have already done realized in Chapter 1, part 3.2 of this thesis. It will be added to the results for publication.

The fossil specimens are placed within different locomotor categories, with LT 200'98 in the gliders and LT 50'19 among the fossorial species. The *epicondylus medialis* is developed and the trochlea/capitulum joint is narrower than in the fossorial species of the PCA (Figure II.2.10).

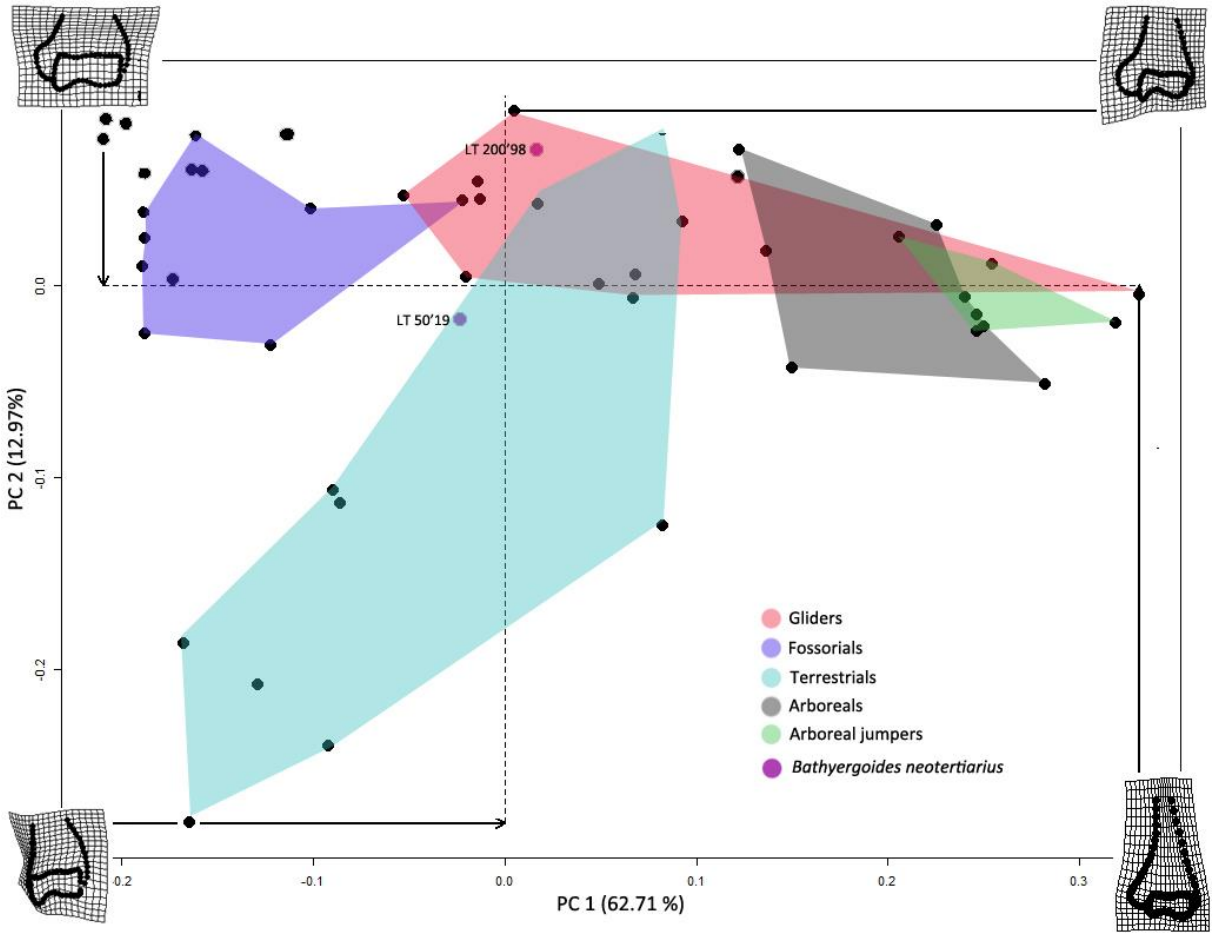


Figure II.2.10: Principal Component Analysis showing the discrimination of locomotor groups on the distal humerus and the position of the specimens belonging to the species *Bathyergoides neotertiarius* (only the PC1 and PC2 are represented).

The extant species model has been done with the six first principal component of the PCA, having a validity percentage of prediction of 92.31% (Table II.2.12).

Table II.2.12: Principal component of the PCA used for the LDA model based on the distal humeral morphology.

PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9
53.84615	64.10256	82.05128	71.79487	76.92308	92.30769	92.30769	89.74359	92.30769
PC10	PC11	PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17	PC18
89.74359	92.30769	92.30769	92.30769	89.74359	89.74359	87.17949	84.61538	84.61538

The fossil specimens of *Bathyergoides neotertiarius* are not included in the extant species morphospaces, but are closer to the terrestrials in the LDA graphic, the prediction placing them among this locomotor group (0.99 for LT 200'98 and 0.94 for the specimen LT 50'19) (Figure II.2.11, Table II.2.13).

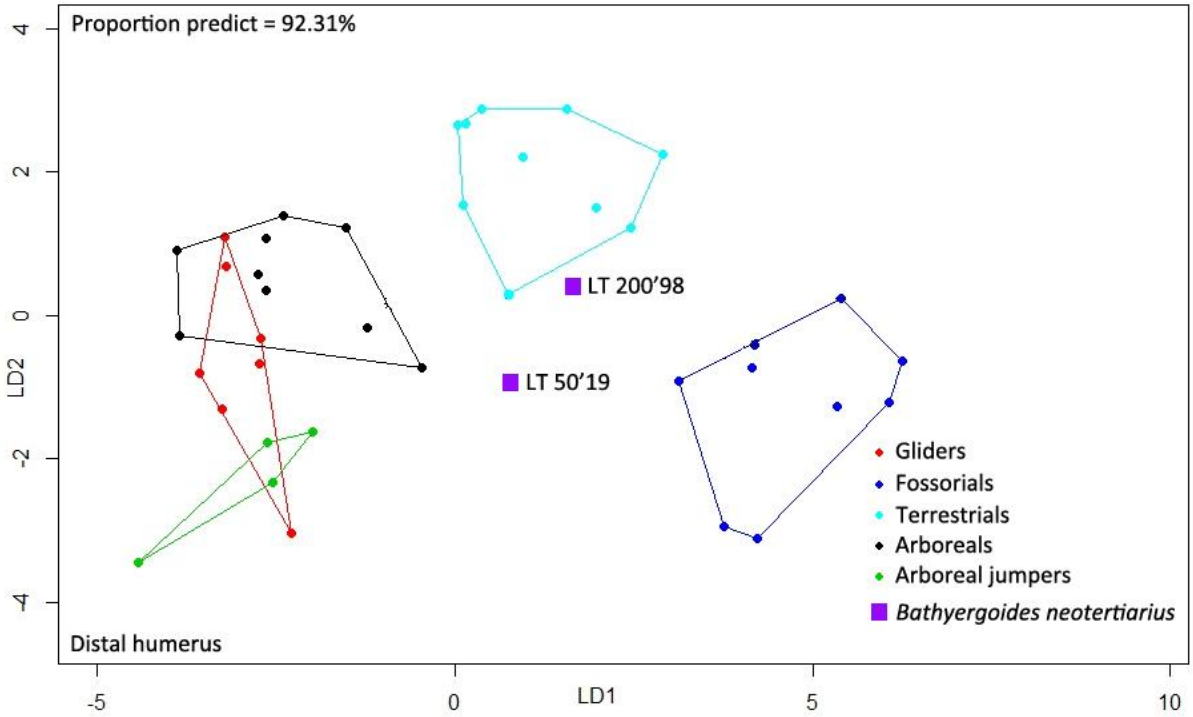


Figure II.2.11: LDA based on the distal humerus of extant and extinct taxa using geometric morphometrics. The species *Bathyergoides neotertiarius* plots between the terrestrial and fossorial morphospaces, closer to the terrestrial group.

Table II.2.13: Posterior predictions based on the distal humerus of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius.*

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
LT 200'98	1.2885e-03	1.4979e-05	3.1217e-07	7.5822e-03	9.9111e-01
LT 50'19	2.7130e-02	7.4295e-03	1.5822e-03	1.9962e-02	9.4390e-01

3. Phylogenetic Flexible Discriminant Analyses and traditional morphometry

The percentage of correct attribution of the extant species in the constructed PFDA model is 60.71% with an optimal lambda value of 0.07 (Figure II.2.12). The confusion matrix shows that all the arboreal jumpers and fossorials are correctly predicted (Table II.2.14). Among ten arboreal species, one has been predicted as arboreal jumper and another one as glider. Only one gliding species has been misplaced in the fossorial group and two terrestrials have been predicted as fossorials.

Table II.2.14: Confusion matrix of the PFDA model based on the complete humerus of extant taxa predicting the locomotor modes.

Predicted	**Arboreal**	**Arb. jumper**	**Fossorial**	**Glider**	**Terrestrial**
Arboreal	8	0	0	0	0
Arb. jumper	1	2	0	0	0
Fossorial	0	0	6	1	2
Glider	1	0	0	4	0
Terrestrial	0	0	0	0	3

All the locomotor groups are well discriminated, except for the arboreal jumpers that share their morphospace with the arboreal species (Figure II.2.12). The gliders are present in the extreme positive pole of the DA1, with the species *Idiurus macrotis* isolated from the rest of the extant species. The fossorial and terrestrial morphospaces are present in the extreme negative pole of the DA1 and DA2, the species *Cryptomys mellandi* and *Cryptomys hottentotus* overlapping the terrestrial morphospace. The most extreme point for the DA1 and DA2 represents the species *Thryonomys swinderianus*. Finally, the arboreal morphospace is very extensive, the species *Cheirogaleus milii* representing the extreme positive point of the morphospace.

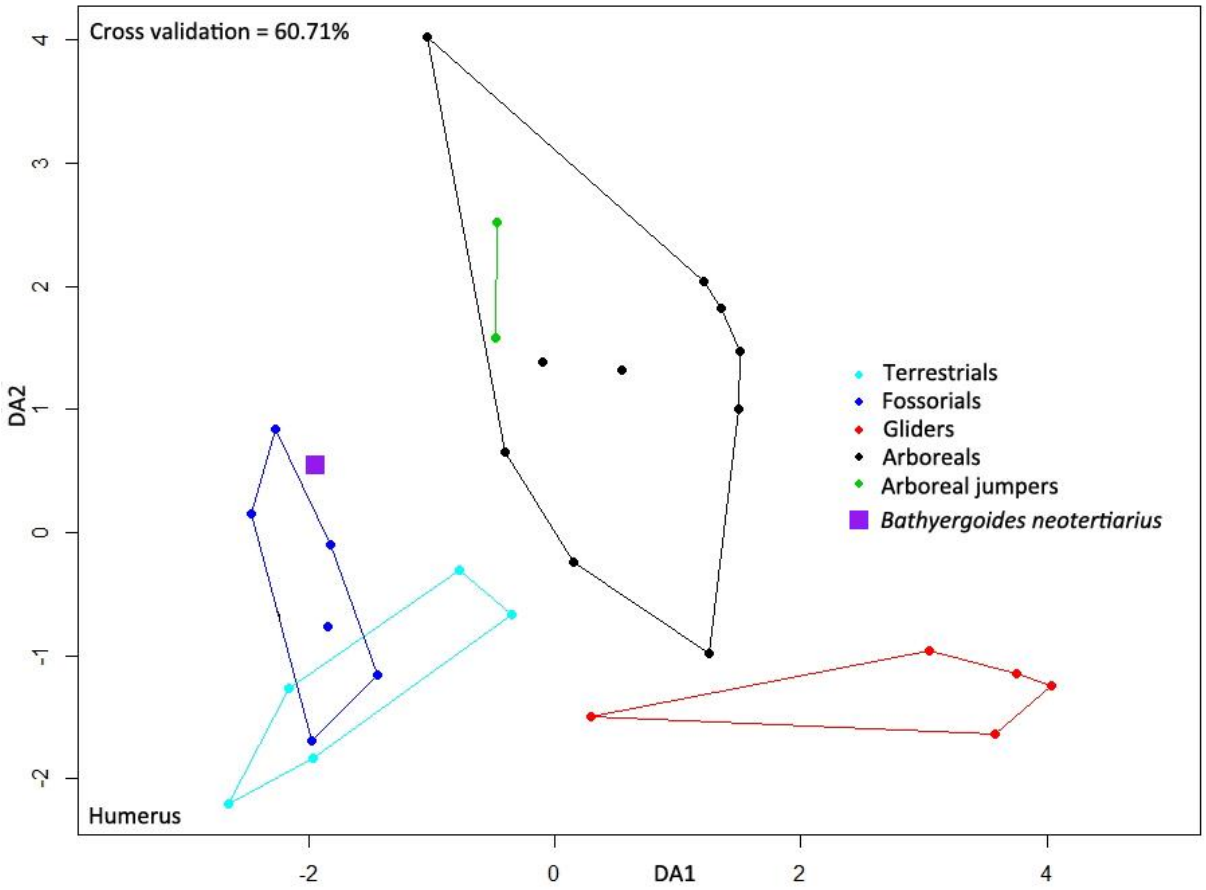


Figure II.2.12: PFDA realized with the humerus morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Bathyergoides neotertiarius.*

The fossil species *Bathyergoides neotertiarius* plots close to the fossorial morphospace in the PFDA graph (Figure II.2.12), concordant with the posterior prediction value of 0.81 for the fossorial attribution (Table II.2.15).

Table II.2.15: Posterior predictions based on the complete humerus of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius.*

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Bathyergoides	0.1272307	1.5925e-06	0.0026005	0.813811	0.056356

The extant model and the confusion matrix are the same as the analysis made for the species *Diamantomys luederitzi* in chapter 1, part.3.3. Thus, the description of the morphospaces distribution will not be specified, and will be added for publication.

The species *Bathyergoides neotertiarius* plots in the fossorial and arboreal morphospaces which are superimposed (Figure II.2.13).

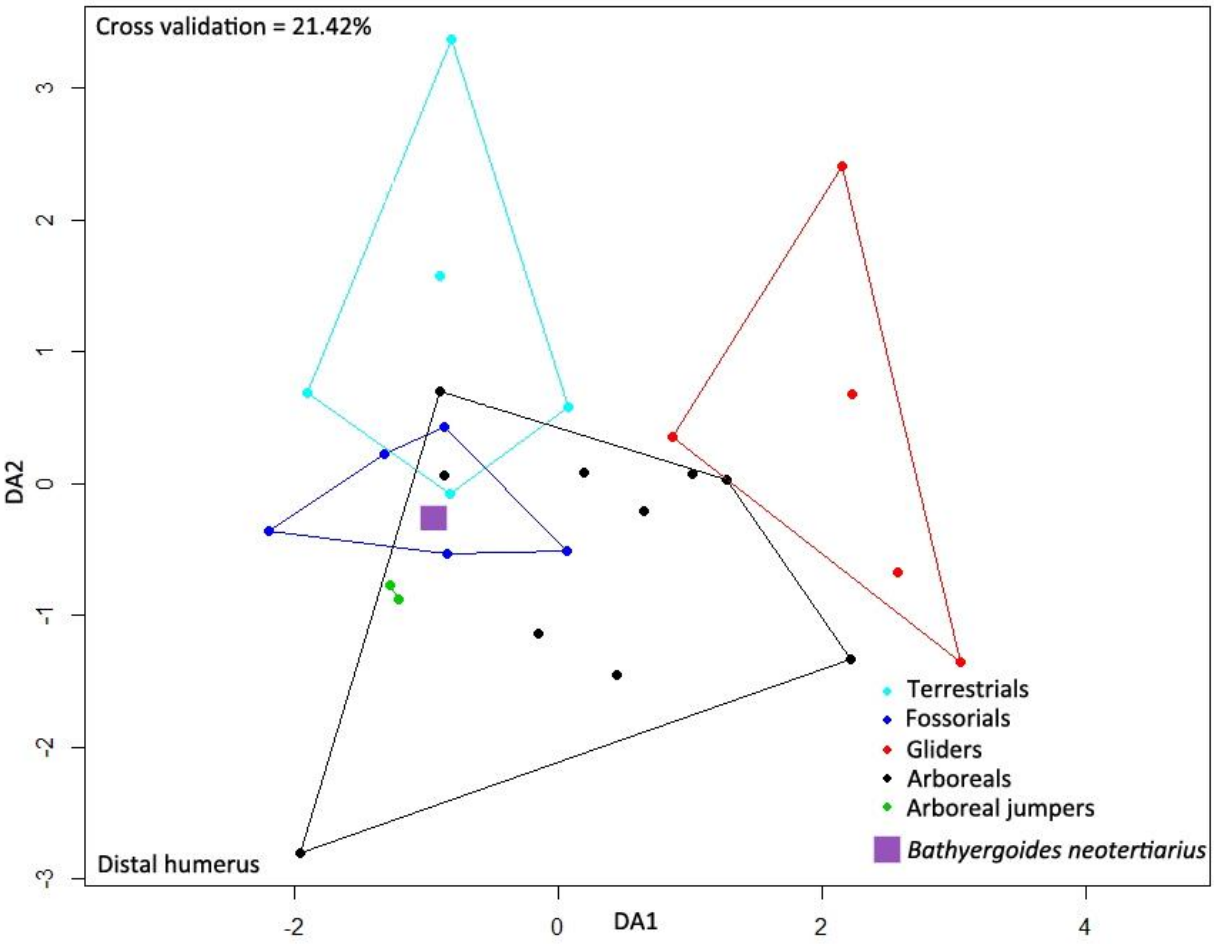


Figure II.2.13: PFDA realized with the distal humerus morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Bathyergoides neotertiarius*.

The prediction made on the distal humerus with the PFDA is different from that carried out with the complete humerus (Table II.2.15). Indeed, the distal humerus of *Bathyergoides neotertiarius* is predicted as arboreal (0.51) in contrast to the complete humeri which are predicted as terrestrial (Table II.2.16).

Table II.2.16: Posterior predictions based on the distal humerus of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Bathyergoides	0.51589	0.0032118	0.161906	0.175760	0.14323

The percentage of correct attribution of the extant species used in the model for the complete ulna is 46.43% with an optimal lambda value of 0.25 (Figure II.2.14). The confusion matrix shows that all the fossorial taxa are correctly predicted (Table II.2.17). Among the arboreal species (n=10), two have been misplaced as fossorial (n=1) and terrestrial (n=1). All the arboreal jumpers are predicted as arboreals. Only one gliding species has been incorrectly placed in the arboreal category. Finally, four terrestrial species have been misplaced among the arboreal locomotor group.

Table II.2.17: Confusion matrix of the PFDA model based on the complete ulna of extant taxa predicting the locomotor modes.

Predicted	**Arboreal**	**Arb. jumper**	**Fossorial**	**Glider**	**Terrestrial**
Arboreal	8	2	0	1	4
Arb. jumper	0	0	0	0	0
Fossorial	1	0	6	0	0
Glider	0	0	0	4	0
Terrestrial	1	0	0	0	1

The locomotor groups are well discriminated with the PFDA analysis, except for one gliding species (*Idiurus macrotis*) and the arboreal jumper *Galago alleni* overlapping the arboreal morphospace (Figure II.2.14). The gliders are present at the extreme positive pole of the DA1 and the fossorial locomotor category at the extreme negative pole of this axis. The most negative value of the DA2 represents the species *Thryonomys swinderianus*, which is isolated from all the other terrestrial extant species. The arboreal morphospace is the largest, the extreme negative point represented by the species *Protoxerus stangeri* and the extreme positive point being the species *Sciurus carolinensis*.

The fossil species *Bathyergoides neotertiarius* is situated between the fossorial and terrestrial morphospaces, being closer to the latter, the posterior prediction value indicating an attribution to this locomotor mode (0.47) (Figure II.2.14, Table II.2.18).

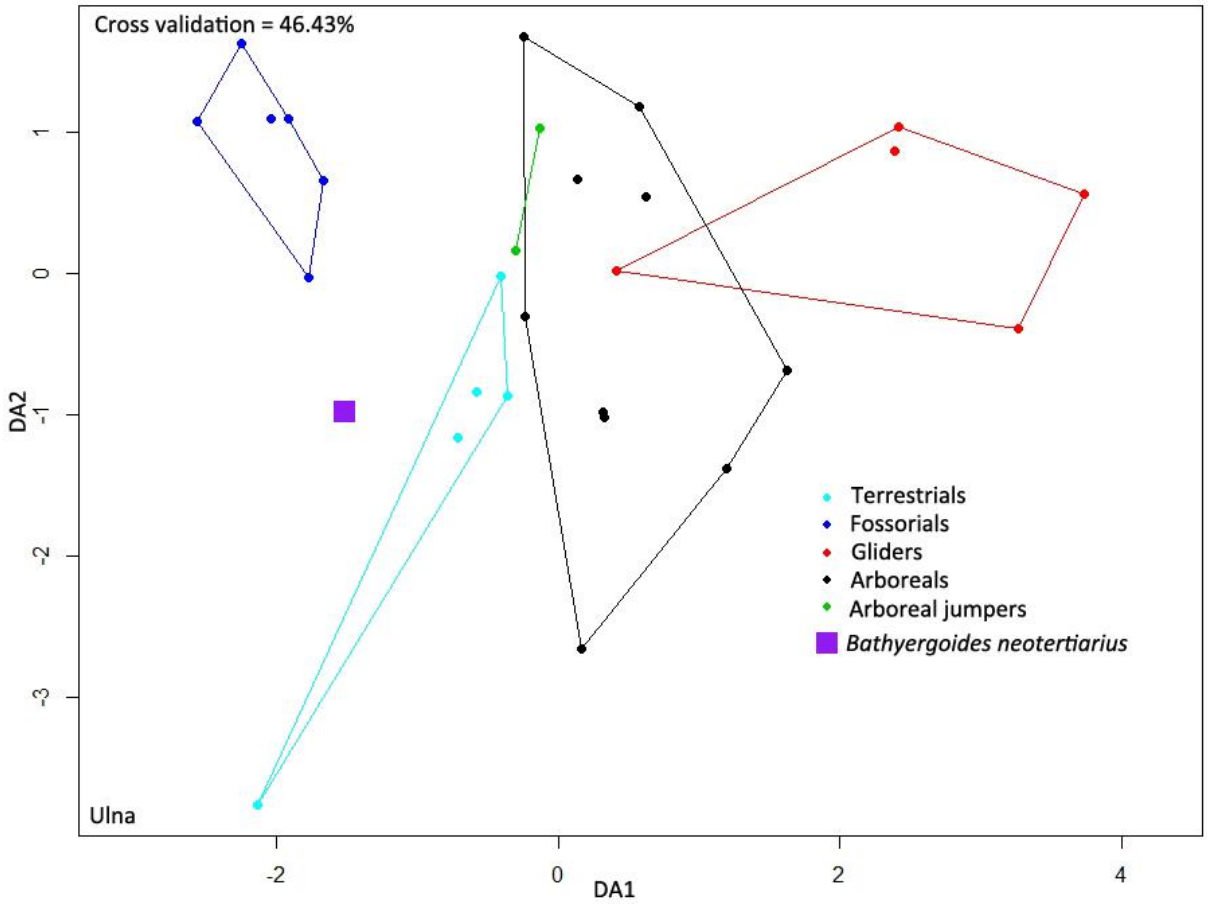


Figure II.2.14: PFDA realized with the complete ulna morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Bathyergoides neotertiarius*.

Table II.2.18: Posterior predictions based on the complete ulna of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Bathyergoides	0.3169376	0.0002276103	0.01923406	0.1919335	0.4716673

The extant model for the predictions based on the proximal ulna shows a cross validation percentage of 50% (Figure II.2.15), with an optimal lambda value of 0.28. The confusion matrix shows that all the arboreal, arboreal jumpers and fossorial species have been correctly predicted (Table II.2.19). Among five gliding species, one has been predicted as arboreal and another as arboreal jumper. Finally, three out of five terrestrial species are placed within the arboreal locomotor group.

Table II.2.19: Confusion matrix of the PFDA model based on the proximal ulna of extant taxa predicting the locomotor modes.

Predicted	Arboreal	Arb. jumper	Fossorial	Glider	Terrestrial
Arboreal	10	2	0	1	3
Arb. jumper	0	0	0	1	0
Fossorial	0	0	6	0	0
Glider	0	0	0	3	0
Terrestrial	0	0	0	0	2

All the locomotor groups are well separated by the DA1 axis, except for the arboreal jumpers which overlap the arboreal morphospace. The terrestrial morphospace occupies a long range of DA2 values, because of two species present in the extreme positive (*Beamys hindei*) and negative poles (*Thryonomys swinderianus*). The majority of the gliding species is present at the extreme positive pole of the DA1 axis, except for the species *Idiurus macrotis* which reaches the extreme positive value of DA2, extending the gliders morphospace. The fossorial species represent the extreme negative pole of the DA1 axis, and the arboreals are present between the terrestrial and glider locomotor groups (Figure II.2.15).

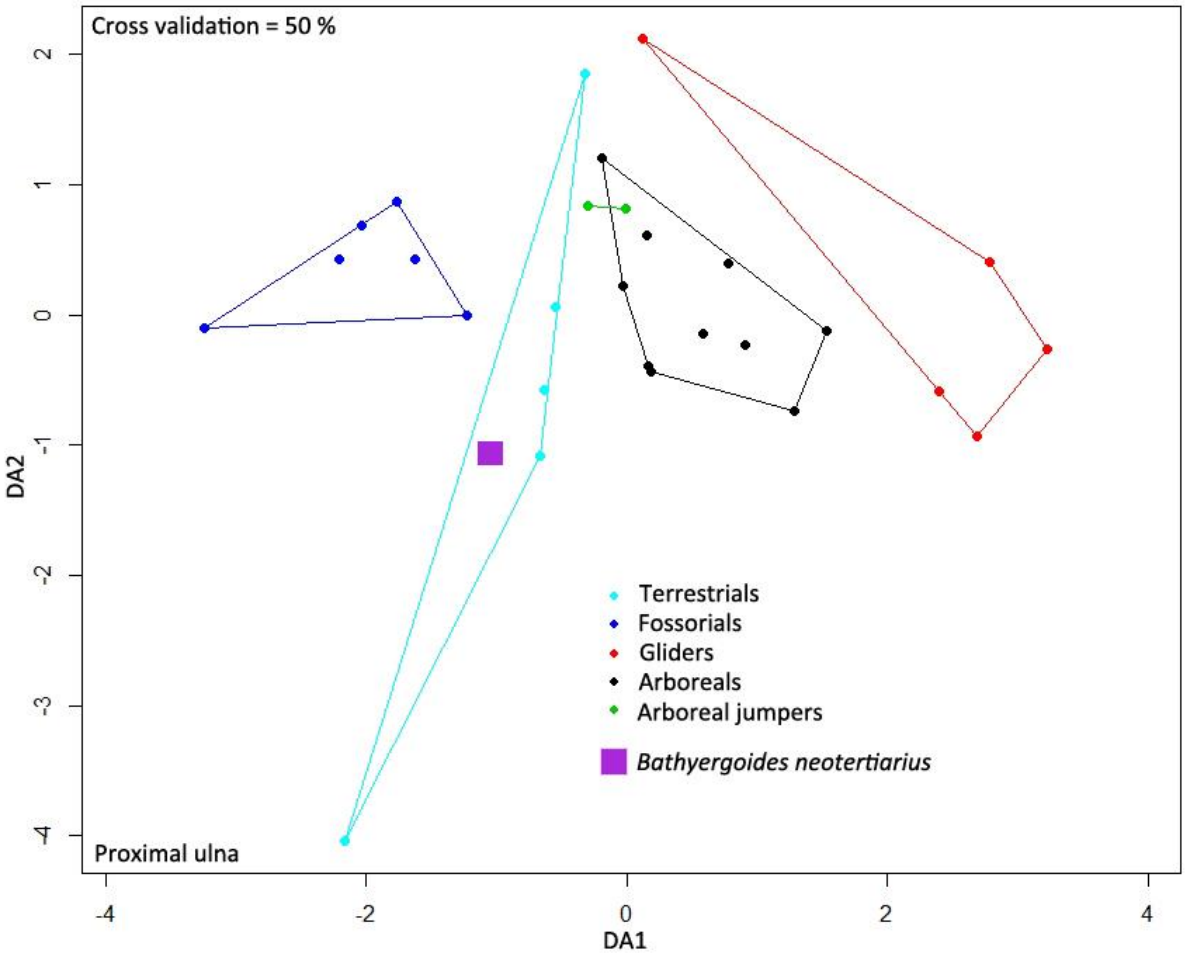


Figure II.2.15*:* PFDA realized with the proximal ulna morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Bathyergoides neotertiarius*.

The fossil species *Bathyergoides neotertiarius* plots within the terrestrial morphospace, with a posterior prediction of 0.49 (Figure II.2.15, Table II.2.20).

Table II.2.20*:* Posterior predictions based on the proximal ulna of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Bathyergoides	0.27261065	0.002057869	0.02767361	0.2059859783	0.491671890

4. Phylogenetic Flexible Discriminant Analyses and geometric morphometrics

The model for the extant species based on the complete humerus has a cross validation percentage of 90%, with an optimal lambda value of 0 (Figure II.2.16). This lambda result

shows that no phylogenetic signal is present on the dataset allowing the creation of the different morphospaces. This validation ratio is reached with the seven first principal components of the PCA (Table II.2.21).

Table II.2.21: Principal component of the PCA used for the PFDA model based on the complete humeral morphology.

PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11
75.00	90.00	90.00	90.00	80.00	80.00
PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17
70.00	55.00	55.00	35.00	35.00	15.00

The different morphospaces are very well discriminated, with the DA1 axis separating almost all the locomotor groups, except for the terrestrials from the arboreal jumpers (Figure II.2.16). However, these groups are separated by the DA2 axis, which strongly discriminates the arboreal jumpers from all the other morphospaces, the gliders and fossorials from the arboreals and terrestrials as well. The gliders are present in the more negative pole of the DA1 axis and the more positive one of DA2, with *Anomalurus jacksoni* representing the extreme positive value of the DA2 axis and the most negative value of DA1. The most positive pole of DA1 is reached by the fossorial morphospace, with the species *Cryptomys hottentotus* having the most extreme positive value of DA1 and DA2 axis. The arboreal jumpers are present at the most negative pole of DA2, with *Galago senegalensis* at the extreme negative value. The terrestrials and arboreals are at intermediate values of the DA1 and DA2 axis (Figure II.2.16).

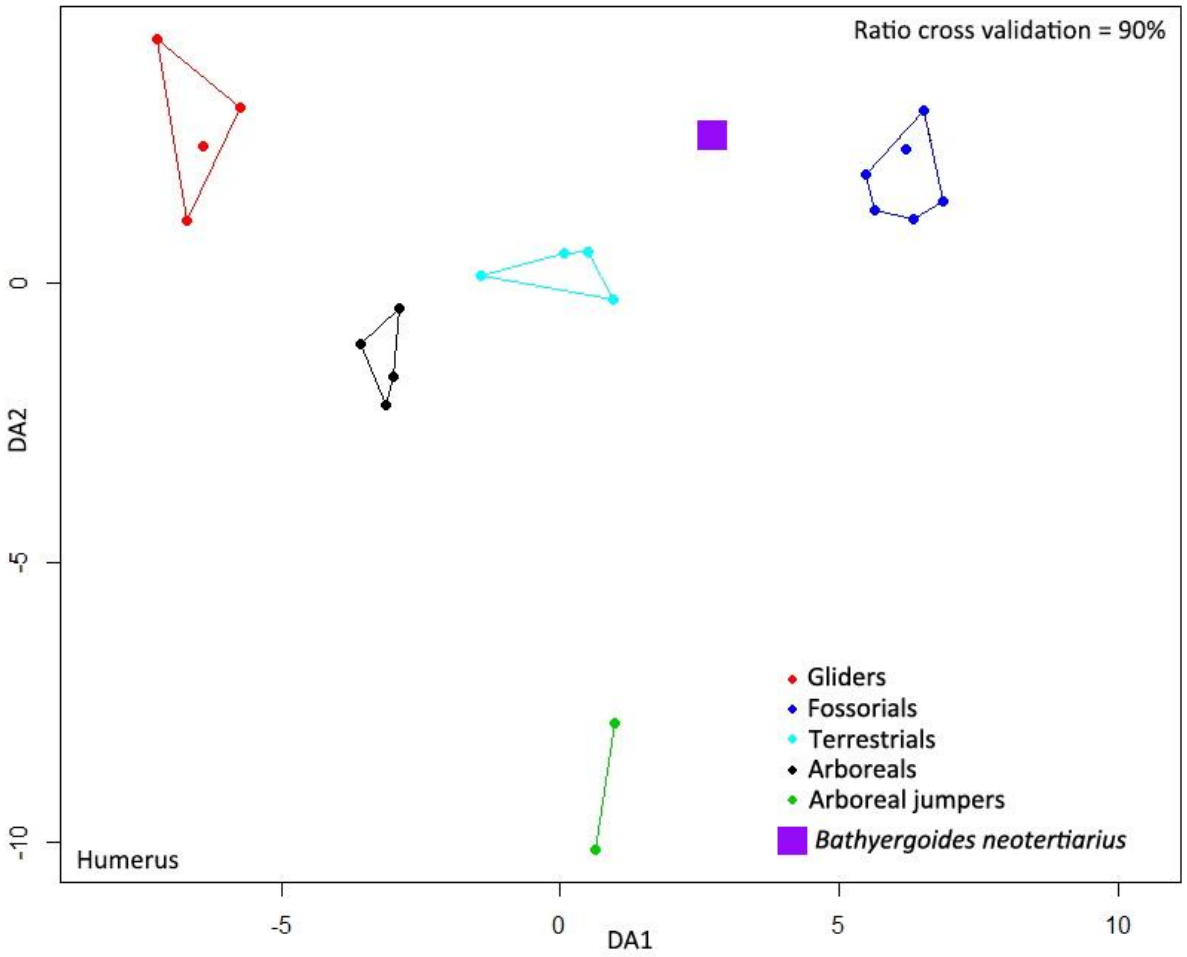


Figure II.2.16: PFDA realized with the humerus morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Bathyergoides neotertiarius*.

The species *Bathyergoides neotertiarius* is closer to the center of the fossorial morphospace, between this locomotor group and the terrestrial one (Figure II.2.16). The posterior predictions classify this fossil species as a fossorial rodent (0.99) (Table II.2.22).

Table II.2.22: Posterior predictions based on the complete humerus of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Bathyergoides	1.0555e-09	1.1928e-16	6.3858e-29	9.99990e-01	1.036147e-06

Concerning the PFDA done on the distal humerus, the validity percentage of the model based on extant rodents is 80% (Figure II.2.17), with an optimal lambda value of 0. This ratio

is reached with the seven first axes of the analysis (Table II.2.23). As in the PFDA based on complete humerus, no phylogenetic signal discriminates the morphospaces.

Table II.2.23: Principal component of the PCA used for the PFDA model based on the distal humeral morphology.

PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11
75.00	80.00	70.00	65.00	65.00	75.00
PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17
55.00	55.00	45.00	30.00	30.00	15.00

The different morphospaces are well discriminated on the DA1 and DA2 axes (Figure II.2.17). The DA1 separates the arboreal, arboreal jumper and glider morphospaces from the terrestrial and fossorial ones, the three former being at the negative pole of the DA1. The extreme positive pole represents the fossorial taxa with the highest positive value characterising the species *Cryptomys damarensis*. The DA2 separates the arboreal and terrestrial taxa from the three other morphospaces. The extreme negative value is given by the species *Cricetomys gambianus*, while the extreme positive one represents the fossorial species *Heliophobius argenteocinereus*.

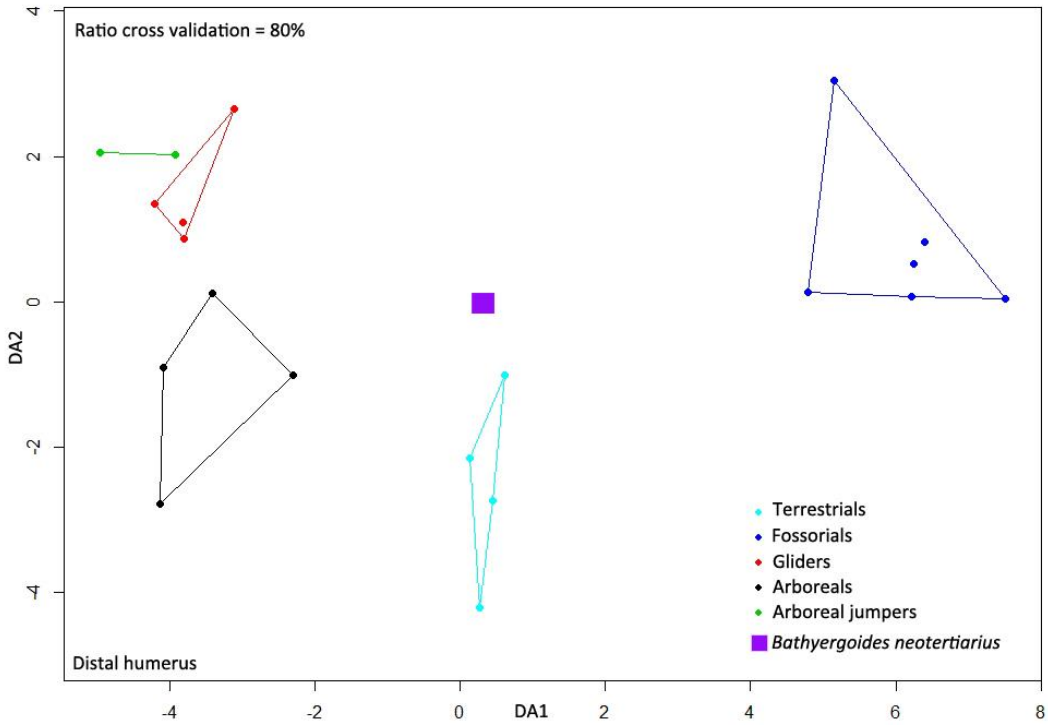


Figure II.2.17: PFDA realized with the distal humerus morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Bathyergoides neotertiarius*.

In the diagram, the fossil species *Bathyergoides neotertiarius* is closer to the terrestrial morphospace (Figure II.2.17). The posterior prediction indicates a terrestrial lifestyle for this Miocene species (0.99), which is different from the previous prediction based on the complete humerus (Table II.2.24).

Table II.2.24: Posterior predictions based on the distal humerus of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Bathyergoides	9.1873e-05	1.0743e-05	3.8427e-10	5.4248e-04	9.9935e-01

IV. Discussion

All the analyses with the exception of those concerning the distal epiphysis of the humerus predict the fossil species *Bathyergoides neotertiarius* as a terrestrial or fossorial taxon. The predictions for these two locomotor categories are not surprising, the fossorial species sharing similar characteristics with the terrestrial ones (Jenkins, 1974). The precise morphology of the fossil specimen and its implication in terms of locomotor adaptations will be discussed below. The arboreal and arboreal jumper predictions have been established with the measurements-based LDA and PFDA. The specimen LT 200'98, predicted as arboreal, shows a distal humerus with a high trochlea and a strongly medially projected *epicondylus medialis*, increasing the width of the distal epiphysis (Figure II.2.18). These characteristics are also present in the arboreals, which might be the reason for such classification. Furthermore, when we look at the LD1, LD2 and LD3 axis, we remark that the fossorial, arboreal and arboreal jumper morphospaces are close to each other. Thus, the predictions of the specimens LT 200'98 and GT 50'06 as arboreal and arboreal jumper respectively is not surprising. Even if the locomotor groups are discriminated, the morphology of the fossil species could have been different from the extant species of rodents, and positioned outside the dedicated morphospace, especially if some characteristics are found in several categories. Thus, it is necessary to be cautious with the different interpretations made in such cases.

Locomotor adaptations of the humerus

All the locomotor analyses based on the complete humerus of the specimen GT 50'06 categorise the species *Bathyergoides neotertiarius* as a fossorial taxon, with relatively high cross validation percentages, even reaching 100% for the geometric morphometric study. The differentiation of the locomotor groups is principally due to the robustness of the bone, at the strongest level for fossorial taxa. The proximal epiphysis is the widest for this locomotor group, as is the distal epiphysis which shows a rounded lateral border formed by a well-developed lateral crest. This morphology is present in the fossorial species digging burrows and pushing soil particles rearward during burrow construction. Indeed, it permits a high resistance to stress and forces which are imposed by the burrowing (Hildebrand, 1985). The morphology of GT 50'06 reflects these adaptations, and its categorisation as a fossorial species in our studies reinforces this locomotor mode. Furthermore, it supports the assumptions made by Bento Da Costa and Senut (in press) from the morphological comparison of the specimen with extant species such as *Cricetomys gambianus*, a semi-fossorial rodent using the scratch-digging strategy, and fossorial rodent genera such as *Tachyoryctes* and *Bathyergus* which are good burrowers (Elissamburu & De Santis, 2011 ; Happold *et al*., 2013). Concerning the distal epiphysis, the geometric morphometric analyses classified *Bathyergoides neotertiarius* as a terrestrial taxon. As for the fossorials, the terrestrial species have an ovoid capitulum but the trochlea is shorter in some of them. Furthermore, this locomotor group displays a higher trochlea than the fossorials, which in turn have a higher trochlea than the arboreal taxa. In the terrestrial species, the increase of the height of the trochlear surface allows a better stability for the restriction of the movements in the parasagittal plane (Janis & Martin-Serra, 2020). Despite differences in the predicted locomotor mode, the morphology of the specimen GT 50'06 studied in our analyses is consistent with what is found in the literature, and coherent with both locomotor groups. Indeed, the movements of the fossorial taxa in their burrow or at the surface for the semi-fossorial extant species involve a significant stability in the forelimb, implying the development of the trochlea (Jenkins, 1974). The *epicondylus medialis* is well developed in all the locomotor groups, but it is the longest in the arboreal taxa. It is the insertion for the hand flexor, an important muscle for grasping and supporting the weight of the body during arboreal locomotion (Argot, 2001; Szalay & Sargis, 2001). Furthermore, it plays an important role in the manipulation of the substrate, hence the development of the

epicondylus medialis in fossorial and some terrestrial species (Taylor, 1974; Argot, 2001). For example, *Cricetomys gambianus*, which is considered to be a terrestrial species, is able to climb and dig burrows, and shows a well-developed *epicondylus medialis* (Happold *et al.* 2013). A well-developed structure in *Bathyergoides neotertiarius* is not inconsistent with a terrestrial prediction, this locomotor category being similar to that of the fossorials in the analysis. Finally, the fossorial species have the most robust distal epiphysis, followed by the terrestrials and then by the arboreals. The specimen GT 50'06 share this robustness in its distal epiphysis, reinforcing the locomotor attribution of the Miocene species.

Apart from the interpretation of common locomotor adaptations between the terrestrial and fossorial species, the difference in locomotor categories between the analysis of the complete humerus and that of the distal ends highlights a possible variation in the information supported by the structure. Indeed, the terrestrial locomotor adaptations could be principally expressed in the distal end of the bone. The fossorial adaptation being close to the terrestrial one, this category can be identified from the combination of the characteristics of the humerus as a whole. This hypothesis highlights the importance of the analysis of a complete structure instead of a fragmentary material, even if it is possible to obtain locomotor information from a partial bone.

Locomotor adaptations of the ulna

The measurement-based models established with the LDA and PFDA for the complete ulnae and proximal ulnae predict the species *Bathyergoides neotertiarius* as a terrestrial taxon. The validity percentages are higher for the non-phylogenetic analysis ($CV_{complete\ ulna}$= 77.58%, $CV_{proximal\ ulna}$ = 81.03%) that the PFDA, which reaches 50% for the proximal ulna (46.43% for the complete structure). Although the low validity ratio, all the analyses allow a good discrimination of the locomotor groups characterized by a distinct morphology.

There are not a lot of supplementary characteristics between the complete ulna and the ulnar proximal end in our analyses. The clear distinction between the different locomotor groups is at the level of the proportions. The fossorial and terrestrial taxa possess a longer olecranon process and a shorter body of the ulna than the gliders, arboreals and arboreal jumpers. *Bathyergoides neotertiarius* exhibits this morphology, with a well-developed olecranon process. The terrestrial morphology is intermediate between the fossorials and the

gliders, closer to the former group. A long and narrow olecranon process allows an increase of the power of retraction for the forelimb, useful for diggers pushing the soil particles during the construction of the burrows but also for terrestrial taxa in order to increase the power of the lever arm (Jarvis and Sale, 1971; Hildebrand, 1985; Argot, 2001; Szalay & Sargis, 2001; Janis & Martin-Serra, 2020). The fossils analysed could have a less developed olecranon process than the extant fossorial species which classify them within the terrestrial locomotor category. However, the morphology could differ between the extant and Miocene species, maybe including a bias in the locomotor information. Moreover, the terrestrial species present an intermediate morphology between the arboreals including the jumpers and the gliders, and the fossorial taxa, always at the same side of the LDA and PFDA. So, it is plausible to find a terrestrial adaptation in the fossil species *Bathyergoides neotertiarius*, even if it has been predicted as fossorial with the analysis of its humerus. The shaft of the fossorials is wider, more robust than those of the gliders, with a decreasing gradient from the "fossorials" to "terrestrials"and to "arboreals" including the jumpers and "gliders". Finally, the aperture of the *incisura trochlearis* is shorter in the fossorials than the other groups, the terrestrials and arboreals including the jumper having an intermediate one, the longest characterizing the gliders. This structure in concave and deep in the terrestrial as well, allowing the stability of the joint during the para-sagittal movement (Szalay & Sargis, 2001; Janis & Martin-Serra, 2020). This conformation is present in the fossil species *Bathyergoides neotertiarius*, highlighting a strong maintenance of the limb. Furthermore, a character that has not been taken into account is the *incisura radialis* position, which is more lateral in the fossorial and terrestrial extant species, morphology seen in the fossil specimens. This reinforces the locomotor attribution of the fossil species, included in the terrestrial category but showing several adaptations to fossoriality.

V. Conclusions

The locomotor analyses carried out on the Miocene species *Bathyergoides neotertiarius* predict several locomotor modes showing common adaptations in its forelimb. Indeed, the terrestrial and fossorial taxa share the development of similar characteristics such as the development of the *epicondylus medialis*, a higher trochlea for the stability of movements, a well-developed olecranon process of the ulna and similar proportions between the body of

the ulna and the olecranon process. These predictions reinforce the previous studies realised on the partial skeleton of this species by Bento Da Costa & Senut (in press), suggesting the hypothesis of a fossorial locomotor mode. Even if terrestriality is highlighted by the analysis of the complete and proximal ulnae, the fossoriality demonstrated by the humerus indicates fossorial behaviour in the Miocene species, the characteristics of extant diggers remaining clear. However, the categorisation of the distal humerus as arboreal and arboreal jumper raises the question of the use of fragmentary bones for locomotor predictions, in particular the use of raw measurements for such analyses. Nevertheless, the robustness of the model prediction constructed with the extant species reveals a good discrimination in the different morphologies adapted to a particular lifestyle. It could be interesting to investigate other features in the extant species in order to improve the precision of the morphology taken into account, such as the muscle insertions and curvature of the structures. Then, other analysis such as 3D geometric morphometric and outline analysis could shed some light on the fossorial/terrestrial hypothesis emphasised by the fossil species *Bathyergoides neotertiarius*.

Chapitre 3 : Prédiction du comportement locomoteur chez les rongeurs anomaluroïdes *Paranomalurus bishopi* (Lavocat, 1973), *Paranomalurus walkeri* (Lavocat, 1973) et *Nonanomalurus soniae* (Lavocat, 1973)

Cette partie concerne les rongeurs anomaluroïdes des sites de Napak, représentés par les espèces *Paranomalurus bishopi*, *Paranomalurus walkeri* et *Nonanomalurus soniae*. De même que pour les chapitres précédents, cette partie sera présentée en anglais, dans l'optique d'une publication dans la revue *Journal of Morphology*. Différentes structures ont été prises en compte dans l'analyse en fonction du matériel disponible : l'humérus, l'ulna et le fémur pour *Paranomalurus bishopi*, le fémur pour *Paranomalurus walkeri* et l'humérus, l'ulna et le fémur pour *Nonanomalurus soniae*. Les méthodes statistiques utilisées sont les mêmes que celles présentées dans le chapitre 2, partie 2, et ne seront donc pas détaillées ci-après.

Auteurs : Laura Bento Da Costa et Brigitte Senut.

I. Introdution

Well-established in the Lower Miocene of Napak (Uganda), the anomaluroid rodents are represented by dental and postcranial material which have not yet been studied through morphometric analysis. At this epoch, this group is divided into two families, the Anomaluridae Gervais 1849 (*Paranomalurus bishopi* and *Paranomalurus walkeri*), and the Nonanomaluridae Pickford *et al.* 2013, represented by *Nonanomalurus soniae*, closely related to the first family on the basis of its dental features (Lavocat, 1973; Pickford *et al.*, 2013). Today, the anomaluroid rodents are present in Africa, represented by three genera, *Anomalurus*, *Idiurus* and *Zenkerella*. All the species of this family developed skeletal adaptations to arboreal lifestyle, being more specialized for *Anomalurus* and *Idiurus* which share gliding features linked to the development of their patagium (Julliot *et al.*, 1998; Happold *et al.*, 2013; Fabre *et al.*, 2018). The morphological descriptions of the Miocene anomaluroid rodents highlight similarities between this extant family and the fossil species. Thus, quantitative analyses have to be done in order to reveal the common adaptations between extant arboreal species including gliders and the Miocene ones, which may throw light on the locomotor behavior of the extinct taxa. Here, we use discriminant analyses applied

to measurements and geometric morphometrics (Linear Discriminant analysis and Phylogenetical Flexible Discriminant Analysis) in order to test the hypothesis of an arboreal locomotion in *Paranomalurus bishopi*, *Paranomalurus walkeri* and *Nonanomalurus soniae*. The comparison between methods will yield different information sources, taking into account various parameters allowing the discrimination between locomotor modes.

II. Materials and methods

1. Institutionnal abbreviations

MNHN: Museum National d'Histoire Naturelle (Paris), RMCA: Royal Museum of Central Africa (Tervuren, Belgium, Africa Museum today), TM: Transvaal Museum (Pretoria, South Africa; today: Ditsong Museum of Natural History), NAP: Napak.

2. Materials and methods

Data acquisition of the linear measurements

Three bones have been used for the statistical analyses: the humerus, the proximal ulna and the femur. For the humerus, the complete bone and the distal end have been analysed in separate studies; and for the femur, the entire bone and the proximal end have been included in the LDA and PFDA. The list of the taxa and their associated locomotor behaviours are presented in the table II.3.1.

Table II.3.1: List of the species used in this study and their associated locomotor behaviours (Viljoen, 1978; Shepherd & Shepherd, 2012; Happold *et al.*, 2013; Kingdon, 2015).

Taxonomy	**Species**	**Locomotor behaviour**	**n humerus**	**n ulna**	**n femur**
Rodentia					
Nesomyidae	*Cricetomys gambianus*	Terrestrial	1	1	1
	Cricetomys emini	Terrestrial	2	2	2
	Beamys hindei	Terrestrial	1	1	1
Thryonomyidae	*Thryonomys swinderianus*	Terrestrial	7	7	7
Sciuridae	*Xerus erythropus*	Terrestrial	2	2	2
	Protoxerus stangeri	Arboreal	4	4	4
	Ratufa affinis	Arboreal	1	1	1
	Ratufa indica	Arboreal	1	1	1
	Sciurus carolinensis	Arboreal	1	1	1

	Sciurus vulgaris	Arboreal	2	2	2
	Petaurista petaurista	Glider	1	1	1
	Petaurista philippensis	Glider	1	1	1
Anomaluridae	*Anomalurus jacksoni*	Glider	2	3	3
	Anomalurus derbianus	Glider	1	1	1
	Anomalurus sp.	Glider	2	2	2
	Idiurus macrotis	Glider	1	1	2
Bathyergidae	*Cryptomys damarensis*	Fossorial	2	2	1
	Cryptomys hottentotus	Fossorial	2	2	2
	Cryptomys mellandi	Fossorial	1	1	1
	Bathyergus janetta	Fossorial	1	1	1
	Heliophobius argenteocinereus	Fossorial	2	2	2
Spalacidae	*Tachyoryctes splendens*	Fossorial	2	2	2
Primates					
Galagidae	*Galago senegalensis*	Arboreal/jumper	4	4	3
	Galago alleni	Arboreal/jumper	1	1	1
Lorisidae	*Nycticebus pygmaeus*	Arboreal	2	2	2
	Nycticebus bengalensis	Arboreal	2	2	2
Cheirogaleidae	*Cheirogaleus milii*	Arboreal	2	2	2
Cebidae	*Leontopithecus rosalia*	Arboreal	3	3	3
	Saguinus midas	Arboreal	3	3	3

Six rodent families are represented in the analysis of the humerus and ulnae, including 40 specimens for the humerus and 41 for the proximal ulnae (Table II.3.1): Anomaluridae ($n_{humerus}$=6, n_{ulna}=7, 4 species), Sciuridae (n=13, 8 species), Thryonomyidae (n=7, 1 species), Nesomyidae (n=4, 3 species), Spalacidae (n=2, 1 species) and Bathyergidae (n=8, 5 species). The specimens come from MNHN, the RMCA and the Ditsong Museum (Pretoria, South Africa).

Concerning the primates, four families are represented in the data set (Table II.3.1), curated at the MNHN: Galagidae (n=5, 2 species), Lorisidae (n=4, 2 species), Cheirogaleidae (n=2, 1 species) and Cebidae (n=6, 2 species), for both structures.

The complete bones belong to a partial skeleton of *Nonanomalurus soniae* (NAP XV 170'07) coming from the Lower Miocene site Napak XV. The humerus and the femur have been used for the measurement-based LDA and PFDA.

For the fragmentary material, one specimen of *Paranomalurus bishopi* has been used in the analysis of the distal humerus (NAP XV 113'07). Three proximal ulnae have been included

belonging to this species (NAP IV 185'11, NAP V 51'08 and NAP XV 64'12), and two of *Nonanomalurus soniae* (NAP IV 21'17 and NAP XV 170'07). Proximal femora, NAP XV 170'07 (*Nonanomalurus soniae*), NAP XV 99'09 (*Paranomalurus walkeri*) and NAP XV 152'12 (*Paranomalurus bishopi*) have been separately analysed.

Eleven variables have been measured on the humerus: the total length of the humerus (HL), the length and width of the humeral head (HHL and HHW), the width of the proximal epiphysis (PEW), the width of the diaphysis (DW), the width of the distal epiphysis (DEW), the width of the internal epicondyle (IEW), the length of the capitulum (CL), the height of the capitulum (CH), the length of the trochlea (TL) and the height of the trochlea (TH) (Figure II.3.1). The seven latter variables have been selected for the distal humerus analyses.

Concerning the ulna, seven variables have been used: the total length (UL), the length of the ulna under the *incisura trochlearis* (UITL), the width of the diaphysis (DUW), the length of the olecranon process (OPL), the width of the olecranon process (OPW), the length of the *incisura trochlearis* (ITL) and the central width of the *incisura trochlearis* (ITW) (Figure II.3.1). The five latter variables have been used for the proximal ulnae analyses.

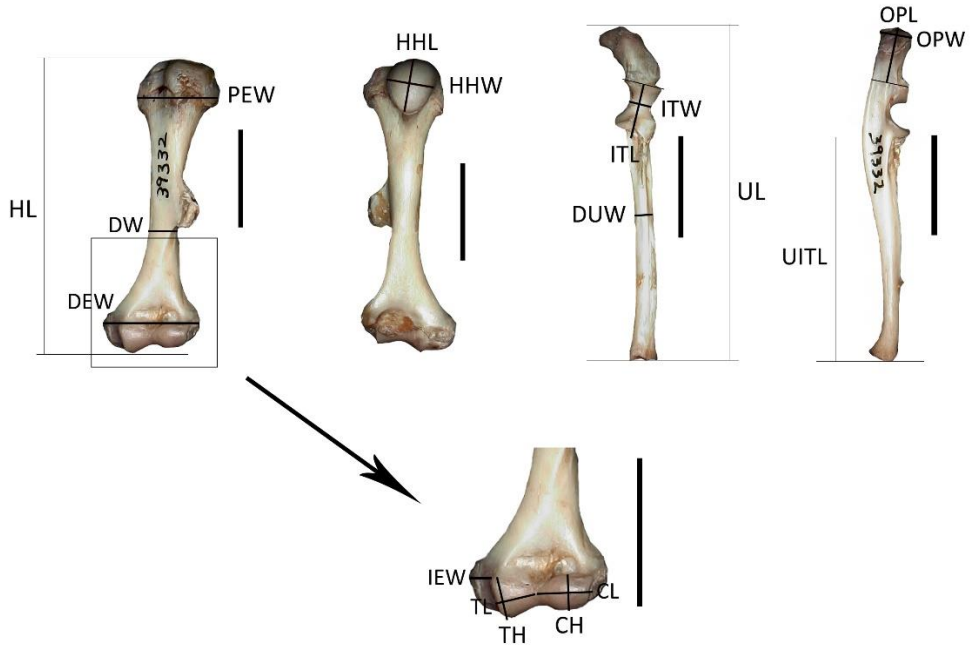


Figure II.3.1: Measurements taken on the humerus and the ulna of the extant and extinct specimens of rodents and primates for the LDA. Specimen TM 39332 - *Bathyergus janetta* (Scale = 1cm).

Eleven variables have been measured for the analysis of the complete femur and its distal epiphysis: the total length of the femur (FTL), the width of the proximal epiphysis (FPEW), the

width of the distal epiphysis (FDEW), the length of the femoral head (FHL), the width of the femoral head (FHW), the length of the neck (NFL), the width of the neck (NFW), the length of the great trochanter (GTL), the width of the great trochanter (GTW), the length of the third trochanter (TTL) and the width of the third trochanter (TTW) (Figure II.3.2). All the variables have been chosen for their presence in the fossil material.

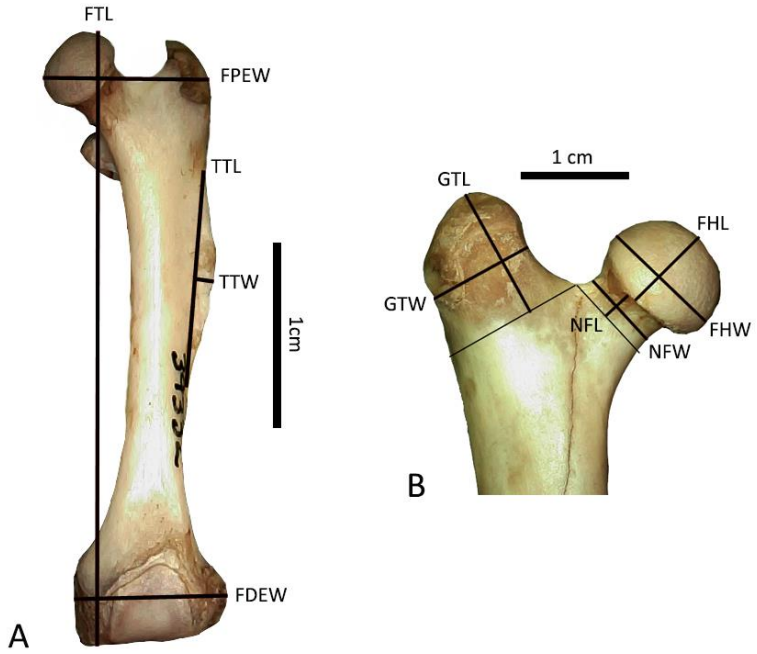


Figure II.3.2: Measurements taken on the femurs of the extinct and extant specimens of rodents and primates for the LDA. A - Specimen TM 39332 - *Bathyergus janetta*, B – Specimen AZ 1140, *Thryonomys swinderianus* (Scale = 1cm).

Data acquisition for the geometric morphometry

Only the humerus has been used for the geometric morphometrics analysis. Two analyses have been made, one with the complete bone, and another only with the distal humerus, in order to look at the possibility to infer a locomotor mode to fragmentary fossil material. The list of the taxa and their locomotor behaviours are presented in the table II.3.2.

Table II.3.2: List of the species used in geometric morphometry and their associated locomotor behaviours (Viljoen, 1978; Shepherd & Shepherd, 2012; Happold *et al.*, 2013; Kingdon, 2015).

Family	Species	Locomotor behaviour	n humerus
Rodents			
Nesomyidae	*Cricetomys gambianus*	Terrestrial	1

	Cricetomys emini	Terrestrial	2
	Beamys hindei	Terrestrial	1
Thryonomyidae	*Thryonomys swinderianus*	Terrestrial	7
Sciuridae	*Protoxerus stangeri*	Arboreal	4
	Ratufa affinis	Arboreal	1
	Petaurista petaurista	Glider	1
Anomaluridae	*Anomalurus jacksoni*	Glider	2
	Anomalurus derbianus	Glider	1
	Anomalurus sp.	Glider	2
	Idiurus macrotis	Glider	1
Bathyergidae	*Cryptomys damarensis*	Fossorial	2
	Cryptomys hottentotus	Fossorial	2
	Cryptomys mellandi	Fossorial	1
	Bathyergus janetta	Fossorial	1
	Heliophobius argenteocinereus	Fossorial	2
Spalacidae	*Tachyoryctes splendens*	Fossorial	2
Primates			
Galagidae	*Galago senegalensis*	Arboreal/jumper	4
	Galago alleni	Arboreal/jumper	1
Lorisidae	*Nycticebus pygmaeus*	Arboreal	2
	Nycticebus bengalensis	Arboreal	2

The extant specimens are the same for both analyses. Six families have been used, including Nesomyidae (n=4), Thryonomyidae (n=7), Sciuridae (n=6), Anomaluridae (n=6), Bathyergidae (n=8) and Spalacidae (n=2). The detailed list is presented in table II.3.2.

The analysis has been done with the complete humerus of the partial skeleton of *Nonanomalurus soniae* (NAP XV 170'07). Concerning the distal humerus, only one specimen of *Paranomalurus bishopi* has been analysed (NAP XV 113'07) coming from Napak XV.

Five curves have been generated on the complete humerus in anterior view. We used semi-landmarks (sliding landmarks) to represent the shape of the proximal epiphysis (1 curve of 40 equidistant semi-landmarks), the sides of the epicondyles (medial and lateral; 25 and 15 equidistant semi-landmarks respectively) and the curvatures of the capitulum/trochlea complex (two curves of 25 equidistant semi-landmarks) (Figure II.3.3).

Figure II.3.3: Position of the curves on the complete humerus, Specimen XV 170'07- *Nonanomalurus soniae* (Scale = 1 cm).

The top of the curve representing the lateral border has been chosen in the prolongation of the susepicondylar crest. Then, the top of the curve for the medial border is positioned at the same level of the proximal end of this structure.

Selection of the phylogenetic tree

The phylogenetic tree has been obtained with a compilation of different molecular phylogenies from the Timetree data base (Figure II.3.4) (Hedges *et al*., 2015; Kumar *et al*., 2017). The time of diversification of the taxa taken into account is given in estimates ages.

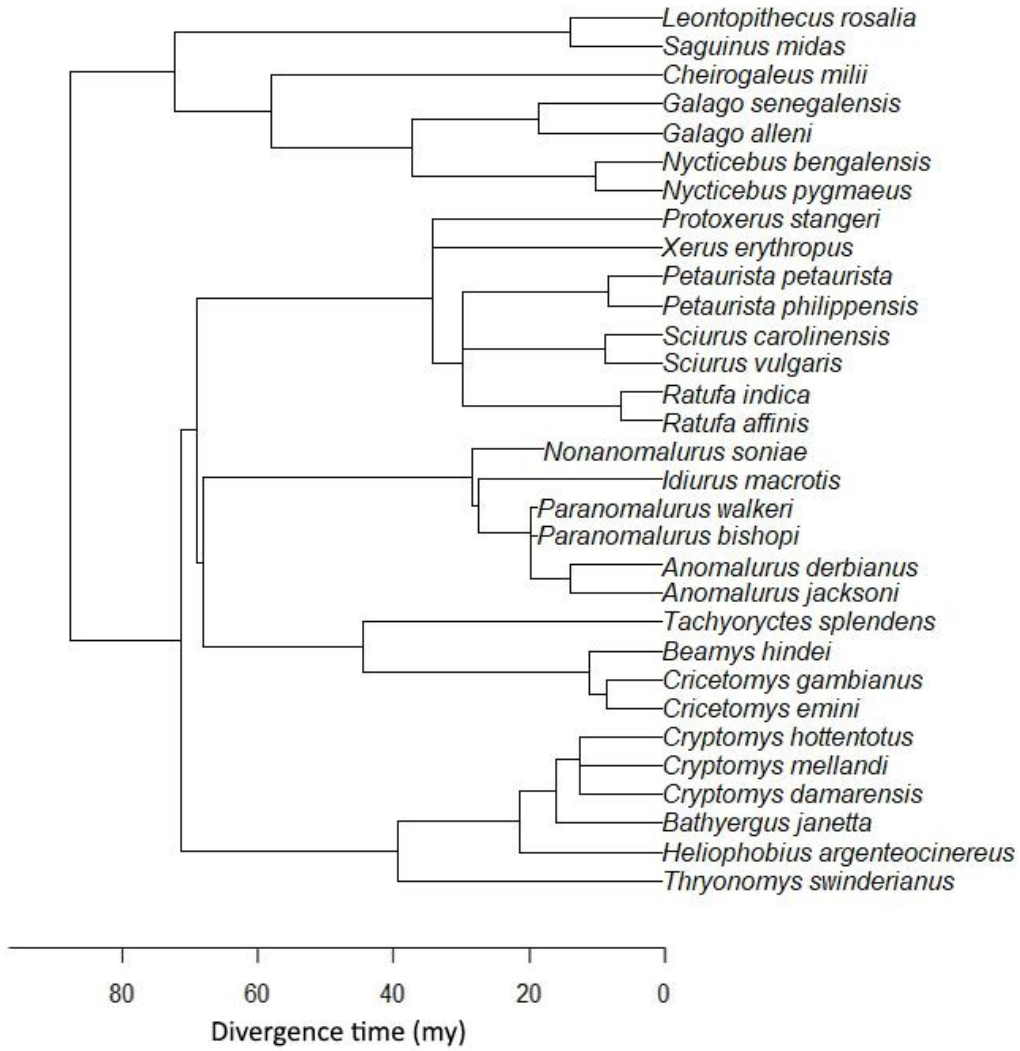


Figure II.3.4: Phylogeny of the rodents used in this study with the time of divergence between the different clades. (Hedges *et al.*, 2015; Kumar *et al.*, 2017).

Not all the species used for this study were represented in the available molecular database of the Timetree website. Thus, we chose to use the divergence time of the genus representing all the species of our dataset, in order to have a maximum number of taxa represented in the morphometric analysis. We thus make the assumption that the species of a genus should have a divergence time close to the one to which it belongs.

Concerning the placement of the fossil species *Paranomalurus bishopi* and *Paranomalurus walkeri*, Lavocat (1973) classified this species among the Anomaluridae, supported by the phylogeny of Marivaux *et al*., 2005, on the basis of its dental characteristics. The species *Nonanomalurus soniae* was included in *Paranomalurus* as *Paranomalurus soniae* by Lavocat, 1973, but the discovery of a partial skeleton of this species allowed to highlight a real

difference from the genus *Paranomalurus*, especially in the postcranial material. Thus, Pickford *et al*., 2013 created a new genus and new species *Nonanomalurus soniae*, which belongs to the new family of the Nonanomaluridae, close to the Anomaluridae.

III. Results

1. Linear Discriminant Analysis based on measurements

All the models based on the forelimb of the extant species have already been described in the previous chapters of this thesis (Chapters 2 and 3, part 3.1). Thus, they will not be detailed in this part but will be added to the publication.

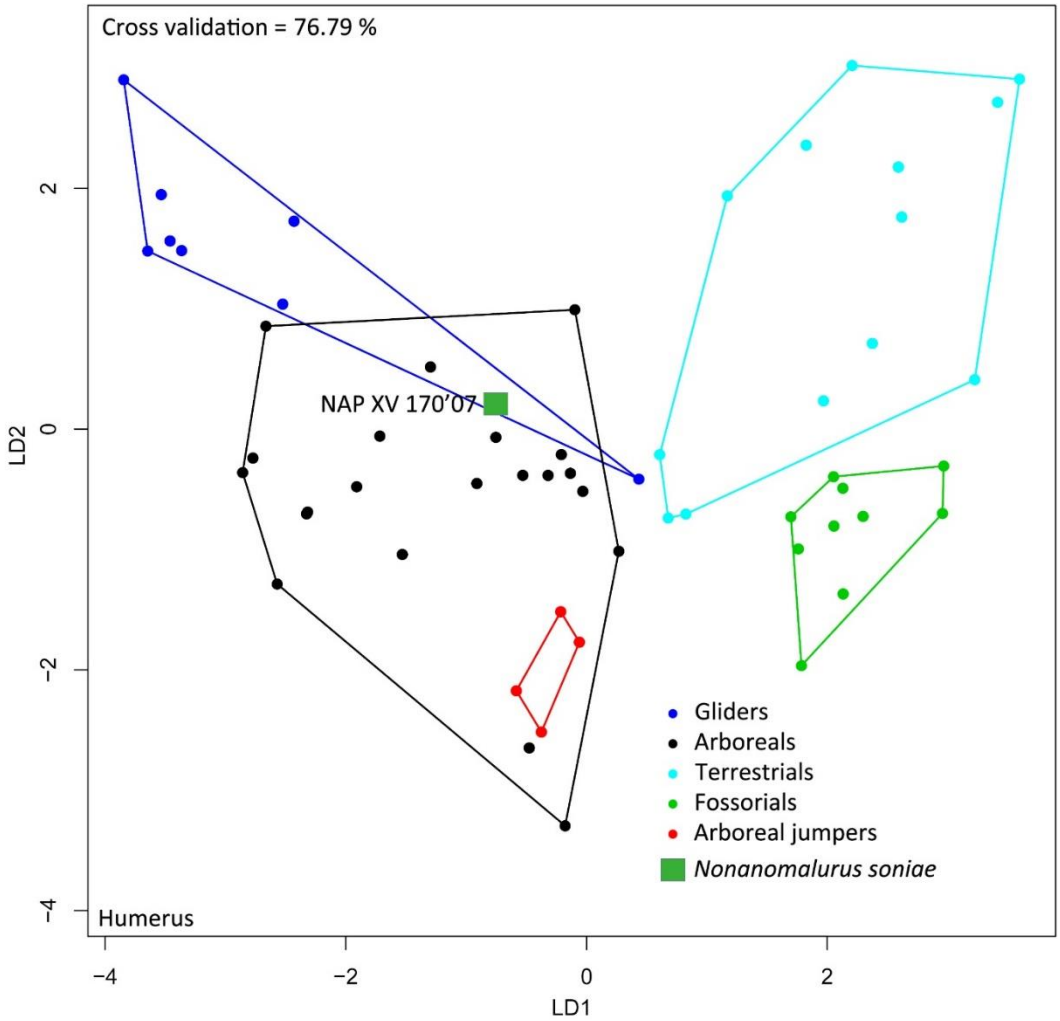


Figure II.3.5: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Nonanomalurus soniae* (complete humerus).

The complete humerus belonging to the specimen NAP XV 170'07 is predicted as arboreal (0.98) (Figure II.3.5, Table II.3.3). It is characterized by a higher but shorter capitulum than the

terrestrials and fossorials, but not as wide as the species having a gliding locomotor mode (with the exception of the species *Idiurus macrotis*). Furthermore, the proximal end is shorter than in the terrestrials and the fossorials, as its humeral head.

Table II.3.3: Posterior predictions based on the complete of the specimen NAP XV 170'07 *(Nonanomalurus soniae).*

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
NAP XV 170'07	0.98096	8.7517e-03	0.0026200	0.0016644	0.0060046

Concerning the distal humerus of *Paranomalurus bishopi*, it is predicted as arboreal (0.99) (Figure II.3.6, Table II.3.4).

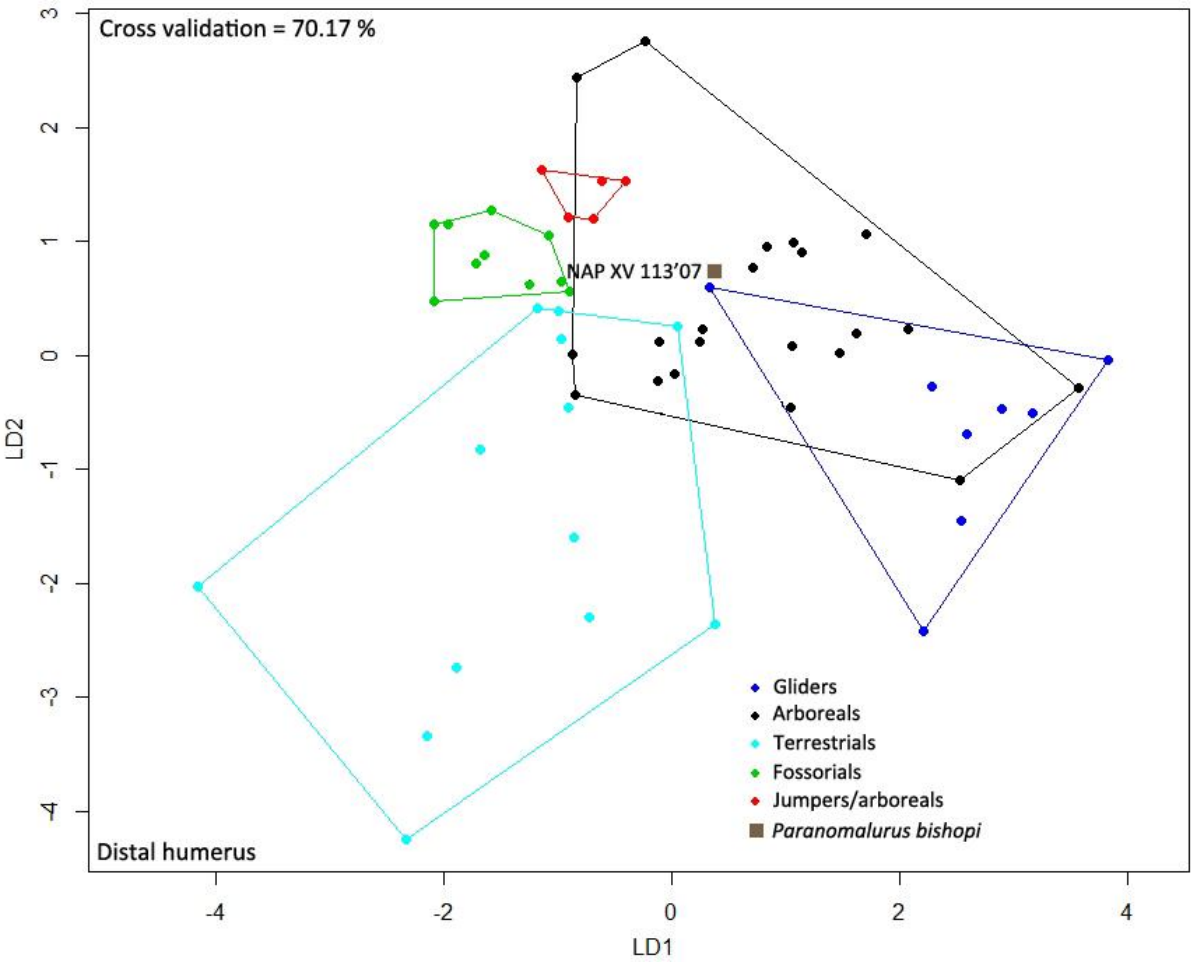


Figure II.3.6: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Paranomalurus bishopi* (distal humerus).

Its morphology is closed to those of *Nonanomalurus soniae*, with a capitulum higher but shorter than the terrestrial and fossorial species, an *epicondylus medialis* wider and a distal

epiphysis narrower than in these locomotor categories. Furthermore, its trochlea is longer but narrower.

Table II.3.4: Posterior predictions based on the complete of the specimen NAP XV 113'07 *(Paranomalurus bishopi).*

Specimens	Posterior predictions				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
NAP XV 113'07	9.9989e-01	7.3810e-05	8.9046e-08	6.9491e-09	4.0090e-05

The proximal ulnae of the species *Nonanomalurus soniae* and *Paranomalurus bishopi* are predicted as belonging to different locomotor categories. The specimens of *Nonanomalurus soniae* are predicted as arboreals (NAP IV 21'17=0.85, NAP XV 170'07=0.97), while those of *Paranomalurus bishopi* are positioned in the glider morphospace (NAP IV 185'11=0.99, NAP V 51'08=0.99 and NAP XV 64'12=0.80) (Figure II.3.7, Table II.3.5).

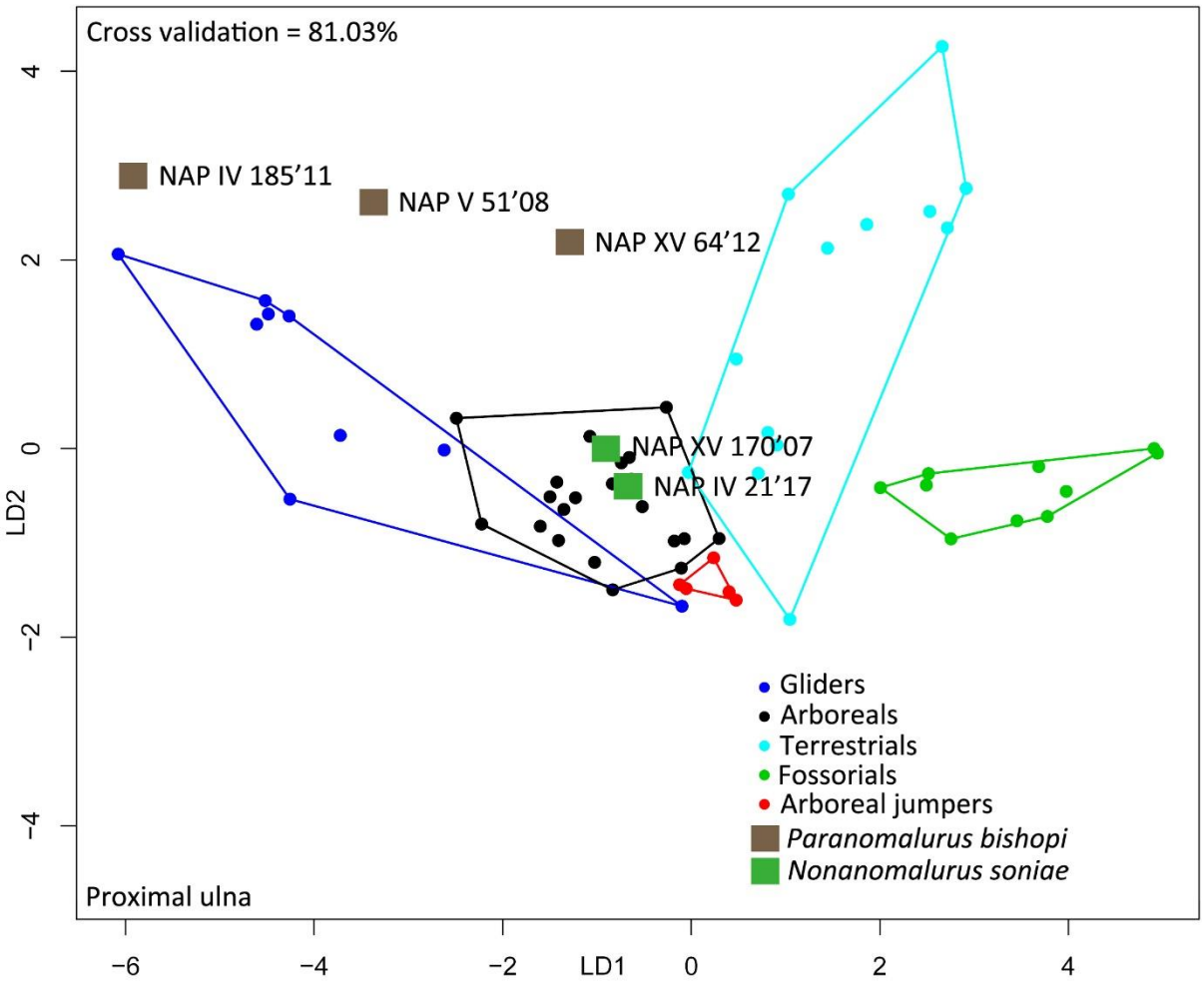


Figure II.3.7: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Paranomalurus bishopi and Nonanomalurus soniae* (proximal ulnae).

The principal characteristic of the gliders is the presence of a wide olecranon process, morphology that is present in the *Paranomalurus bishopi* specimens, which is in agreement with the close position of the specimens to the glider morphospace (Figure II.3.7). The *incisura trochlearis* is longer than in arboreal, arboreal jumper, terrestrial and fossorial species. The width of the shaft of the species *Paranomalurus bishopi* and *Nonanomalurus soniae* is greater than in the terrestrial and fossorial species.

Table II.3.5: Posterior predictions based on the proximal ulnae of *Paranomalurus bishopi* and *Nonanomalurus soniae*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
NAP IV 185'11	2.2287e-07	9.9999e-01	1.6659e-11	3.9624e-20	8.5097e-12
NAP V 51'08	6.1343e-04	9.9938e-01	5.1301e-07	8.0896e-12	5.1968e-06
NAP XV 64'12	1.4393e-01	7.9760e-01	7.4832e-04	4.5099e-05	5.7673e-02
NAP IV 21'17	8.5167e-01	2.1262e-04	1.1461e-01	4.6739e-05	3.3459e-02
NAP XV 170'07	9.6623e-01	8.6216e-04	1.9998e-02	8.8999e-06	1.2899e-02

The cross validation percentage of the model established from the complete femora of extant species is 85.96% (Figure II.3.8). The confusion matrix shows that all the terrestrials have been correctly predicted. Only one gliding specimen has been misplaced in the arboreal category. Among eleven fossorial specimens, one has been placed in the glider group and one within the terrestrials. One out of five arboreal jumpers has been predicted as a glider. Lastly, among 24 arboreals, two have been misplaced in the glider category and two others in the terrestrial one (Table II.3.6).

Table II.3.6: Confusion matrix of the LDA model based on the complete femora of extant taxa predicting the locomotor modes.

Predicted	**Arboreal**	**Arb. jumper**	**Fossorial**	**Glider**	**Terrestrial**
Arboreal	20	0	0	1	0
Arb. jumper	0	4	0	0	0
Fossorial	0	0	9	0	0
Glider	2	1	1	6	0
Terrestrial	2	0	1	0	10

In the LDA graphic, we observe that the arboreal and glider morphospaces are superimposed, as is also the case for the most negative part of the fossorial morphospace

which overlaps the most positive part of the terrestrial one on the LD2 (Figure II.3.8). The arboreals and gliders are separated from the other morphospaces. Only the arboreal jumpers are clearly isolated and represent the extreme negative pole of the LD1 and LD2. The extreme positive pole of the LD1 is reached by the fossorial species *Heliophobius argenteocinereus,* very close to the terrestrial species *Thryonomys swinderianus*. The gliding species *Anomalurus* sp. characterises the extreme positive pole of the LD2 (Figure II.3.8).

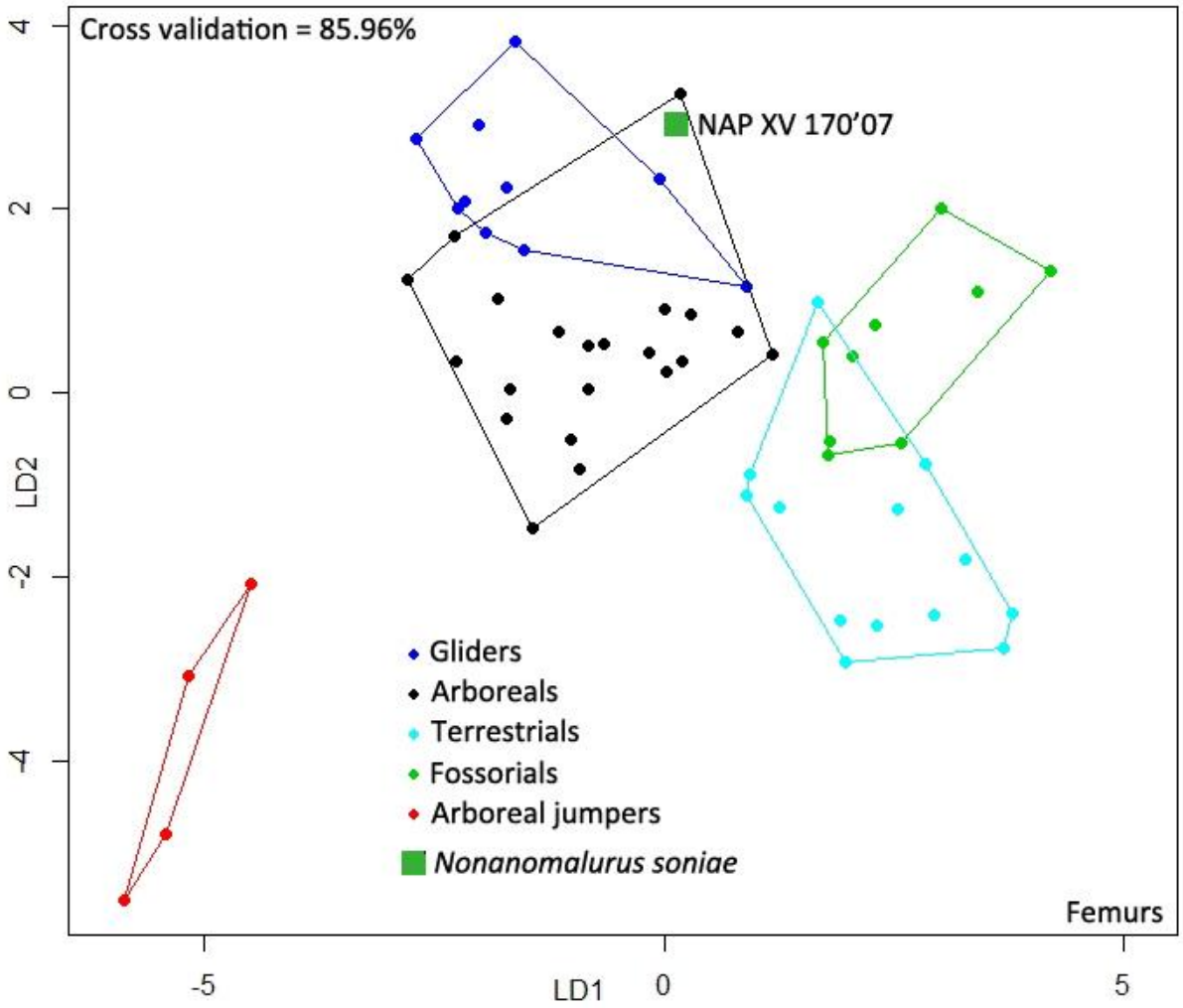


Figure II.3.8: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Nonanomalurus soniae* (complete femur).

The specimen NAP XV 170'07 plots in the arboreal morphospace (Figure II.3.8). However, the posterior predictions of the LDA categorises *Nonanomalurus soniae* as a glider (0.90) (Table II.3.7). This is not surprising, the arboreal morphospace overlapping the glider one and the specimen being closer from the center of the glider locomotor group.

Table II.3.7: Posterior predictions based on the complete femora of *Nonanomalurus soniae*.

Specimens	Posterior predictions				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
NAP XV 170'07	0.09348	0.90331	9.5881e-17	0.0031995	9.9855e-06

The cross validation test for the establishment of the extant model based on the proximal femurs shows a percentage of correct attribution of 75.44% for the proximal femora (Figure II.3.9). Among the arboreals (n=26), one has been misplaced in the fossorial group, two into the gliders and five as terrestrial taxa. Three fossorial specimen out of 11 has been misidentified as glider (n=2) and terrestrial (n=1). Among nine glider specimens, three have been predicted as arboreal. All the arboreal jumpers and the terrestrials are correctly predicted (Table II.3.8).

Table II.3.8: Confusion matrix of the LDA model based on the proximal femurs of extant taxa predicting the locomotor modes.

Predicted	**Arboreal**	**Arb. jumper**	**Fossorial**	**Glider**	**Terrestrial**
Arboreal	18	0	0	3	0
Arb. jumper	0	4	0	0	0
Fossorial	1	0	8	0	0
Glider	2	0	2	6	0
Terrestrial	5	0	1	0	7

The morphospaces representing the terrestrial, fossorial, arboreal and glider locomotor behaviours are discriminated by the second axis of the LDA (Figure II.3.9). Only the arboreal jumpers are well separated from the other locomotor groups by the first axis. This separation is mainly due to a wider proximal epiphysis and a narrower femoral head in arboreal jumpers than in the other locomotor categories. There is no clear distinction in these variables between the terrestrial, fossorial, arboreal and gliding morphospaces. The discrimination between these groups is essentially in the length of the *tuberculus majus*, which is longer in terrestrial specimens. Furthermore, the femoral neck is longer in terrestrial species than in arboreal jumpers, also discriminating the arboreals and gliders from the terrestrials.

The specimens belonging to the species *Nonanomalurus soniae*, *Paranomalurus walkeri* and *Paranomalurus bishopi* are predicted as gliders (NAP XV 170'07=0.92, NAP XV 99'09=0.57

and NAP XV 152'12=0.98) (Figure II.3.9, Table II.3.9). This categorisation is principally due to the wider femoral head and a narrower proximal epiphysis than in the arboreal jumpers and than the majority of the specimens belonging to the different morphospaces for NAP XV 170'07 and NAP XV 152'12, NAP XV 99'09 being more positive in the LD1 axis (Figure II.3.9). The specimen NAP XV 99'09 (*Paranomalurus walkeri*) plots within glider and arboreal morphospaces, showing a posterior probability for the gliders attribution lower (0.57) than in the species *Paranomalurus bishopi* (0.98).

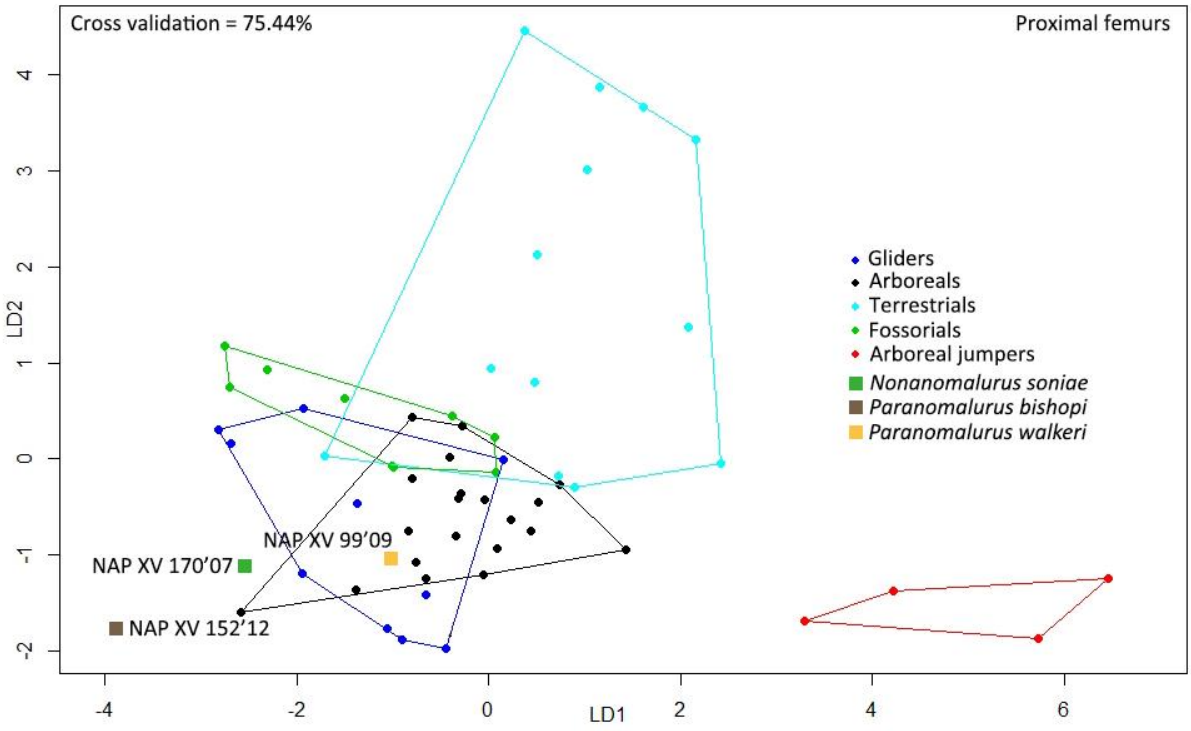


Figure II.3.9: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Nonanomalurus soniae, Paranomalurus bishopi and Paranomalurus walkeri* (proximal femurs).

Table II.3.9: Posterior predictions based on the proximal femurs of *Nonanomalurus soniae*, *Paranomalurus bishopi* and *Paranomalurus walkeri*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
NAP XV 99'09	0.361687	0.56565	5.6099e-09	0.07086964	1.7972e-03
NAP XV 152'12	0.023351	0.97635	1.2701e-17	0.00029893	7.1461e-07
NAP XV 170'07	0.075955	0.92091	8.4003e-14	0.00307225	6.1661e-05

2. Linear Discriminant Analysis and geometric morphometrics

The two models constructed for the distal humerus and complete humerus have already been described in the chapter 1, part 3.2 and chapter 2, part 3.2 respectively. The morphospace distribution will be added for publication.

The specimen NAP XV 170'07 is placed inside the arboreal morphospace in the PCA (Figure II.3.10). The humeral morphology is intermediate between the gliders and the fossorials, with a well-developed *epicondylus medialis*, a rounded capitulum and a trochlea shorter than in the fossorial species but longer than in the gliding ones. The humerus is less robust than that of the fossorials but the gliders have a more slender one. The lateral crest is more elongated and developed than in the glider, terrestrial and fossorial species. Concerning the LDA results, the species *Nonanomalurus soniae* plots between the terrestrial and arboreal morphospaces, but is predicted as arboreal in the PCA (0.90) (Figures II.3.10 and II.3.11, Table II.3.10).

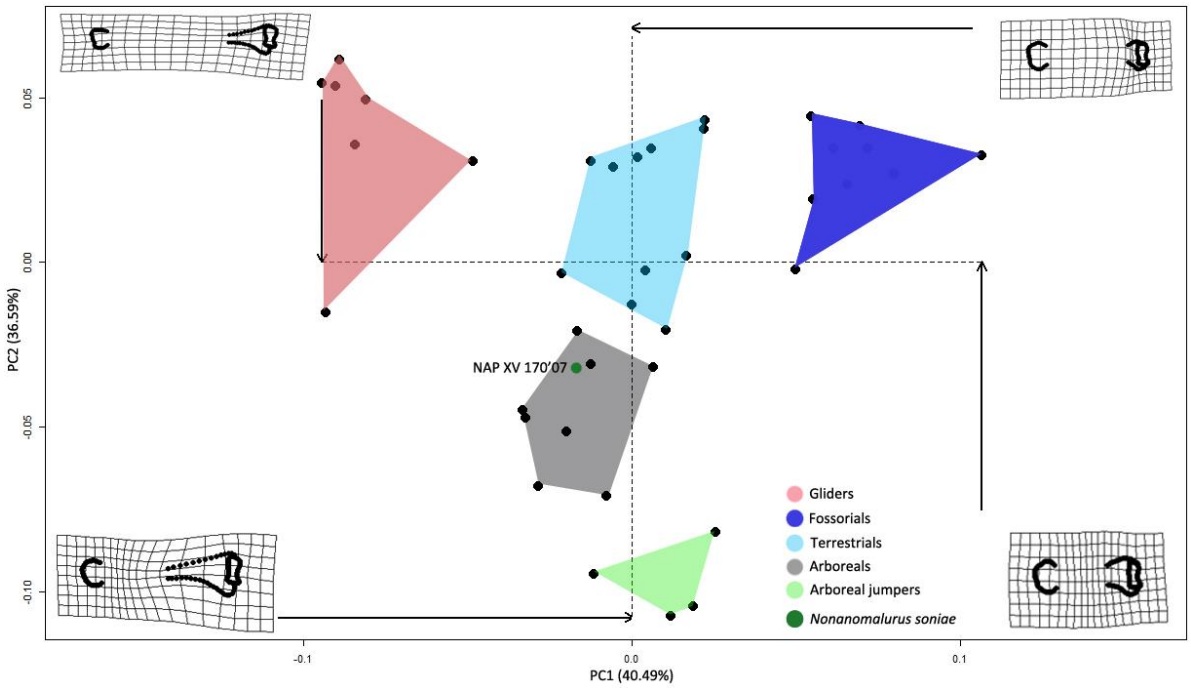


Figure II.3.10: Principal Component Analysis showing the discrimination of locomotor groups on the complete humerus and the position of the specimens belonging to the species *Nonanomalurus soniae* (only the PC1 and PC2 are represented).

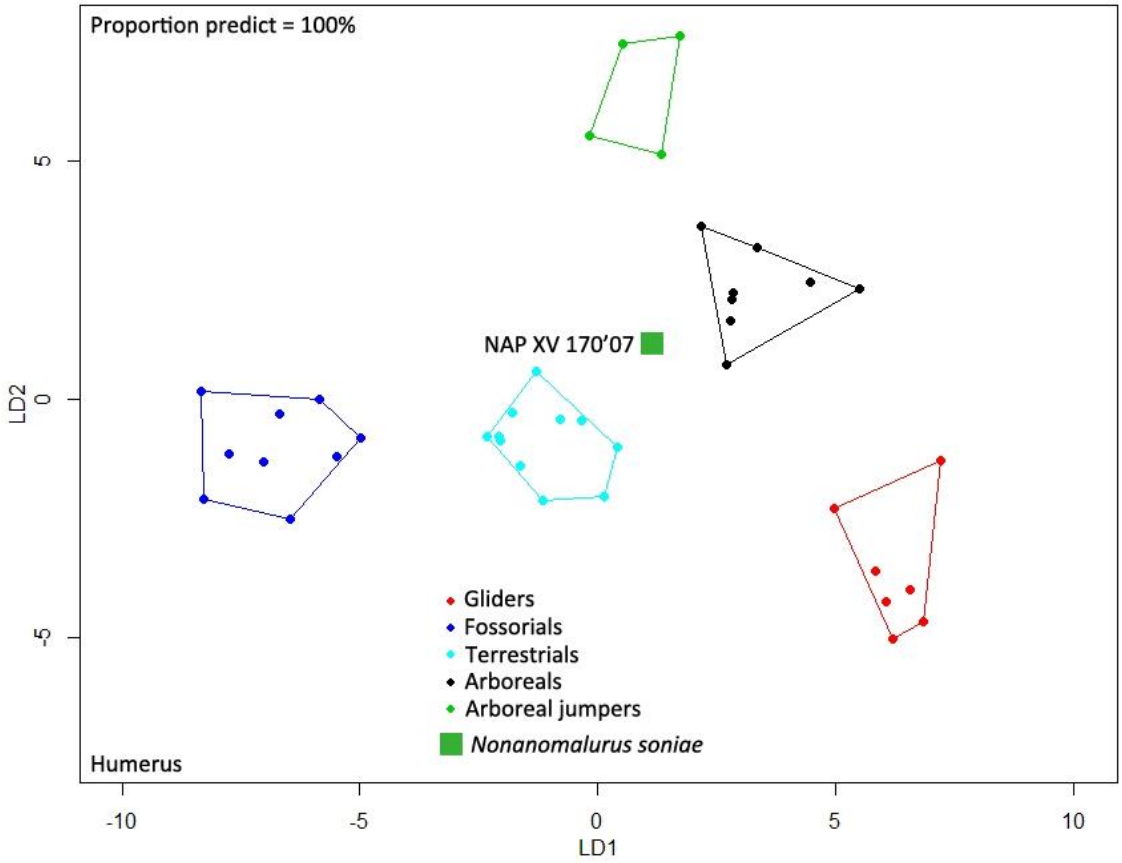


Figure II.3.11: LDA based on the geometric morphometrics of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Nonanomalurus soniae* (complete humerus).

Table II.3.10: Posterior predictions based on the complete humerus of *Nonanomalurus soniae*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
NAP XV 170'07	8.9854e-01	5.2192e-09	2.7909e-05	5.2453e-13	1.0143e-01

We observe that the specimen NAP XV 113'07 plots at the boundary of the glider morphospace, close to the arboreal one, the two locomotor groups being superimposed in the PCA graph (Figure II.3.12). Its *epicondylus medialis* is developed, the trochlea short, the capitulum more rounded than that of the fossorial and terrestrial species and is more slender in general morphology.

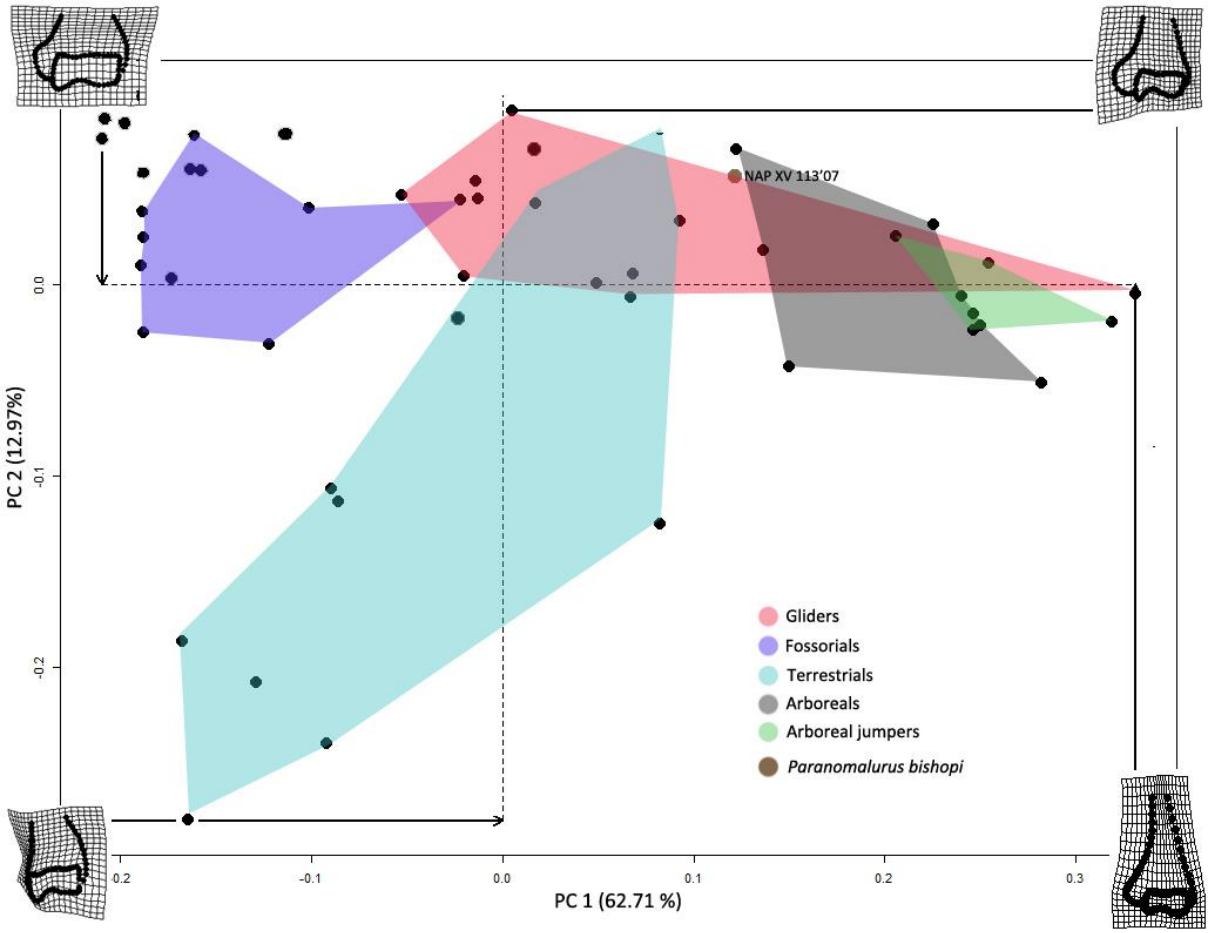


Figure II.3.12: Principal Component Analysis showing the discrimination of locomotor groups on the distal humerus and the position of the specimens belonging to the species *Paranomalurus bishopi* (only the PC1 and PC2 are represented).

In the LDA NAP XV 113'07 plots at the periphery of the arboreal morphospace, with a posterior prediction value of 0.99 (Figure II.3.13, Table II.3.11).

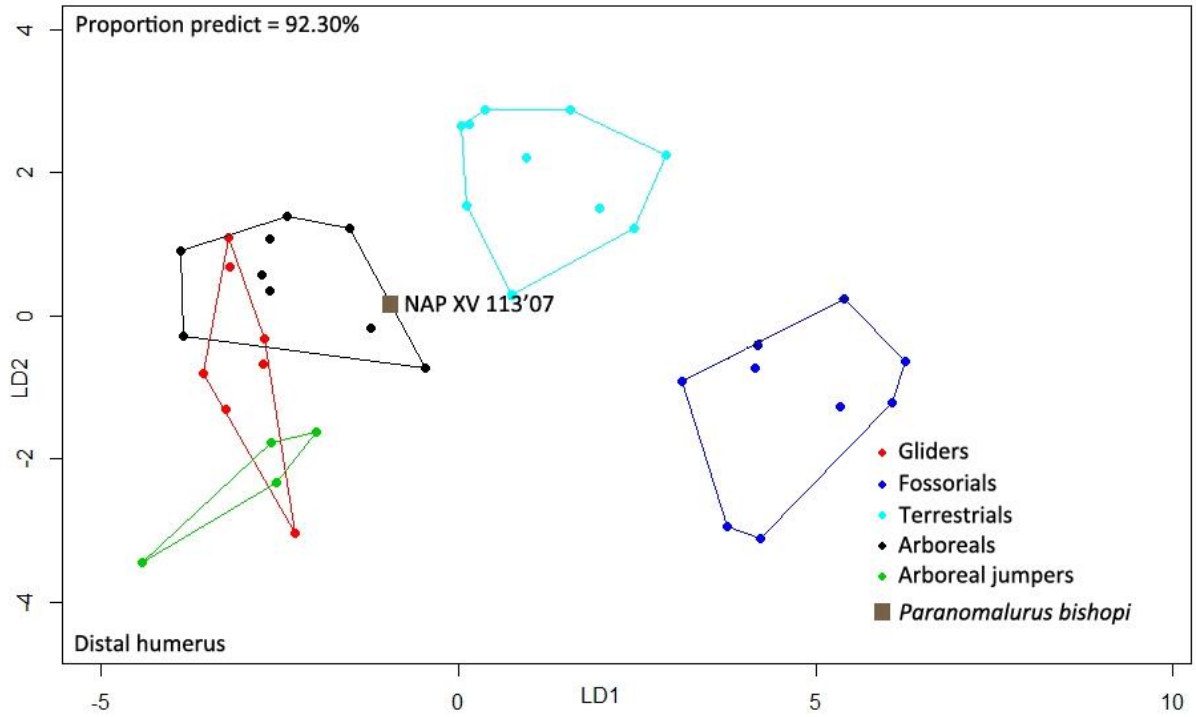


Figure II.3.13: LDA based on the geometric morphometrics of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Paranomalurus bishopi* (distal humerus).

Table II.3.11: Posterior predictions based on the distal humerus of *Paranomalurus bishopi.*

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
NAP XV 113'07	9.9989e-01	7.3810e-05	8.9046e-08	6.9491e-09	4.0090e-05

3. Phylogenetic Flexible Discriminant Analyses and traditional morphometry

The PFDA models for the forelimb of *Paranomalurus bishopi* and *Nonanomalurus soniae* have been described in the chapters 1 and 2, part 3.3. Thus, the description of the locomotor group distribution will be not specified in this chapter, but will be added for publication.

Concerning the humerus of *Nonanomalurus soniae*, the PFDA places the specimen NAP XV 170'07 within the arboreal morphospace (Figure II.3.14), with a posterior prediction value of 0.90 (Table II.3.12).

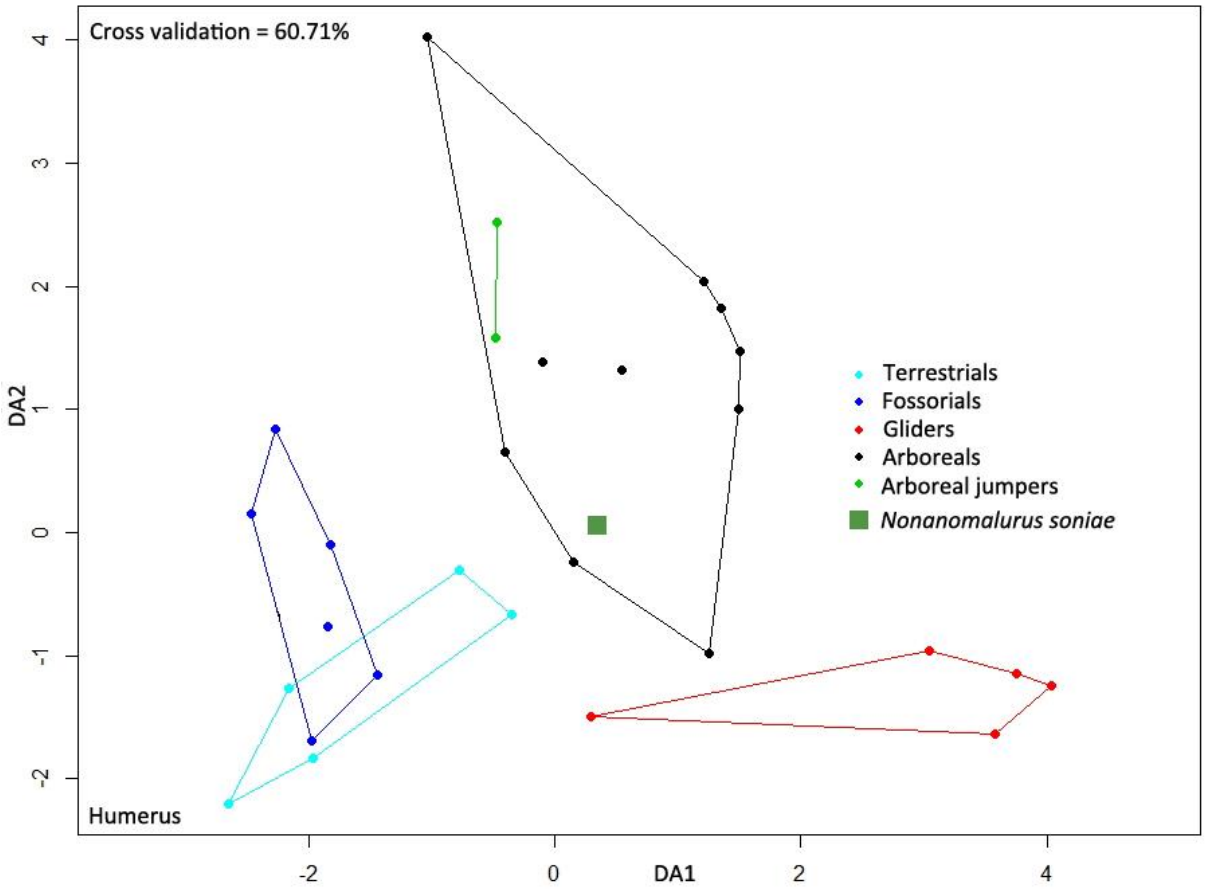


Figure II.3.14: PFDA realized with the humerus morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Nonanomalurus soniae.*

Table II.3.12: Posterior predictions based on the complete humerus of *Nonanomalurus soniae*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Nonanomalurus	0.9017841	5.7862e-03	0.00576362	0.009256838	0.07740926

The species *Paranomalurus bishopi* plots in the arboreal and fossorial morphospaces, because of the overlap of these two locomotor groups. Like this species, *Nonanomalurus soniae* plots in two morphospaces that are the terrestrial and arboreal ones, being at the periphery of the latter group (Figure II.3.15).

In the PFDA based on the distal humeri of *Paranomalurus bishopi* and *Nonanomalurus soniae*, the position of both species is predicted in the arboreal locomotor category, with posterior prediction values of 0.61 and 0.48 respectively (Figure II.3.15, Table II.3.13).

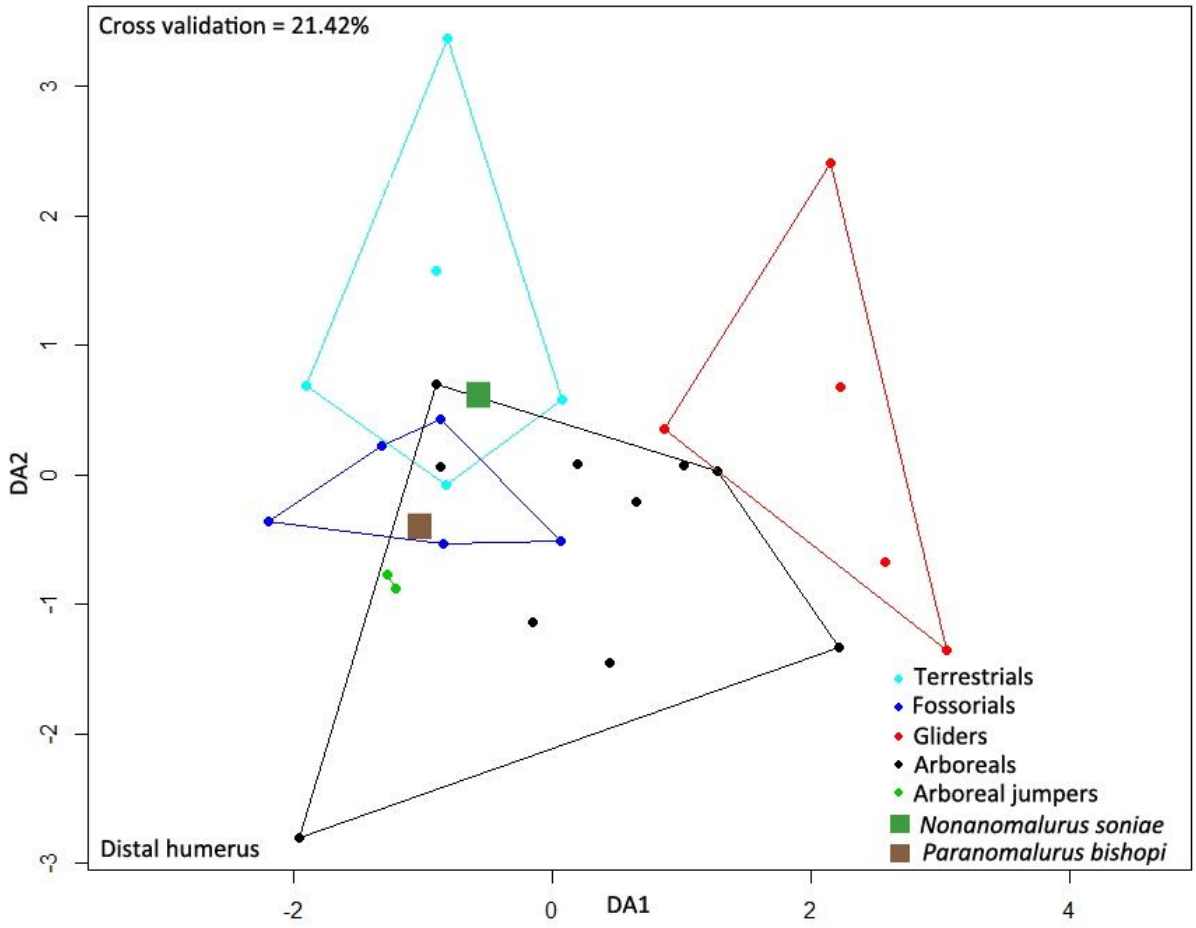


Figure II.3.15: PFDA realized with the distal humerus morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Nonanomalurus soniae* and *Paranomalurus bishopi.*

Table II.3.13: Posterior predictions based on the distal humerus of *Nonanomalurus soniae* and *Paranomalurus bishopi*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Nonanomalurus	0.4774927	0.0071720827	0.05377412	0.06399298	0.3975681
Paranomalurus	0.6055562	0.0008935927	0.25205710	0.01849893	0.1229942

Concerning the PFDA realized on the proximal ulna of both species, we observe a positioning outside of the morphospaces of the extant taxa, with *Paranomalurus bishopi* closer to the gliders and *Nonanomalurus soniae* closer to the arboreal group (Figure II.3.16). These placements are confirmed by the posterior prediction values, which categorise *Paranomalurus bishopi* within the gliders (0.95) and *Nonanomalurus soniae* inside the arboreal group (Table II.3.14).

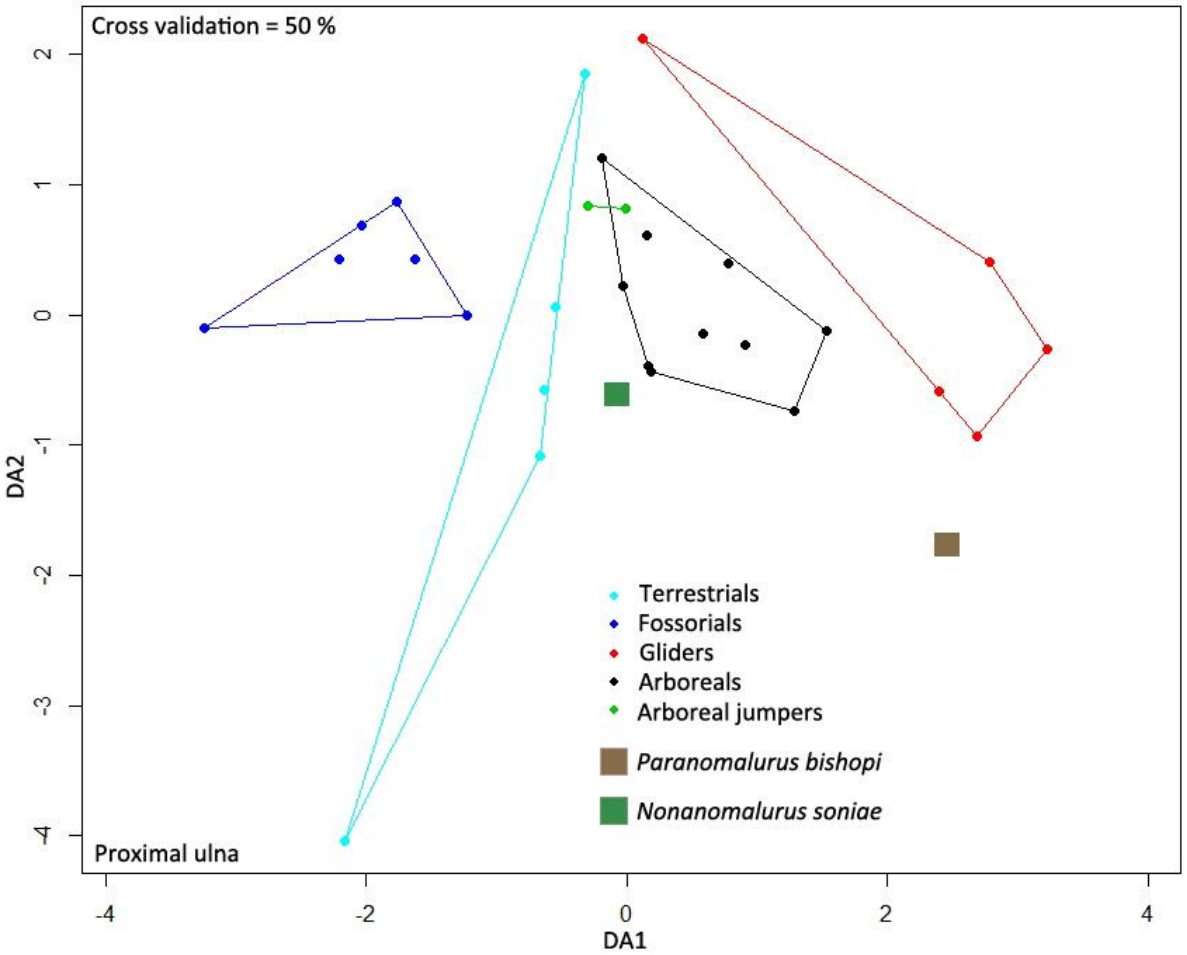


Figure II.3.16: PFDA based on the proximal ulnae of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Nonanomalurus soniae* and *Paranomalurus bishopi.*

Table II.3.14: Posterior predictions based on the proximal ulnae of *Nonanomalurus soniae* and *Paranomalurus bishopi*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Nonanomalurus	0.6008874	0.02117238	0.0776646	0.056126218	0.24414939
Paranomalurus	0.0449189	0.94705859	0.0002276	0.000142464	0.00765248

The model built on the complete femur of extant taxa has a cross validation percentage of 67.86% with an optimal lambda value of 0, indicating an absence of phylogenetic signal (Figure II.3.17). The confusion matrix shows that all the arboreal, arboreal jumper, fossorial and glider specimens have been correctly predicted by the model. Among the terrestrials (n=5), only one specimen has been misplaced within the fossorial category (Table II.3.15).

Table II.3.15: Confusion matrix of the PFDA model based on the complete femora of extant taxa predicting the locomotor modes.

Predicted	**Arboreal**	**Arb. jumper**	**Fossorial**	**Glider**	**Terrestrial**
Arboreal	9	0	0	0	0
Arb. jumper	0	2	0	0	0
Fossorial	0	0	6	0	1
Glider	0	0	0	5	0
Terrestrial	0	0	0	0	4

All the locomotor groups are well discriminated, principally by the DA1 axis, except for the the terrestrial species *Cricetomys gambianus* which overlaps the fossorial morphospace (Figure II.3.17). The DA2 axis separates the fossorials, terrestrials and arboreals from the gliders and arboreal jumpers, the two latter being well isolated from each other. The extreme negative pole of the DA1 axis is reached by the fossorial locomotor group with the extreme negative value represented by the species *Heliophobius argenteocinereus.* The positive pole of this axis is represented by the arboreal jumpers. The arboreal, arboreal jumpers and gliders are all allocated in the positive part of the DA1 while the terrestrial and fossorial morphospaces share the DA1 negative pole. Concerning the DA2 axis, the negative pole is reached by the gliders with an extreme negative value attributed to the species *Anomalurus derbianus,* and the arboreal jumpers represent the positive pole of this axis, *Galago senegalensis* having the most positive value. The arboreal morphospace is more extended in the DA2 axis than those of the other locomotor groups. However, this extension is due to *Leontopithecus rosalia*, an isolated species which has the most positive value on the axis (Figure II.3.17).

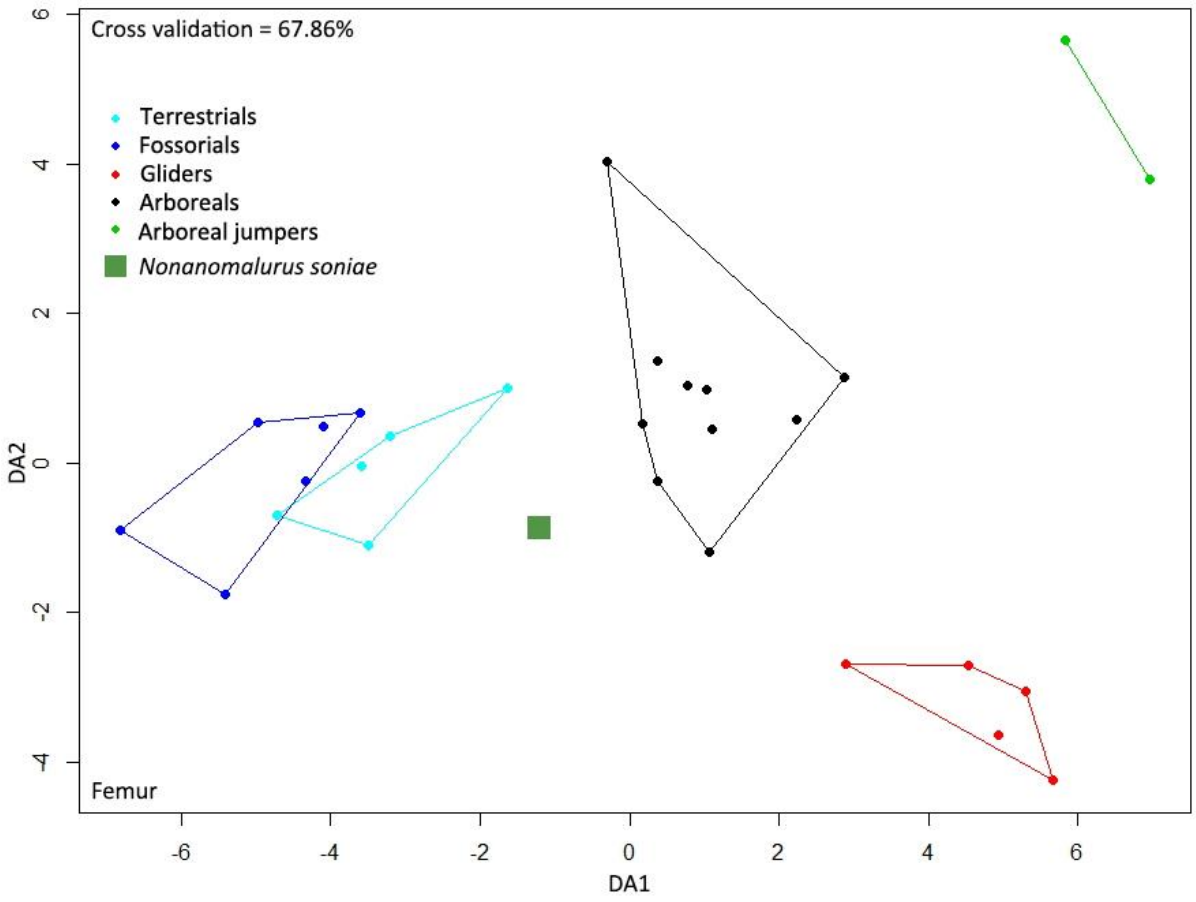


Figure II.3.17: PFDA based on the complete femora of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Nonanomalurus soniae.*

The fossil species *Nonanomalurus soniae* is placed between the terrestrial and the arboreal morphospaces (Figure II.3.17) and classified as arboreal (0.97) in the posterior prediction analysis (Table II.3.16).

Table II.3.16: Posterior predictions based on the complete femur of *Nonanomalurus soniae*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Nonanomalurus	0.9686897	1.596197e-08	1.1333e-21	0.0303356	0.00097467

The model of prediction constructed by the PFDA on the basis of the proximal femoral morphology has a cross validation percentage of 46.42%, with an optimal lambda value of 0.16 indicating a slight phylogenetic signal impact on the species morphospaces distribution (Figure II.3.18). The confusion matrix shows that 100% of the arboreal jumpers and fossorials have been correctly predicted by the model. Among the five glider species, one is predicted

as arboreal and another as fossorial. Only one terrestrial species has been misplaced within the fossorials. Among ten arboreals, one has been misidentified as a glider (Table II.3.17).

Table II.3.17: Confusion matrix of the PFDA model based on the proximal femurs of extant taxa predicting the locomotor modes.

Predicted	**Arboreal**	**Arb. jumper**	**Fossorial**	**Glider**	**Terrestrial**
Arboreal	9	0	0	1	0
Arb. jumper	0	2	0	0	0
Fossorial	0	0	6	1	1
Glider	1	0	0	3	0
Terrestrial	0	0	0	0	4

The locomotor groups are slightly discriminated, principally by the DA2 axis, with some parts of the arboreal, glider, terrestrial and fossorial morphospaces that are superimposed (Figure II.3.18). Only the arboreal jumpers are well isolated at the most negative pole of the DA1, representing the species *Galago senegalensis* and *Galago alleni*. The arboreal morphospace is extended in the major positive part of the DA2, with the extreme positive value representing the species *Ratufa indica*. The terrestrial and fossorial groups are present in the negative part of the DA2, the terrestrial one slightly more positive than the fossorial morphospace. The glider locomotor group overlaps the fossorial, terrestrial and arboreal morphospaces, being slightly more positive in the DA1 values than the two latter groups. The extreme positive value on the DA1 axis represents the fossorial species *Bathyergus janetta*, while the extreme negative pole on the DA2 is characterised by *Cryptomys damarensis* (Figure II.3.18).

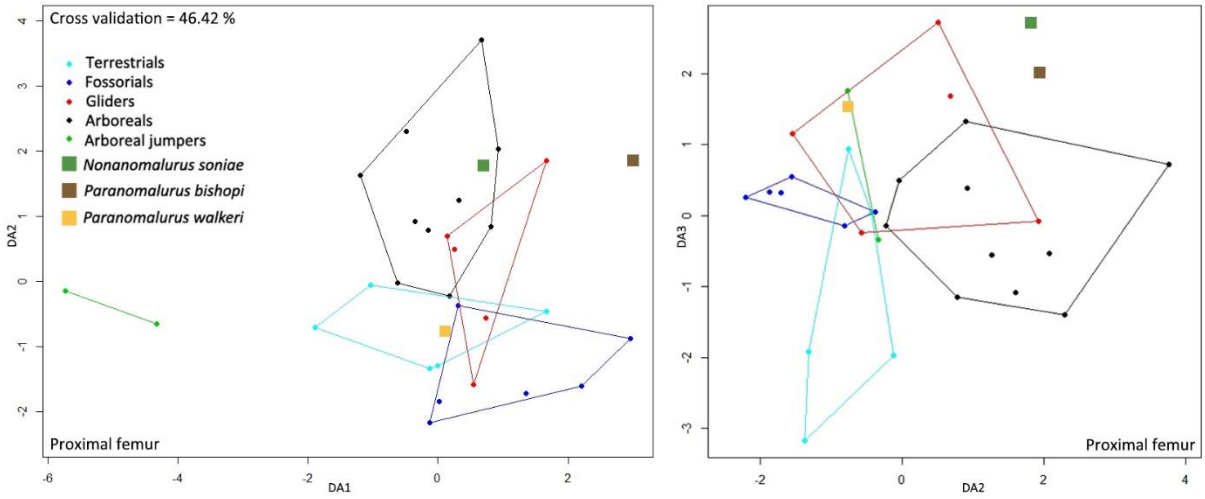


Figure II.3.18: PFDA based on the proximal femurs of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Nonanomalurus soniae, Paranomalurus bishopi and Paranomalurus walkeri.* Left – Representation of the DA1 and DA2 axis. Right – Representation of the DA2 and DA3 axis.

The fossil species *Nonanomalurus soniae* plots inside the arboreal morphospace, while *Paranomalurus bishopi* falls outside all the locomotor groups but closest to the gliders (Figure II.3.18). Concerning *Paranomalurus walkeri*, its position in the terrestrial group in the left graph is misleading, positioned in the gliders group when we plot the DA2 and DA3 axis. The posterior predictions of the PFDA are consistent for *Paranomalurus bishopi* and *Paranomalurus walkeri* with respective values of 0.91 and 0.47, but differ for *Nonanomalurus soniae* which is predicted as a glider with a posterior prediction value of 0.86 (Table II.3.18).

Table II.3.18: Posterior predictions based on the proximal femurs of *Nonanomalurus soniae*, *Paranomalurus bishopi* and *Paranomalurus walkeri*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Nonanomalurus	0.13864800	0.8595305	6.064885e-09	0.001660572	1.608707e-04
P. walkeri	0.09939613	0.4744832	2.530020e-06	0.396587061	2.953106e-02
P. bishopi	0.08041254	0.9126890	1.143060e-14	0.006829272	6.918893e-05

4. Phylogenetic Flexible Discriminant Analyses and geometric morphometrics

The model of prediction based on complete humeri has a validity ratio of 90%, with an optimal lambda value of 0, indicating an absence of phylogenetic signal in the dataset (Figure

II.3.19). This ratio is reached with the seven first axis of the Principal Component Analysis (Table II.3.19).

Table II.3.19: Principal component of the PCA used for the PFDA model based on the complete humeral morphology.

PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11
75.00	90.00	90.00	90.00	80.00	80.00
PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17
70.00	55.00	55.00	35.00	35.00	15.00

The two models built for the distal humerus and complete humerus have already been described in the chapter 2, part 3.4. The morphospace distribution will be added in the publication.

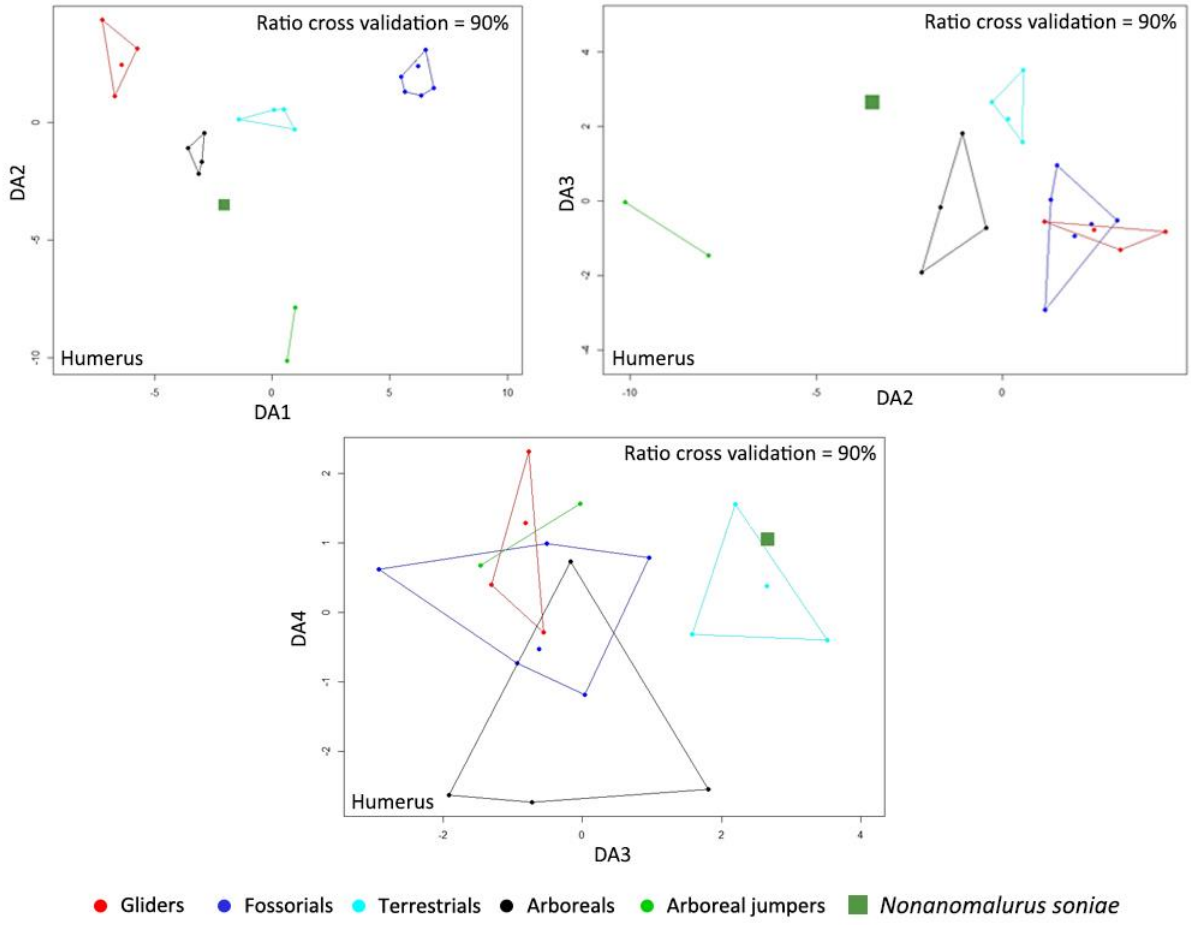


Figure II.3.19: PFDA based on the complete humerus of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Nonanomalurus soniae*.

The specimen NAP XV 170'07 seems close to the arboreal morphospace on the DA1 and DA2 axis (Figure II.3.19). However, the model predicts this species as terrestrial (0.86) (Table II.3.20). This result is visible in the PFDA graph on the third and fourth axis of the model, positioning *Nonanomalurus soniae* at the periphery of the terrestrial morphospace (Figure II.3.19).

Table II.3.20: Posterior predictions based on the complete humerus of *Nonanomalurus soniae*.

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Nonanomalurus	1.3664e-01	5.32221e-12	1.35515e-07	1.2745e-19	8.6336e-01

Concerning the model of the distal humerus, the maximum ratio is reached with the seven first axis of the PCA (80%) (Table II.3.21). As for the complete humerus, the optimal lambda value is equal to 0, indicating the absence of phylogenetic signal.

Table II.3.21: Principal component of the PCA used for the PFDA model based on the distal humeral morphology.

PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11
75.00	80.00	70.00	65.00	65.00	75.00
PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17
55.00	55.00	45.00	30.00	30.00	15.00

The species *Paranomalurus bishopi* is closer to the arboreal morphospace, characterising the most negative value of the DA3 axis (Figure II.3.20).

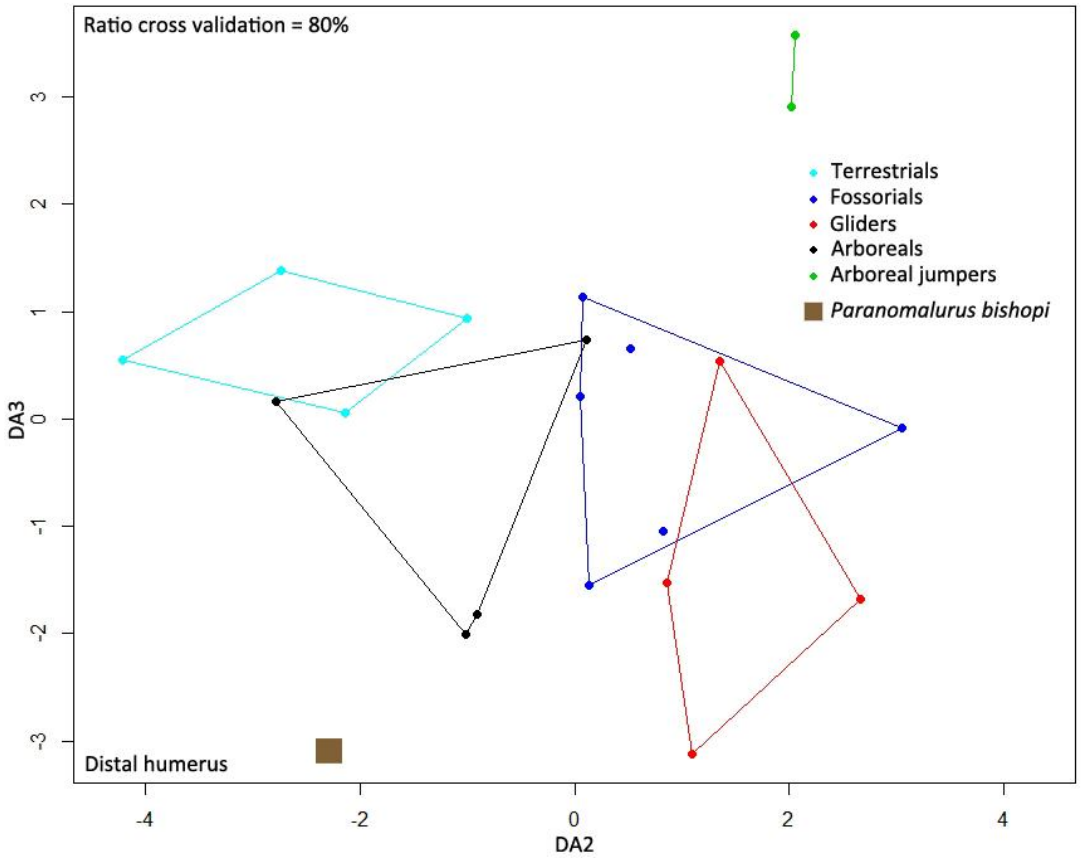


Figure II.3.20: PFDA based on the distal humerus of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Paranomalurus bishopi.*

The posterior prediction follows the position of this species close to this locomotor group, with a value of 0.99 for the arboreal category (Table II.3.22).

Table II.3.22: Posterior predictions based on the distal humerus of *Paranomalurus bishopi.*

Specimens	**Posterior predictions**				
	Arboreal	**Glider**	**Arboreal jumper**	**Fossorial**	**Terrestrial**
Paranomalurus	9.9998e-01	1.7056e-05	3.8514e-18	2.8485e-08	4.2215e-08

IV. Discussion

All the morphometric analyses predict the species *Nonanomalurus soniae*, *Paranomalurus bishopi* and *Paranomalurus walkeri* as arboreals and/or gliders, except for the geometric morphometric PFDA, which predicted *Nonanomalurus soniae* as a terrestrial taxon on the basis of its complete humerus. First, the differentiation between arboreals and gliders in the predictions for the fossil species is present in the proximal ulnae and femurs. Concerning the proximal ulnae, it is concordant with the observed morphology of *Paranomalurus bishopi*,

showing the gliding adaptations of the olecranon process seen in extant *Anomalurus* (see the discussion below), adaptations that are not present in the arboreal *Nonanomalurus soniae*. For the proximal femurs, both species are predicted as gliders. These prediction can reflect a similar morphology between the gliders and arboreals, which is not surprising because the gliding rodents are arboreal. Moreover, the LDA morphospaces are superimposed for these categories, which support the development of common adaptations. However, the species *Nonanomalurus soniae* is predicted as arboreal on the basis of its complete femur. Thus, we may ask ourselves if the gliding adaptations are concentrated in the proximal epiphysis of the bone, becoming only arboreal when we take into account the femur as a whole. Secondly, the species *Paranomalurus bishopi* is predicted as arboreal in the basis of its distal humerus morphology. As previously said, it is not incoherent for a gliding rodent species to have arboreal characteristics. Indeed, it can suggest the development of gliding adaptations essentially in the ulnae and not in the humeral epiphysis. Furthermore, the morphospaces of the measurements-based and geometric morphometric LDA for the arboreals and gliders are superimposed, denoting of similarities between those locomotor groups. However, the PFDA show a distinct differentiation between them, maybe suggesting a gathering between the extant species because of their common history in the analysis that do not take into account the phylogeny. But, concerning the measurements-based PFDA, the validity percentage of the prediction model is very low (21.42%), inducing the prediction questionable. Moreover, the PFDA model realized with geometric morphometric is strong, with a validity percentage of 80%, and predict *Paranomalurus bishopi* as an arboreal taxon. So, it can join the interpretation realized with the LDA predictions, and reinforce the possibility of an arboreal adaptation of the distal epiphysis of the humerus in this species, with the gliding allowing by ulnar adaptations. Although these arboreal hypothesis are supported by the concordance of the different predictions, it is important to note a difference between the LDA and PFDA using geometric morphometric in the entire humerus of *Nonanomalurus soniae*. Indeed, this species is predicted as arboreal with the LDA model, but terrestrial when we take into account the phylogeny. The optimal lambda of this PFDA is equal to 0, signifying an absence of phylogenetic signal in the data set. Then, the results should be the same between the LDA and the PFDA analysis, the FDA having the same objectives as the LDA (Hastie *et al*., 1994). So, this difference raises questions about the choice of the methods for the locomotor studies and about the reliability of the predictions realized on the fossil species. It could be then

interesting to test the different precise algorithms involved in these methods, in order to understand this variation, but this study is beyond the scope of this paper. Beside this question, the prediction as terrestrial for *Nonanomalurus soniae* is not so incoherent, because of common move between terrestrial and arboreal taxa such as ground-dwellers or tree-dwellers species (Jenkins, 1974).

Locomotor adaptations of the humerus

The humerus of *Nonanomalurus soniae* (NAP XV 170'07) is predicted as arboreal in all the analysis, excepting in the geometric morphometric-based PFDA which predicts this species as terrestrial. The characteristics observed in this fossil species are consistent with those exhibited by the arboreal extant ones following the morphospace discrimination. Indeed, *Nonanomalurus soniae* shows a more robust humerus, a lateral crest more elongated and developed and wider proximal and distal epiphysis than the gliders, being intermediate between the gliders and the fossorial taxa. The development of the lateral crest is linked to the insertion of the extensor muscles of the hand, which is wider in fossorial and arboreal taxa, important for the manipulation and grasping (Taylor, 1974; Argot, 2001; Szalay & Sargis, 2001). This characteristic is coupled with the development of the *epicondylus medialis*, which allow the insertion of the hand flexor, involved in the weight support in the arboreals (Argot, 2001). The major part of arboreal adaptations are visible in the distal humerus, characteristics that are shared by *Nonanomalurus soniae* and *Paranomalurus bishopi*. Indeed, the capitulum is rounded and the trochlea short. The rounded shape of the capitulum allows a large extension of the radius move, increasing the mobility of the upper limb (Figueirido *et al.*, 2016; Janis and Martin-Serra, 2020). The fact that *Paranomalurus bishopi* shares this morphology with the arboreals is concordant with the gliding mode indicated by the analysis of its ulna. In fact, the extant species of the *Anomalurus* genus are well discriminated in the morphospaces but show similarities such as the rounded capitulum and the trochlea shorter than this structure, with a developed *epicondylus medialis*. These species live essentially in the trees, inducing arboreal adaptations for a better maniability of the members (Szalay & Sargis, 2001; Happold *et al.*, 2013; Jarvis & Martin-Serra, 2020). Thus, the arboreal prediction of this Miocene species is concordant with the adaptations showed by the extant species and the literature. The maniability of the upper member is also ensured by the low trochlear surface, in contrast to

the fossorial and terrestrial taxa which share a higher trochlea to increase the stability of the joint (Janis & Martin-Serra, 2020).

Apart from these characteristics highlighted by the analysis, the arboreal locomotor mode in the species *Nonanomalurus soniae* is supported by other features which have been reported as distinctive of arboreal adaptations. Indeed, the *tuberculus majus* and *minus* do not extend beyond the humeral head, increasing the move amplitude of the shoulder. Furthermore, the Miocene species shows a robust *tuberculus minus* which is projected, important feature for the insertion of the subscapularis muscle allowing the internal rotation for the grasping (Arias-Martorell, 2019). Finally, the extant arboreal species have a wide and distinct bicipital groove between the *tuberculus majus* and *minus* allowing the insertion of a large *biceps brachii* hamstring, important for the climbing (Taylor, 1974; Heinrich & Rose, 1997; Salton & Sargis, 2008). This feature is observable in the fossil species *Nonanomalurus soniae*, supporting the predicted arboreal locomotor mode (Figure II.3.21).

Figure II.3.21: Humerus of the specimen NAP XV 170'07 belonging to the species *Nonanomalurus soniae*. A – Anterior view, B – Posterior view, C – Medial view, D – Lateral view.

The PFDA prediction for *Nonanomalurus soniae* as a terrestrial taxon could be linked to some characteristics shared with the terrestrial extant species. Indeed, when we look at the PCA corresponding to the geometric morphometrics analysis, the specimen is positioned at the same level of the terrestrial taxa on the PC1 axis. The trochlea is as short as the majority

of the terrestrial specimens and the capitulum is rounded but not as round as the gliders and the robustness of the bone is at the same range (Figure II.3.10). So, the rapprochement of the fossil species to the terrestrial group is not surprising. Also, the PFDA graphs show the arboreal and terrestrial group closer each other, which can support this assumption (Figure II.3.14). However, it will be necessary to explore the differences between the algorithms used by the LDA and the FDA, in order to understand the variation of the predictions, and conclude about the use of the most appropriate method for such studies.

Locomotor adaptations of the proximal ulna

The LDA and PFDA allowed to discriminate the two Miocene species, with *Paranomalurus bishopi* being classified as a glider and *Nonanomalurus soniae* as an arboreal taxon, with a good validity percentage for the LDA (81.03%) against 50% for the measurements-based PFDA.

The adaptations between the gliders and the arboreals are essentially in the proportions of the structures, with a clear difference in the olecranon process. Indeed, the species *Paranomalurus bishopi* exhibits the features of the extant *Anomalurus* such as a wide but short olecranon process. This structure allows the insertion of a cartilaginous expansion useful for the attachment of the patagium, necessary for the gliding locomotion (Happold *et al*., 2013; Panyutina *et al*., 2020). Concerning *Nonanomalurus soniae*, its olecranon process is narrow and short. Moreover, its proximal border is curved forward, a feature found in arboreal taxa, forming a short in-lever for the triceps insertion (Argot, 2001; Szalay & Sargis, 2001). The shaft is more robust than *Paranomalurus bishopi*, the gliders having more slender long bones. However, its shaft is more slender than the terrestrial and fossorial taxa, the latter having the most robust skeleton. The *incisura trochlearis* is longer in gliding species than in arboreal ones (both being longer than the terrestrial and fossorial taxa). It is the case for the Miocene species, with *Paranomalurus bishopi* having a longer *incisura trochlearis* than *Nonanomalurus soniae*. This is related to the depth of this articular surface, which is shallower in arboreal species allowing the increase of manoeuvrability of the member during the arboreal move (Szalay & Sargis, 2001; Janis & Martin-Serra, 2020). The fact that those of the gliders is longer than the arboreal taxa is concordant with this element, the manoeuvrability of the elbow being more important for the gliding locomotor mode. In addition to the locomotor categorization of these studies, the ulnae of the Miocene species show arboreal adaptations already highlighted by the literature. Indeed, the incisura trochlearis is distally wider, linked

to the humeral trochlea which is longer and narrower in the arboreal taxa. This morphology increase the mobility of the elbow. Furthermore, the coronoid process is anteriorly projected, allowing a better stability of the forelimb during the maintaining of the flexed position. Finally, the *incisura radialis* is anteriorly directed and bigger than the terrestrial and fossorial species, increasing the rotational abilities of the radius for a great mobility of the member (Szalay & Sargis, 2001). These characteristics are exacerbated in the glider *Paranomalurus bishopi*, causing by the high mobility of the forelimb during gliding.

Locomotor adaptations of the femur

The LDA and PFDA predictions categorized *Nonanomalurus soniae* as an arboreal on the basis of its complete femur, but the proximal femur analyses indicate a glider locomotor mode, locomotion also predicted for the species *Paranomalurus bishopi* and *Paranomalurus walkeri.* When we look at the different LDA morphospaces, we observe that the arboreal and glider morphospaces are always superimposed. This could be due to common adaptations to arboreal locomotion, inducing the same prediction for the proximal femora of the Miocene species as gliders. In both locomotor groups, the femoral head is wider than the terrestrial, fossorial and jumper taxa, the gliders having the widest. This morphology allows a large amplitude of the movement, in particular for the abduction, the articular surface extending in some cases until the neck (Heinrich & Rose, 1997; Szalay & Sargis, 2001; Sargis, 2002). Also, this structure is longer in the gliding species than in the arboreals, the latter having the shortest femoral head. The three Miocene species are predicted as gliders, but denote a slight variation between the specimens which is not highlighted by the analysis. Indeed, the specimen NAP XV 152'12 belonging to the species *Paranomalurus bishopi* shows an articular surface going until the neck. Furthermore, the femoral head is slightly longer in this specimen than NAP XV 170'07 (*Nonanomalurus soniae*). Thus, although both species have been predicted in the same locomotor category, the superimposition of the morphospaces and the observation of the different features suggest a gathering caused by common adaptations which have a minor variation not visible with these LDA and PFDA analysis.

The arboreals and gliders share a similar width of the neck, the arboreals slightly narrower than the gliders, both locomotor groups intermediate between the fossorials which have the narrowest and the terrestrial which have the widest. This morphology is observed in the Miocene species, with the neck of *Nonanomalurus soniae* slightly narrower than

Paranomalurus bishopi, supporting the assumptions made with the previous observation of the femoral head. Concerning the length of the neck, the arboreal and glider groups are equivalent, being shorter than the fossorials and longer than the terrestrials. The proximal femurs of *Paranomalurus bishopi, Paranomalurus walkeri* and *Nonanomalurus soniae* follow these characteristics, supporting the predictions of the analysis, both species sharing a similar morphology.

Another feature that allows the discrimination of the locomotor groups is the length of the *tuberculus majus*. Indeed, the arboreals and gliders have a shorter *tuberculus majus* than the fossorials and terrestrials, the latter having the longest, extending beyond the femoral head. The *tuberculus majus* allows the insertion of the *gluteus medialis*, extensor and abductor of the hip joint. The arboreal species have a shorter *tuberculus majus*, promoting slower and more powerful moves useful for the climbing and the propulsion, in contrary to the terrestrial species which prevail speed rather than power with the increase of their moment arm (Gebo & Sargis, 1994; Heinrich & Rose, 1997; Janis & Martin-Serra, 2020). Furthermore, a short *tuberculus majus* allows the maintaining of the flexed posture of the hind limb, which is more common in arboreal taxa (Sargis, 2002). The Lower Miocene species have a short *tuberculus majus*, fact that is concordant with the arboreal/gliding prediction. Moreover, this structure is slightly shorter in the *Paranomalurus* genus than in *Nonanomalurus soniae*, supporting the increase of mobility and propulsion power in the gliding species *Paranomalurus bishopi* and *Paranomalurus walkeri*. Once again, this variation could be reflected in the morphological observations but not in the measurements-based LDA and PFDA analyses, not being sensitive enough.

Finally, the difference in the predictions is for the complete femur of *Nonanomalurus soniae* (NAP XV 170’07), predicted as arboreal in both LDA and PFDA analyses. The principal characteristic which discriminates the arboreals than the gliders is the width of the distal epiphysis, which is the widest in the arboreal taxa and the narrowest in the glider ones. So, the categorization of *Nonanomalurus soniae* could be more precise with the consideration of the entire femur, reinforcing the arboreal features in addition to those that are common with the gliders, but showing a slight variation.

V. Conclusions

On the basis of their post-cranial material, the Lower Miocene species *Nonanomalurus soniae*, *Paranomalurus walkeri* and *Paranomalurus bishopi* have principally been predicted as arboreal and gliding taxa. The morphometric analysis highlighted common arboreal adaptations between the two locomotor categories, principally in the distal humerus and proximal femur, linked to the increase of the mobility of the joint and the maintainance of the flexed posture during the arboreal movements. The clear adaptation to the gliding locomotion evidenced in the proximal ulna, with a wide but short olecranon process, present in *Paranomalurus bishopi*, shared with the extant *Anomalurus* species. Although the methods employed in this study revealed good discrimination between the major locomotor morphospaces, the discrimination between subcategories such as arboreal and arboreal glider is not clear. Indeed, the slight morphological variations concerning the length of the femoral head or that of the *tuberculus majus* for example are not clearly discriminant in the analyses, features that indicate the locomotor repertoire. Thus, it could be interesting to analyse the precise variability inside a global locomotor morphospace, in order to highlight the specificities of the different pattern, in particular in the arboreal mode.

Conclusion

L'utilisation des méthodes discriminantes permet de définir les comportements locomoteurs chez les espèces du Miocène inférieur d'Ouganda et de Namibie sur la base du crâne et des éléments postcrâniens. Tout d'abord, les prédictions réalisées à partir de la morphologie des espèces actuelles ont permis d'attribuer des comportements locomoteurs spécialisés chez quatre espèces fossiles, avec *Paranomalurus bishopi, Paranomalurus walkeri* et *Nonanomalurus soniae* catégorisées comme arboricoles et/ou planeuses, et *Bathyergoides neotertiarius* prédite comme fouisseuse. Les caractéristiques liées à ces catégories locomotrices sont claires, jouant principalement un rôle dans le maintien de la posture, le grimper ainsi que le fouissage. Premièrement, *Bathyergoides neotertiarius* possède une morphologie caractéristique des fouisseurs par la forte robustesse de l'humérus, le développement de l'*epicondylus medialis* ainsi que de l'olécrâne long et étroit. Ces caratères sont liés au fouissage, qui nécessite une grande capacité de manipulation et une force accrue pour la construction des terriers. De plus, la trochlée, courte et haute, est combinée à une *incisura trochlearis* profonde et courte, permettant la stabilisation du membre antérieur. Ces caractères se retrouvent aussi chez les espèces terrestres, catégorie locomotrice à laquelle *Bathyergoides neotertiarius* a été rattachée, comme prédit par les analyses de l'humérus distal et de l'ulna. Deuxièmement, les espèces arboricoles *Paranomalurus bishopi, Paranomalurus walkeri* et *Nonanomalurus soniae* présentent des adaptations liées à l'augmentation de la mobilité des membres, indispensables pour le déplacement arboricole et le grimper, mais aussi pour le vol plané chez *Paranomalurus bishopi* et *Paranomalurus walkeri*. Ainsi, les structures articulaires telles que le capitulum et la tête fémorale sont globuleuses et proéminentes, la trochlée courte et étroite afin de privilégier la mobilité à la stabilité augmentée chez les espèces terrestres et fouisseuses. Concernant l'adaptation au vol plané, l'ulna de *Paranomalurus bishopi* montre une largeur accrue de son processus olécrânien, qui reste court, morphologie retrouvée seulement chez les Anomalures africains actuels, nécessaire au développement d'une excroissance cartilagineuse pour l'insertion du patagium. Malgré la délimitation de catégories locomotrices claires liées à des traits morphologiques marqués, *Bathyergoides neotertiarius* et *Nonanomalurus soniae* ont été prédites comme terrestres (pour les deux espèces) et arboricole pour l'espèce fouisseuse sur la base de son humérus distal. Ces prédictions peuvent être dues au partage de caractères distincts entre

catégories locomotrices, comme le développement de l'*epicondylus medialis* ou bien la morphologie de la trochlée. Il s'avère donc nécessaire de prendre en compte l'histoire évolutive des espèces, qui auraient pu présenter des adaptations morphologiques légèrement différentes il y a 20 millions d'années comparé à aujourd'hui.

Concernant l'espèce *Diamantomys luederitzi*, les analyses ont permis de mettre en évidence non seulement un répertoire locomoteur varié, mais aussi une variabilité intra-spécifique notable. Cela n'est pas surprenant à la vue de la morphologie des spécimens mais aussi des caractères partagés entre les catégories locomotrices, notamment pour le maintien de la stabilité du membre antérieur. Cette variabilité soulève une question méthodologique par rapport à l'utilisation de la PFDA, analyse qui prend en compte les données moyennes par espèce, plutôt que les individuelles. En effet, dans le cas de *Diamantomys luederitzi,* son large répertoire locomoteur suggère une espèce généraliste, pouvant s'adapter à un environnement hétérogène, dont les caractères peuvent s'accorder avec des types de locomotion différents. On peut donc poser la question de la pertinence de l'utilisation de cette méthode pour l'analyse des espèces ubiquistes.

Bien que des espèces d'une taille similaire aient été en majorité sélectionnées pour ces analyses, certaines possèdent une taille bien inférieure ou supérieure à l'échantillonnage (*Idiurus macrotis*, *Tachyoryctes splendens* et *Thryonomys swinderianus*). Elles influencent l'aire des morphospaces, notamment dans la LDA basée sur les mesures, ce qui pourrait modifier les prédictions réalisées sur les fossiles. Même si la morphologie des espèces permet une discrimination des groupes locomoteurs, on observe tout de même un effet de taille au niveau de la répartition et la dispersion des morphospaces. Ainsi, il faudra réaliser ces analyses en testant l'allométrie, corrigeant les données et comparer avec les résultats de cette étude sur les prédictions des espèces miocènes, notamment sur les jeux de données des LDA.

Une des problématiques de ces analyses visait à tester l'apport de la morphologie crânienne pour une catégorisation du comportement locomoteur. Le modèle de prédiction réalisé sur les espèces actuelles montre une discrimination claire entre les morphospaces pour toutes les analyses, permettant de mettre en avant une morphologie typique des catégories locomotrices, cohérente avec les caractéristiques déjà décrites dans la littérature. Chez les terrestres et fouisseurs, le museau est long et large, avec les terrestres possédant le plus large. Quant aux arboricoles (qui incluent les sauteurs et planeurs), ils possèdent un museau court

et étroit. La hauteur du crâne est plus importante chez les fouisseurs, probablement lié à une différence de robustesse chez ces espèces qui utilisent très souvent leurs incisives pour creuser. Cette hauteur suit un gradient : la plus forte chez les fouisseurs, suivis par les terrestres et enfin les arboricoles. Les bulles auditives sont plus grandes chez les taxons fouisseurs, les plus petites chez les terrestres, avec une taille intermédiaire chez les arboricoles et planeurs. Enfin, la rangée dentaire jugale est plus longue chez les arboricoles avec la longueur maximale atteinte par les planeurs ; la plus courte chez les fouisseurs et intermédiaire chez les terrestres. Cette discrimination est assez robuste chez les espèces actuelles, avec des pourcentages de validité forts. Cependant, la prédiction qui classe *Diamantomys luederitzi* comme planeur soulève des questions concernant les caractères et structures utilisés mais aussi à la fiabilité de la méthode sur les prédictions des comportements locomoteurs des fossiles. Les points communs entre l'espèce Miocène et les espèces modernes appartenant à cette catégorie locomotrice concernent la longueur et l'orientation de la rangée dentaire jugale, ainsi que la taille des bulles auditives. Ces caractères sont pris en compte par la LDA utilisant la morphométrie géométrique qui n'intègre pas la totalité des attributs discriminant les catégories locomotrices actuelles des rongeurs. Cela pourrait ainsi induire un rapprochement de *Diamantomys luederitzi* des arboricoles planeurs, mais sur la base d'une liste de caractères incomplète, et biaisé par un autre signal tel qu'un lien avec le régime alimentaire. Ainsi, bien que le signal locomoteur soit bien présent dans le crâne, il serait intéressant de quantifier l'impact du régime alimentaire dans la structure de ce dernier et d'appliquer ce modèle aux espèces fossiles miocènes, afin d'identifier les caractéristiques typiques liées à ces variables écologiques.

Un autre enjeu de ces études morphométriques était de savoir s'il était pertinent d'utiliser les extrémités des os longs pour une analyse locomotrice et une prédiction sur les espèces fossiles. Les analyses réalisées sur les humérus distaux et les ulnae et fémurs proximaux ont permis de mettre en avant la possibilité de prédire un comportement locomoteur à partir de restes fragmentaires, ce qui permet une étude plus large des fossiles retrouvés jusqu'alors. Les espèces miocènes ont été rapprochées des catégories locomotrices prédites *a priori* sur la base de l'observation qualitative de leur morphologie dentaire et postcrânienne, permettant d'ajouter à la robustesse des prédictions. Concernant les rongeurs anomaluroïdes du genre *Paranomalurus* et l'espèce *Nonanomalurus soniae*, les analyses de leurs ulnae et fémurs

proximaux ont permis de différencier des caractéristiques propres au sein de la locomotion arboricole. Ces dernières sont confondues sur la base de leur fémur proximal et humérus distal, l'espèce planeuse *Paranomalurus bishopi* étant catégorisée comme arboricole (humérus distal) et l'espèce arboricole *Nonanomalurus soniae* comme planeuse (fémur proximal). Ainsi, l'étude anatomique des spécimens a permis de les distinguer, montrant l'importance de la complémentarité des études morphologiques et morphométriques pour la compréhension des adaptations arboricoles de ces espèces. Il serait ainsi intéressant de réaliser une étude morphométrique impliquant des taxons essentiellement arboricoles, effectuant un déplacement différent au sein de cet environnement comme par exemple les sauteurs, planeurs ou grimpeurs lents, afin de comprendre les adaptations morphologiques au sein même d'une catégorie locomotrice.

Partie III

Paléoenvironnements
et comparaisons inter-régionales

Chapitre 1 : Généralités et introduction à la géochimie isotopique

I. Introduction générale

Depuis de nombreuses années, les analyses isotopiques sont utilisées pour les reconstitutions paléoenvironnementales et écologiques. En effet, l'utilisation des isotopes stables du carbone (^{13}C, ^{12}C) et de l'oxygène (^{18}O, ^{16}O) permettent d'inférer des conditions environnementales et climatiques comme le type de végétation, la saisonnalité, l'humidité ou encore la température dans une localité donnée (Cerling *et al*., 1997). Cette approche a contribué à la mise en évidence de changements climatiques au cours du temps notamment par l'étude de différents taxons comme les grands mammifères herbivores (équidés, hippopotames ou suidés par exemple) ou encore l'utilisation de coquilles d'œufs fossiles de ratites (Cerling, 1992 ; Cerling *et al*., 1997 ; Segalen *et al*., 2006 ; Tipple et Pagani, 2007). Au cours de la croissance, la composition en isotopes stables du carbone et de l'oxygène des végétaux et des eaux de boisson consommées est enregistrée dans les tissus en cours de minéralisation des herbivores, et particulièrement au sein de l'apatite biogénique de l'émail dentaire, de la dentine et des os (Lee-Thorp *et al*., 1989). Ainsi, les analyses isotopiques du $\delta^{13}C$ et du $\delta^{18}O$ sont réalisées à partir de la bioapatite de ces structures, évaluant le rapport de ces isotopes stables au sein des groupements carbonates et/ou des phosphates de cette structure minéralisée.

Les compositions isotopiques des carbonates dans l'émail dentaire sont indicatrices de plusieurs paramètres selon le rapport mesuré. Premièrement, le $\delta^{13}C$ relevé chez les mammifères herbivores va être fonction de la nourriture consommée et notamment de la composition isotopique des plantes ingérées (plantes en C3, en C4 et CAM) dépendant de leur type de photosynthèse. Lors de la croissance de l'animal, les ressources apportées par l'ingestion de ces dernières vont être absorbées et utilisées par les tissus des os et des dents (émail et dentine) pour leur développement optimal. Ainsi, les compositions isotopiques de la végétation vont se refléter dans les tissus, donnant un rapport $\delta^{13}C$ fortement lié au type de plante consommé. L'assimilation du carbone par le métabolisme de l'animal va induire une différence entre les teneurs isotopiques initiales des plantes ingérées et les valeurs retrouvées dans les tissus minéralisés impactés par cette consommation. Cette différence est appelée

fractionnement isotopique, un paramètre variant selon les groupes d'étude en fonction des différences métaboliques et physiologiques de l'espèce.

De même, les teneurs en isotopes stables de l'oxygène sont fonction des eaux de boisson ingérées par l'animal. Ces eaux sont constituées des eaux de surface continentales ainsi que de l'eau présente dans les plantes consommées (eau foliaire). Les eaux de surface continentales sont contrôlées par les précipitations et l'évaporation, induisant un effet direct sur les valeurs du rapport isotopique $\delta^{18}O$. En effet, le $\delta^{18}O$ des eaux de surface augmente lors d'une augmentation de température et une diminution de l'humidité (Kohn et Cerling, 2002). En ce qui concerne les eaux des plantes consommées, leur $\delta^{18}O$ reflète celui des eaux contenues dans le sol via l'absorption racinaire. Ce dernier sera aussi fonction de l'évapotranspiration et de l'humidité du milieu, s'enrichissant en cas d'élévation de la température et de diminution de l'humidité relative de l'air (Kohn et Cerling, 2002). Un autre facteur à prendre en compte lors de l'interprétation des valeurs de $\delta^{18}O$ est la physiologie de l'animal. En effet, cette dernière influence la composition de l'eau de boisson ingérée par rapport à la masse corporelle de ce dernier (Jeffrey *et al*., 2015). Ainsi, l'eau corporelle des mammifères est reliée à l'eau ingérée (eau locale, eaux météoriques), via un fractionnement isotopique lié au métabolisme dépendant de l'espèce (Grimes *et al*., 2008). En effet, le $\delta^{18}O$ de l'eau de corps va être en équilibre constant entre l'oxygène entrant (eau de boisson, respiration) et sortant du corps de l'animal (respiration, urine, transpiration) (Grimes *et al*., 2008 ; Jeffrey *et al*., 2015 ; Barham *et al*., 2017).

Plusieurs analyses isotopiques sur le $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ des carbonates ont été réalisées sur la bioapatite de l'émail dentaire des grands mammifères herbivores récoltés dans les sites ougandais et namibiens (Roche, 2012). De par leur grande taille, ces espèces ont une capacité migratoire importante, induisant des caractéristiques isotopiques propres à un environnement régional. Malgré l'abondance des restes fossiles présents dans les sites, aucune analyse n'a été réalisée sur les rongeurs du Miocène inférieur d'Afrique orientale et d'Afrique australe. Pourtant, l'utilisation des rongeurs pour les reconstitutions environnementales possède de nombreux avantages. Premièrement, l'abondance des fossiles retrouvés dans les sites permet une résolution temporelle fine, augmentant la précision des reconstructions (Grimes *et al*., 2008). Deuxièmement, leur petite taille induit une capacité de migration restreinte, faisant des rongeurs de bons indicateurs d'environnement local

permettant de compléter les analyses réalisées chez les grands mammifères (Andrews, 1990 ; Roche, 2012). Enfin, la possibilité d'expérimentations sur les rongeurs actuels permet de connaitre les voies métaboliques et contrôles écologiques influençant la géochimie des tissus biominéralisés, informations nécessaires pour les inférences écologiques et environnementales chez les fossiles (Royer *et al*., 2013 ; Jeffrey *et al.*, 2015). Ainsi, l'utilisation de ce groupe apparaît pertinente pour enrichir les connaissances sur l'écologie des espèces d'intérêt ainsi que leur environnement durant le Miocène inférieur.

II. La structure de la dent chez les mammifères

1. Structure générale

Chez les mammifères, la dent est constituée de deux parties principales : la racine, située dans la majeure partie des cas à l'intérieur de la mâchoire, non visible, et la couronne, partie visible de cette structure. Plusieurs tissus minéralisés la constituent : la dentine, l'émail et le cément. La dentine constitue la majorité de la dent, et est recouverte dans la plupart des cas au niveau de la couronne dentaire par une couche d'émail. Le cément est généralement présent au niveau de la racine, recouvrant la dentine constituant cette dernière. Chez certaines espèces, le cément peut aussi recouvrir la couche d'émail, notamment au niveau des cavités et replis présents dans la forme globale de la dent. Au centre de la dentine, on retrouve les canaux et la chambre pulpaires, dans lesquels est présente la pulpe, tissu conjonctif constitué par les éléments cellulaires et vasculonerveux de la dent, permettant l'innervation et l'apport de nutriments (figure III.1.1). Chez les mammifères, les dents sont implantées dans la mandibule, au sein d'alvéoles (thécodontie). Elles sont maintenues par les ligaments parodontaux qui contiennent les récepteurs sensoriels (Hillson, 2005 ; Ungar, 2010).

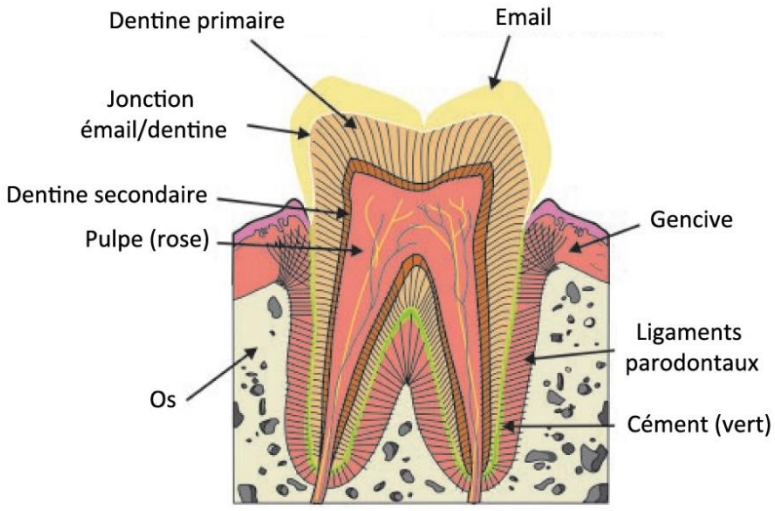


Figure III.1.1 : Structure de la dent chez les mammifères.

La plupart des mammifères sont dits « diphyodontes », caractéristique indiquant un remplacement de la première génération de dents formées au début de la croissance. Le temps d'éruption et de remplacement dentaire varie selon les espèces, allant d'un développement avant la naissance (comme chez le cochon d'inde *Cavia aperea*) à un développement des dents de lait dépassant les deux ans chez le chimpanzée (Ainamo, 1970 ; Zihlman et al, 2004; Ungar, 2010). Les dents de laits sont constituées des incisives, canines et prémolaires, auxquelles viennent s'ajouter les molaires, ces dernières étant définitives. Chez les mammifères, une seule génération de molaires est présente au cours de la vie de l'animal (Ungar, 2010).

Selon la hauteur de la couronne, une dent est dite « brachyodonte » ou « hypsodonte ». La brachyodontie est définie par la présence d'une couronne basse, aux racines au développement précoce, plus longues que la couronne dentaire, ainsi qu'une période de croissance courte. En opposition, l'hypsodontie représente une dent à couronne haute, aux racines plus petites que cette dernière. Les dents hypsodontes peuvent être à croissance limitée, induisant une usure poussée lors de la fin de la vie de l'animal ou à croissance continue, permettant un renouvellement de la dent dans les cas d'une ingestion de nourriture fibreuse ou d'utilisation dans l'élaboration de structures de vie telles que des terriers (Mones, 1982). Cette dernière forme est notamment observée chez les incisives des rongeurs à croissance continue, mais aussi chez certaines espèces possédant une denture jugale hypsodonte (Bathyergidae, Gerbillinae) (Hillson, 2005).

2. L'émail dentaire

a. Structure générale

Etant le tissu le plus dur et le plus minéralisé du corps, l'émail dentaire est constitué de 97% d'hydroxyapatite (phase minérale, **$Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$**), le reste représentant la part d'eau et de matière organique (Waters, 1980). L'hydroxyapatite composant l'émail dentaire est une hydroxyapatite carbonatée, présente aussi dans la composition minérale majoritaire des os (Figure III.1.2) (Elliott, 2002). Une simplification du type Z_{10} B_6 A_2 de la formule de l'hydroxyapatite est souvent adaptée pour nommer de façon simple les sites cristallographiques sièges de nombreuses substitutions élémentaires. Le calcium peut être remplacé par un grand nombre de cations. Les cations monovalents se substituent généralement aux Ca(I), les divalents et trivalents aux Ca(II). Des complexes anioniques peuvent remplacer les groupements phosphates, et du fluor, du chlore ou des carbonates aux hydroxyles. La quantité de carbonates (de 3 à 6%) présents au sein de la bioapatite diffère en fonction de la nature des tissus minéralisés (os ou dents). Les carbonates peuvent se substituer aux hydroxyles (site A) ou bien aux phosphates (sites B) (LeGeros et LeGeros, 1984 ; Elliott, 2002).

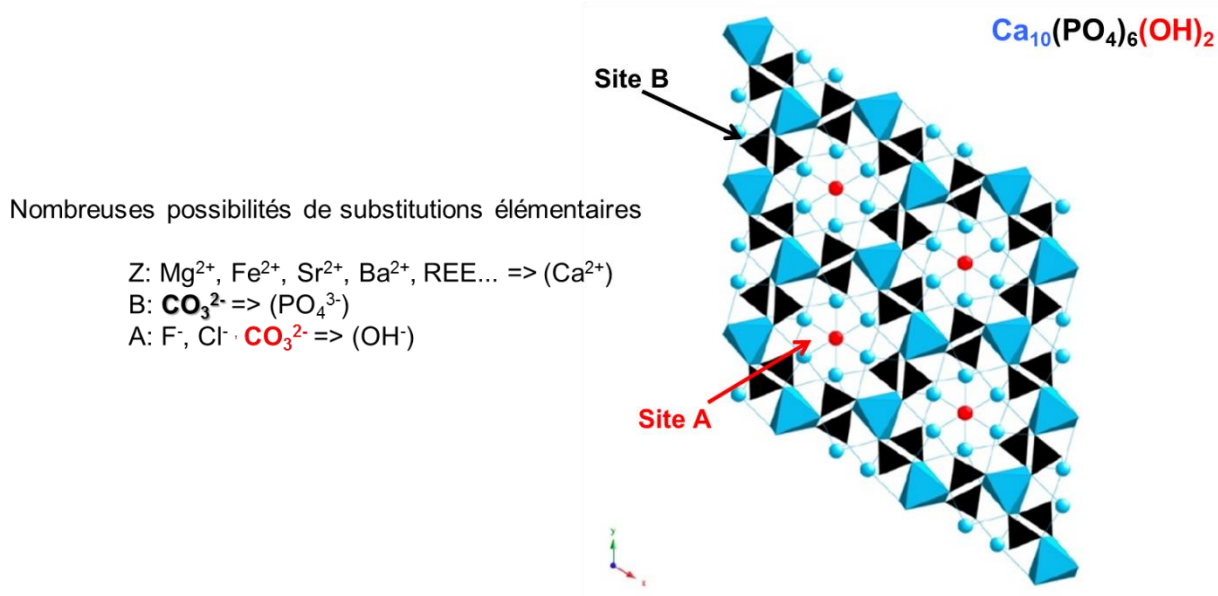


Figure III.1.2 : Structure de l'apatite biologique

Lors de sa formation, la matrice de l'émail est constituée d'environ 30% de protéines, dont 90% d'amélogénines, et 10% d'un mélange de tuftélines, améloblastines, de protéases de

sérine (impliquées dans la modification des amélogénines) ainsi que d'autres protéases. Au cours du développement, les protéines présentes ainsi que l'eau sont éliminées afin de former l'émail mature, par augmentation du contenu minéral et une diminution protéique jusqu'à 1%.

L'émail contient des cristallites, plus longues que celles de la dentine et du cément (au minimum 1600 nm), rassemblées pour former une masse cristalline dense et fine (Hillson, 2005). Ces dernières sont organisées en bandes larges de 4 à 12 µm, appelées « prismes », ces derniers pouvant être positionnés selon différentes orientations dans la couche d'émail mature. Plusieurs prismes se regroupent alors entre eux, et se prolongent de la jonction émail/dentine à la surface amélaire (figure III.1.3) (Ungar, 2010). La matrice organique se trouve à la périphérie de ces prismes, formant ainsi une gaine prismatique (Osborn et Ten Cate, 1983 ; Hillson, 2005).

Figure III.1.3: Structure de l'émail dentaire et organisation de l'email prismatique (P) et inter prismatique (IP) (d'après Ungar, 2010).

Le regroupement des prismes se fait selon 3 configurations différentes (figure III.1.4) (Boyde, 1965):

- Configuration 1 : les prismes d'émail sont cylindriques, enveloppés de l'émail interprismatique. La section transversale est circulaire, les prismes étant assimilés à des tunnels (Hillson, 2005 ; Ungar, 2010).
- Configuration 2 : les prismes d'émail sont sous forme de cylindres ouverts sur leur fond, la section transversale montrant ainsi une forme de U ou de fer à cheval. Les prismes sont arrangés en lignes verticales, séparées par une gaine d'émail interprismatique (Hillson, 2005 ; Ungar, 2010).
- Configuration 3 : Similaire à la configuration 2, il présente aussi des discontinuités au niveau de la périphérie. Cependant, les prismes sont arrangés en lignes

horizontales, de forme arrondie sur le dessus pour se resserrer inférieurement. L'émail interprismatique est présent seulement sous chaque tête bulbeuse des prismes les connectant à la rangée du dessous, via d'étroits ponts d'émail (Hillson, 2005 ; Ungar, 2010).

Selon les groupes étudiés, les configurations présentes dans l'émail ne sont pas les mêmes, et plusieurs modèles peuvent se retrouver au sein d'un même individu (Boyde, 1971, Hillson, 2005). En effet, la configuration 3 prédomine chez les Primates et les Carnivores, tandis que le modèle 2 est dominant chez le groupe des rongeurs, pouvant aussi présenter le type 3 (Hillson, 2005).

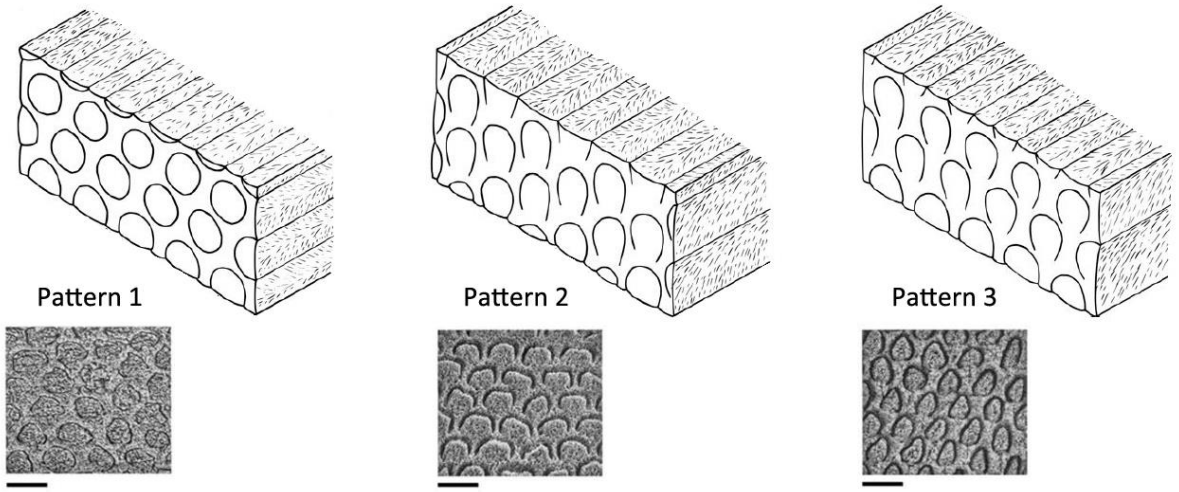


Figure III.1.4 : Configurations des prismes d'email au sein de la dent (d'après Hillson, 2005).

Des tubules de petite taille sont associés aux prismes, suivant la longueur de ce dernier à partir de la jonction émail/dentine sur toute l'épaisseur de la couche amélaire. Ces tubules sont en continuité avec les tubules dentinaires, possédant un diamètre allant de 0,2 à 2,5 µm (Boyde, 1989 ; Hillson 2005).

L'organisation des prismes dans l'émail permet la formation des différentes couches aux propriétés structurales caractéristiques, selon l'organisation, la forme ainsi que l'arrangement entre les prismes. Plusieurs types d'émail sont ainsi définis, comme par exemple l'émail radial (prismes dirigés vers l'extérieur et se prolongeant de la jonction émail/dentine à la surface de la dent) ou encore l'émail tangentiel ou irrégulier (Koenigswald et Clemens, 1992 ; Ungar, 2010). Une catégorie particulière d'organisation des prismes permet une augmentation de la résistance de la dent aux fractures, évitant la propagation des fissures : les bandes d'Hunter-

Schreger. Ces dernières résultent de la formation en directions opposées de couches de prismes adjacentes, dans un plan horizontal, vertical ou diagonal (Osborn, 1965; Pfretzschner, 1988; Ungar, 2010). Cette différence d'orientation permet ainsi de stopper la propagation une fissure le long d'un plan.

b. La formation de l'émail

L'émail se forme à partir de l'épithélium interne de l'émail, constitué d'une couche de cellules étroitement liées appelées améloblastes, qui en addition avec leur rôle dans la formation de ce tissu permettent la mise en place de ses patterns structuraux (Hillson, 2005). Les améloblastes sont des cellules longues, cylindriques et étroites, rassemblées au sein d'une gaine et connectées entre elles par une glu moléculaire appelée desmosomes. Au niveau de leur extrémité se situe un prolongement cytoplasmique, le processus de Tomes, impliqué dans la formation des prismes d'émail. L'amélogénèse est divisée en deux phases principales, **la production de la matrice** et **la maturation.** Durant la première phase de l'amélogénèse, les cristallites (fines et de petite taille) ainsi que la matrice organique se forment grâce aux améloblastes. Cette couche cellulaire migre vers l'extérieur de la jonction émail-dentine, sécrétant la matrice composée d'un tiers de minéral, un tiers de protéines (90% d'amélogénines) et un tiers d'eau, et possédant les mêmes caractéristiques structurales que l'émail totalement minéralisé. Au cours de la sécrétion matricielle, le nombre d'améloblastes actifs augmente, formant la matrice amélaire de manière appositionnelle (Hillson, 2005 ; Ungar, 2010).

La phase de maturation permet une élimination des protéines et de l'eau par les améloblastes, ainsi que l'augmentation de la taille des cristallites formées durant la phase de production de la matrice (figure III.1.5) (Hillson, 2005). Cette phase débute lorsque la matrice amélaire est sécrétée. Les molécules organiques d'amélogénine et tufteline restantes permettent la jonction des crystallites adjacentes, tandis que l'eau non absorbée par les améloblastes permet d'apporter une perméabilité ainsi qu'une compressibilité de l'émail (Maas et Dumont, 1999 ; Ungar, 2010).

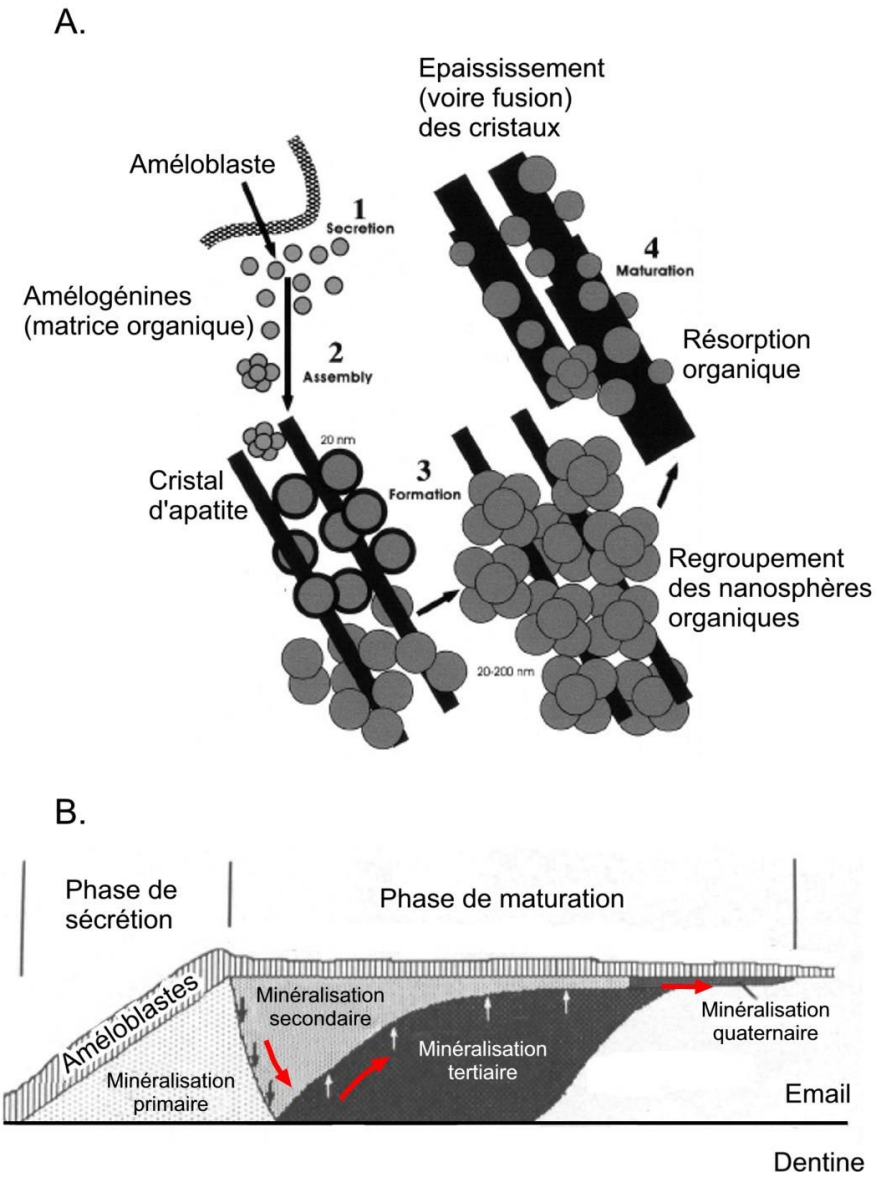


Figure III.1.5: Description des phases de sécrétion et de maturation de l'émail (modifiée d'après Fincham *et al.*, 1999 et Suga, 1989).

3. La dentine

a. Structure générale

La dentine est constituée de 70% d'hydroxyapatite (phase minérale), 20% de fibres de collagène (phase organique) ainsi que 10% d'eau (Waters, 1980). Ce tissu est plus souple que l'émail, dû à son pourcentage plus faible de structure minéralisée. Il est dominé par la présence de tubules calcifiés parallèles, s'étendant de la jonction émail/dentine vers l'intérieur de la dent, entre lesquels des tubules secondaires peuvent établir une connexion.

Au niveau de la couronne, la densité des tubules est plus forte, proche de la chambre pulpaire (Fosse et al, 1992 ; Schilke et al, 2000 ; Ungar, 2010). Ces structures peuvent être entourées d'une matrice : la dentine intertubulaire (Hillson, 2005).

La dentine est sécrétée par les odontoblastes. Dépendant de plusieurs facteurs tels que le temps de développement, l'histologie, ainsi que le contexte de formation, la dentine peut être primaire, secondaire ou tertiaire. La dentine primaire constitue la majeure partie des racines et de la couronne. Elle est divisée en deux parties principales :

- **Le manteau dentinaire** : cette couche est fine, moins minéralisée que la dentine circumpulpaire et possède une magnitude de fibres de collagène plus importante que cette dernière. Elle se forme proche de la couche d'émail présente à la surface de la dent.
- **La dentine circumpulpaire** : cette couche est plus épaisse et minéralisée que le manteau dentinaire. La magnitude des fibres de collagène est plus faible ce dernier. La dentine circumpulpaire se forme autour des canaux et chambre pulpaires.

Lorsque la dent est assez développée pour entrer en occlusion, la formation de la dentine est ralentie, tout en continuant sa formation. Ainsi, la dentine formée durant ce ralentissement est la dentine secondaire. Au cours du temps, cette dentine peut remplir la chambre pulpaire. Les tubules formés dans la dentine secondaires sont en continuité avec ceux de la dentine primaire.

Enfin, la dentine tertiaire possède un rôle réparateur et réactionnaire. En effet, cette dernière résulte de la dégradation de la pulpe par des facteurs externes, tels que des cassures ou bien la présence de caries. Lors de la vie de l'animal, les dents s'usent par la mastication de la nourriture. Ainsi, lorsque l'émail est usé, de la dentine tertiaire peut se former, permettant de bloquer les extrémités des tubules communiquant entre la surface et la chambre pulpaire (Dixon, 2002 ; Goldberg et Smith, 2004 ; Ungar, 2010).

b. Formation de la dentine

La dentinogénèse débute légèrement avant le début de l'amélogénèse. La formation de la dentine se réalise en deux phases : une **phase de sécrétion d'une matrice organique (prédentine)** ainsi que la **minéralisation**. Contrairement à l'émail, la matrice organique n'est

pas remodelée, et reste dans le tissu entièrement formé. La première couche de dentine formée est située sous les cuspides, appelée manteau dentinaire. Cette matrice est formée via les odontoblastes, ces derniers possédant des extensions cytoplasmiques terminales se ramifiant et se branchant au niveau des tubules dentinaires. Parallèle aux tubules se trouvent des fibres de collagène appelées fibres de Von Korff. Suite au dépôt du manteau dentinaire, la matrice de dentine circumpulpaire est formée (Jones et Boyde, 1984 ; Hillson, 2005). Lors du premier dépôt, la dentine se forme en couches coniques s'empilant entre elles. Ces dernières sont de plus en plus épaisses, dû à l'activation d'un nombre plus important d'odontoblastes au cours du développement, permettant ainsi de remplir les contours de la couronne. Suite à cette formation, la sécrétion de dentine s'arrête au niveau de l'apex de la couche, pour laisser place à une croissance de couches obliques à la périphérie de la dent, permettant la délimitation de la chambre pulpaire ainsi que des canaux lors du développement racinaire (Hillson, 2005 ; Ungar, 2010).

La phase de minéralisation permet l'embranchement des cristallites dans les vésicules matricielles, ainsi que leur croissance au sein de ces vésicules. Ces dernières sont formées dans la matrice intertubulaire. Une fois leur croissance radiale achevée, les cristallites percent des parois des vésicules matricielles dans toutes les directions, pour former un corps sphérique appelé calcosphérites (Schmidt et Keil, 1971 ; Hillson, 2005). L'amas de calcosphérites permet la formation d'un complexe cristallin, dont la taille de ces structures est régulée par le développement des autres corps de calcosphérites adjacents.

4. Le cément

a. Structure générale

Le cément est constitué d'environ 65% d'hydroxyapatite, 23% de matière organique ainsi que 13 % d'eau (Waters, 1980). Il recouvre la racine et dans certains cas la couronne. L'épaisseur de cette couche varie en fonction des espèces, le dépôt étant continu tout au long de la vie de l'animal (Hillson, 2005). Le cément possède deux tissus distincts :

- **Le cément intermédiaire** : la couche la plus profonde, en contact direct avec la dentine. La couche est fine (≈10 µm) et permet de sceller les tubules présents dans la dentine. Ce tissu possède de l'énaméline (protéine retrouvée dans la matrice de l'émail), le

rendant plus dur et plus calcifié que la dentine qu'il entoure (Harrison et Roda, 1995 ; Bosshardt et Selvig, 1997 ; Ungar, 2010).

- **Le cément dentaire** : cette couche plus épaisse recouvre le cément intermédiaire, la racine et la couronne chez certains mammifères. La partie organique de ce tissu est constituée principalement de collagène (Ungar, 2010).

Parmi la matière organique se trouve du collagène à hauteur de 21%, provenant de fibres extrinsèques incorporées via les ligaments parodontaux ainsi que de fibres intrinsèques formées par les cellules responsables de la formation du cément, les cémentoblastes.

b. Formation du cément

Le cément intermédiaire est formé après la stimulation de la formation de la dentine racinaire par la couche épithéliale interne de la racine. Ce dernier permet ainsi de clôturer les tubules dentinaires, devenant plus minéralisé que la dentine qu'il entoure ainsi que les autres couches de cément formées *a posteriori*. Lorsque la formation de cément est complète, les cellules dégénèrent et migrent à l'intérieur des ligaments parodontaux (Ungar, 2010). Suite à cette phase, les cémentoblastes présents au niveau des ligaments débutent la formation du cément dentaire autour du cément intermédiaire, ainsi que sur la couronne chez certains mammifères comme certains rongeurs mais aussi les équidés. Ces couches permettent le dépôt d'un pré-cément constitué d'une matrice riche en collagène. Alors qu'une partie des fibres de collagène sont minéralisées, une autre forme des amas de fibres extrinsèques via les fibroblastes, et s'attachent aux fibres parodontales, permettant l'ancrage de la dent dans la mâchoire (Hillson, 2005 ; Ungar, 2010).

III. Les isotopes stables en domaine continental

1. Généralités

Un élément chimique est défini par le nombre de protons et de neutrons qu'il porte au niveau de son noyau. Il peut être divisé en plusieurs isotopes, qui portent le même nombre de protons, mais un nombre de neutrons différent. Sharp (2017) précise la définition d'un isotope comme étant une forme particulière d'un élément définie par un nombre spécifique de neutrons, permettant ainsi de prendre en compte l'existence d'éléments mono isotopiques.

La plupart des éléments du tableau périodique possèdent plusieurs isotopes naturels, dits « stables » lorsque leur abondance isotopique naturelle relative ne varie pas au cours du temps, et « radioactifs » lorsqu'ils subissent l'effet de la désintégration radioactive. L'oxygène et le carbone possèdent respectivement trois et deux isotopes stables, le ^{12}C étant le plus abondant naturellement pour le carbone, et le ^{16}O pour l'oxygène (Tableau III.1.1) (Sharp, 2017).

Tableau III.1.1: Isotopes stables du carbone et de l'oxygène et leur abondance relative (Sharp, 2017)

Eléments	**Numéro atomique**	**Nombre de neutrons**	**Isotopes**	**Abondance relative (%)**
CARBONE	6	6	^{12}C	98,89
		7	^{13}C	1,11
OXYGENE	8	8	^{16}O	99,76
		9	^{17}O	0,04
		10	^{18}O	0,2

L'isotope lourd (^{18}O et ^{13}C dans le cas de l'oxygène et du carbone) est plus rare dans la nature, comparé à l'isotope léger. Conventionnellement, le rapport isotopique correspond au rapport de l'isotope lourd sur celui de l'isotope léger tel que $^{13}C/^{12}C$ et $^{18}O/^{16}O$ (Sharp, 2017). Les différences de masse entre les isotopes induisent des propriétés physiques variables, traduites par des comportements différents de partage dans les processus physiques, chimiques ou biologiques. Ainsi, certains isotopes du carbone et de l'oxygène sont transférés préférentiellement entre les molécules intervenant dans la précipitation du carbonate. Ce processus s'appelle le **fractionnement isotopique** (voir synthèse dans Sharp, 2017), qui peut être établi lors de processus cinétiques ou bien à l'équilibre.

Le fractionnement isotopique à l'équilibre peut être considéré comme résultant de l'effet de la masse atomique sur les énergies de liaison. En effet, lors de la substitution d'un isotope léger par un isotope lourd, la résistance des liaisons est affectée. L'énergie nécessaire pour casser une liaison est légèrement plus élevée pour les isotopes lourds, permettant la prédiction du fractionnement isotopique entre deux phases (Sharp, 2017). Ce paramètre dépend de la température. Le facteur de fractionnement isotopique se définit comme tel :

$$\alpha_{A\text{-}B} = R_A/R_B$$

Où R est le rapport entre les teneurs des deux isotopes stables du produit A sur le même rapport pour le produit B.
Un facteur d'enrichissement isotopique peut aussi être calculé, prenant en compte les mêmes rapports, exprimé en part pour mille (‰) :

$$\boldsymbol{\varepsilon = [(R_A/R_B)-1]*1000}$$

Les effets de fractionnement isotopique cinétique sont communs, les magnitudes étant comparables ou souvent plus grandes que celles attribuées au fractionnement à l'équilibre. Ces effets sont irréversibles et associés à des processus rapides incomplets ou unidirectionnels tels que des réactions d'évaporation, de diffusion ou de dissociation (Sharp, 2017).

Les teneurs en isotopes d'un élément dans un composé sont calculées selon un rapport exprimé en part pour mille (‰), noté **δ** (McKinney *et al*, 1950 ; Sharp, 2017). Ce rapport permet de comparer l'abondance d'un isotope dans un échantillon d'intérêt avec celle d'un étalon de référence. La valeur de delta est donnée par l'équation suivante :

$$\delta = \left(\frac{Rx - Rstandard}{Rstandard}\right) * 1000$$

Où R est le ratio de l'abondance de l'isotope lourd sur l'isotope léger, « x » correspondant à l'échantillon d'intérêt de l'étude. En ce qui concerne les isotopes de l'oxygène et du carbone, les équations s'écrivent ainsi comme tel :

$$\delta = \left(\frac{[13C/12C]éch\ - [13C/12C]std}{[13C/12C]std}\right) * 1000$$

$$\delta = \left(\frac{[18O/16O]éch\ - [18O/16O]std}{[18O/16O]std}\right) * 1000$$

Une valeur positive de δ indique un ratio d'isotope lourd sur l'isotope léger plus grand dans l'échantillon d'étude que dans l'échantillon standard, traduisant donc un enrichissement en isotope lourd dans l'échantillon analysé (Sharp, 2017).

Il existe une relation entre le facteur de fractionnement isotopique et le rapport isotopique pour deux composés A et B : $\boldsymbol{\delta_A - \delta_B = \Delta_{A-B} = \ln\alpha_{A-B} * 1000}$.

La valeur du rapport isotopique δ est donnée par un spectromètre de masse, cette valeur étant mesurée par rapport à la composition isotopique d'un gaz de référence (standard de travail). Cette référence utilisée pour l'analyse des carbonates est le standard Pee Dee Belemnite P.D.B.1 (issu de la calcite d'une *Belemnita americana* de la Pee Dee Formation du Crétacé de la Caroline du Sud). Ce standard n'existant plus, les analyses réalisées à l'Institut des Sciences de la Terre de Paris (Sorbonne Université) sont faites à partir d'un standard calibré par rapport au P.D.B.1 : le Mills (marbre de Carrare), dont le rapport P.D.B.1 est connu.

En ce qui concerne les analyses des eaux, les compositions isotopiques de l'oxygène sont données en P.D.B.1 par le spectromètre de masse et exprimées en S.M.O.W (Standard Mean Oceanic Water) lors de l'étude des résultats. Il est possible de passer de l'échelle P.D.B.1 vers l'échelle S.M.O.W. via une équation établie par Coplen *et al.* (1983) :

$$\delta^{18}O_{S.M.O.W} = 1{,}03092 * \delta^{18}O_{P.D.B.1} + 30{,}92‰$$

2. Les isotopes stables du carbone : les plantes actuelles

Actuellement, les plantes sont réparties selon un climat particulier, développant des mécanismes d'adaptation aux environnements qu'elles occupent. Selon ces dernières, les rapports isotopiques en $\delta^{13}C$ vont varier, et se refléter dans l'apatite biogénique des espèces les consommant (Figure III.1.6) (DeNiro et Epstein, 1978). Ces différences isotopiques sont liées au type de photosynthèse réalisé : ce mécanisme permet la transformation CO_2 atmosphérique en composé organique, notamment en glucides, en utilisant l'énergie solaire ainsi que l'eau disponible. Ainsi, les plantes actuelles sont divisées en plusieurs catégories selon le type de photosynthèse utilisé : les plantes en C3, les plantes en C4 et les plantes CAM.

Premièrement, les plantes en C3 possèdent un cycle photosynthétique réalisé dans le mésophile, via le cycle de Calvin-Benson, dans lequel l'enzyme RubisCO (rubilose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygénase) permet l'incorporation CO_{2atm}. Le composé organique issu de ce cycle est un composé à 3 carbones, l'acide phosphoglycérique, d'où le nom donné à cette catégorie végétale (Ehleringer, 1979). Elles sont présentes dans les environnements plus froids et humides et notamment en milieux tempérés, possédant un régime de pluies d'hiver. On les retrouve aussi dans les environnements fermés tels que les forêts ou les bois.

Les valeurs isotopiques des plantes C3 sont les plus négatives (δ^{13}Cmoyen ≈ -27‰) (Cerling, 1984 ; Cerling et Quade, 1993 ; Jeffrey *et al*., 2015).

Les plantes en C4 présentent un cycle photosynthétique plus complexe que les plantes en C3, ayant lieu dans le mésophile et la gaine péri vasculaire. Deux cycles sont mis en jeu, le cycle de Hatch-Slack et le cycle de Calvin-Benson (Hatch et Slack, 1966 ; Ehleringer, 1979). Débutant par la captation de CO_2 via la PEP-carboxylase, le carbone minéral va être transformé en composé à 4 carbones : l'oxaloacétate. La dégradation de ce composé est par la suite réalisée, rejetant du CO_2 qui sera capté par la RubisCO, et intégré dans le cycle de Calvin. Ainsi, le milieu cellulaire des plantes en C4 est concentré en carbone, permettant à ces espèces de se développer dans des milieux à faible teneur en CO_2 (Sage, 1999). Elles sont présentes dans les environnements plus ouverts, plus arides et chauds tels que les milieux tropicaux ou encore les savanes et représentées essentiellement par les graminées tropicales. Elles possèdent les valeurs isotopiques les plus élevées (δ^{13}Cmoyen ≈ -13‰) (Cerling, 1984, Cerling et Quade, 1993 ; Jeffrey *et al*., 2015).

Le dernier type de plantes est représenté par les plantes CAM, végétation retrouvée essentiellement dans les déserts. Elles sont actuellement représentées par les succulentes et plantes grasses. Leur rapport isotopique δ^{13}C est situé à l'intermédiaire des plantes C3 et C4, et recouvre les valeurs les plus négatives des C4 et les plus positives des C3 (Cerling, 1984 ; Cerling et Quade, 1993 ; Jeffrey *et al*., 2015). Cet intervalle de variation est dû à l'utilisation des mécanismes C3 et C4 en fonction du moment de la journée (cycle nocturne/diurne), permettant une résistance aux conditions désertiques extrêmes (O'Leary, 1981).

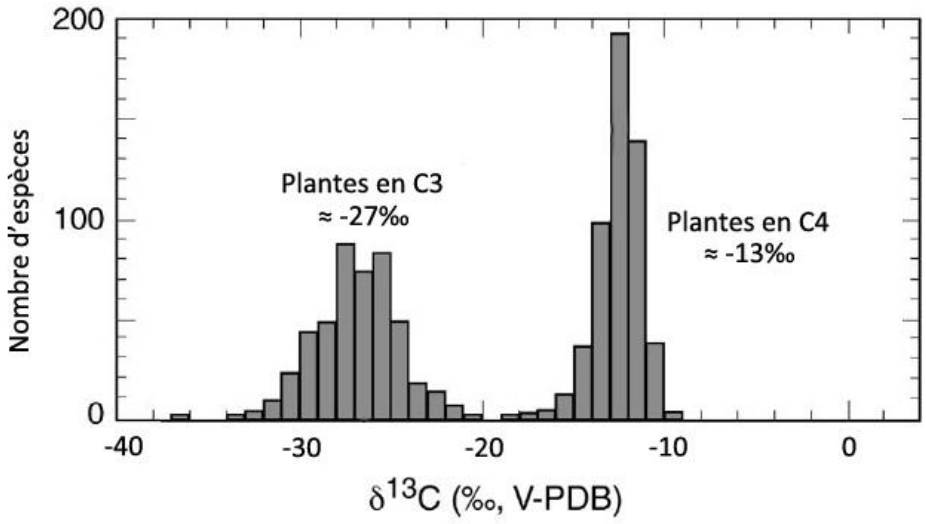


Figure III.1.6 : La variabilité isotopique en $\delta^{13}C$ des plantes en C3 et C4 en milieu naturel (d'après Kohn et Cerling, 2002).

3. Les isotopes stables de l'oxygène : le $\delta^{18}O$

Le rapport isotopique de l'oxygène $\delta^{18}O$ de l'apatite biogénique dépend de plusieurs mécanismes physiologiques influençant les teneurs en oxygène dans l'organisme. En effet, l'oxygène environnemental va être incorporé via les groupements phosphates et carbonates et précipiter à l'équilibre avec les fluides corporels par l'intermédiaire de processus de fractionnement isotopique (Longinelli, 1984; Iacumin *et al*., 1996; Lécuyer *et al*., 1996 ; Lécuyer *et al*., 1999). La composition isotopique des fluides corporels est liée à plusieurs mécanismes de flux entrants et sortants, tels que la respiration, l'ingestion d'eau de boisson et d'eau issue de la nourriture consommée (flux entrants) ainsi que la transpiration, la miction et la défécation (flux sortants) (Figure III.1.7) (Kohn et Cerling, 2002). Le $\delta^{18}O$ atmosphérique étant constant (≈ 24‰), la composition isotopique des apatites biogéniques sera dépendante de la composition de l'eau de boisson ainsi que de l'eau présente dans la nourriture ingérée (Kroopnick et Craig, 1972).

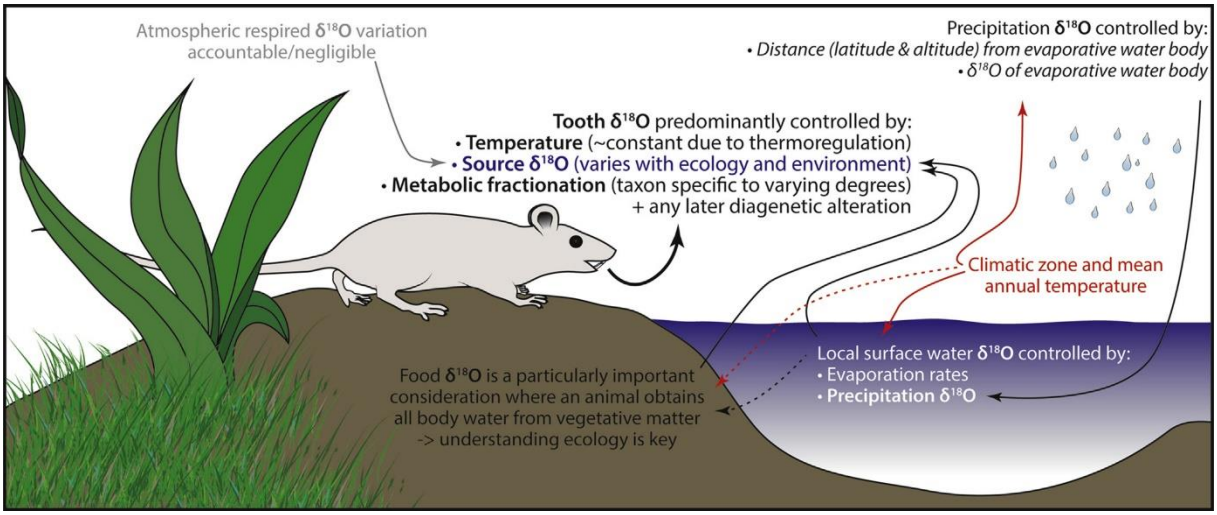


Figure III.1.7 : Les différents facteurs environnementaux et métaboliques agissant sur le $\delta^{18}O$ (Barham *et al.*, 2017).

L'eau de boisson ainsi que l'eau métabolique issue de la nourriture possèdent des compositions isotopiques dépendant de celle des eaux météoriques, et notamment de celle des eaux des précipitations (Dansgaard, 1964 ; Gat, 1996). Ces dernières vont présenter un $\delta^{18}O$ d'une amplitude d'environ 30‰ à l'échelle de la planète (Figure III.1.8) (Bowen et Wilkinson, 2002), dépendant de la latitude, l'altitude, l'intensité des précipitations ainsi que le positionnement en fonction de la ligne de côte (Dansgaard, 1964).

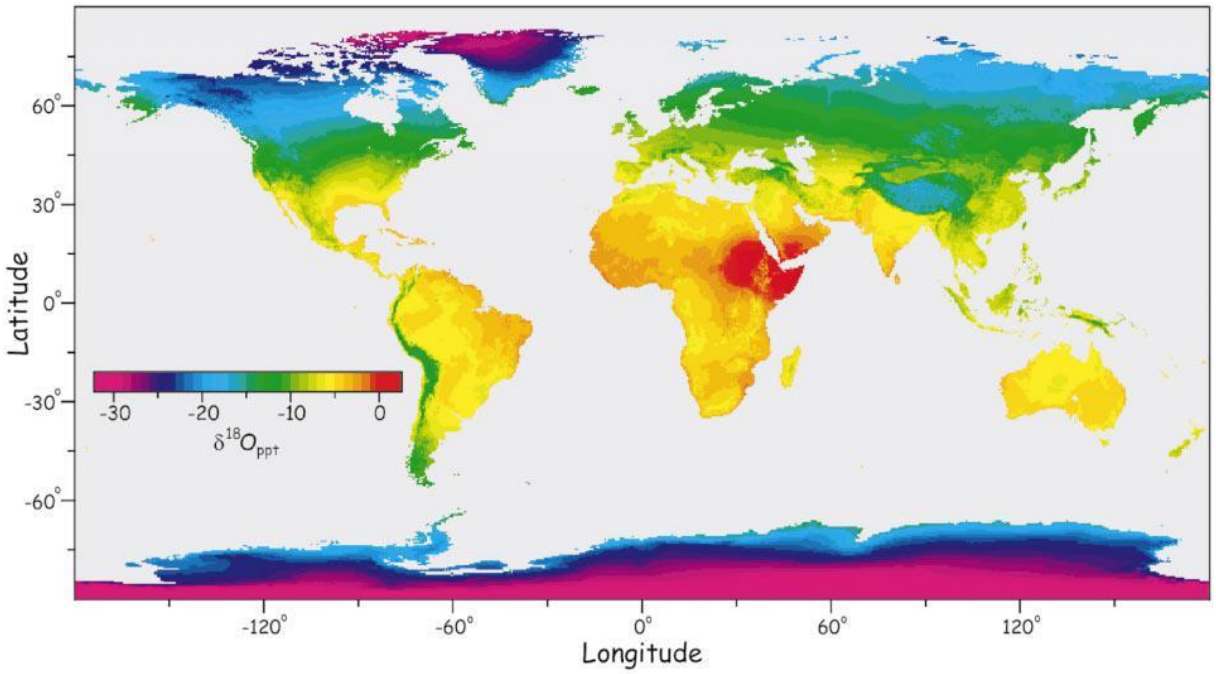


Figure III.1.8 : Répartition mondiale du $\delta^{18}O$ moyen annuel des précipitations actuelles (VSMOW) (Bowen et Wilkinson, 2002).

La composition isotopique de l'eau consommée est issue des eaux de surface constituées des eaux météoriques. Un fractionnement isotopique des eaux de surface est présent, essentiellement lié à l'évaporation, induisant un enrichissement en ^{18}O de ces dernières par rapport aux eaux des précipitations (Dansgaards, 1964 ; Craig et Gordon, 1965). Aussi, l'eau contenue dans la nourriture consommée et principalement l'eau foliaire va refléter le $\delta^{18}O$ des eaux du sol par absorption racinaire. De même que pour l'eau de surface, son $\delta^{18}O$ va être plus positif dû à l'enrichissement en ^{18}O causé par l'évaporation (Craig et Gordon, 1965). De plus, le $\delta^{18}O$ de l'eau foliaire va être plus élevé dû à l'action supplémentaire de l'évapotranspiration au niveau des feuilles de la plante, élévation plus importante avec une température élevée et une humidité relative de l'air plus faible (Dongmann *et al*., 1974 ; Kohn *et al.*, 1996).

IV. Matériel et méthodes des analyses géochimiques

Les analyses géochimiques ont été réalisées à l'Institut des Sciences de la Terre de Paris, UMR 7193 – Sorbonne Université-CNRS, Campus Pierre et Marie Curie (Sorbonne Université), au sein de l'équipe PPB (Paléoenvironnements, Paléoclimats, Bassins).

1. Spécimens d'étude

Les analyses géochimiques ont été réalisées à partir de molaires isolées retrouvées dans les sites ougandais de Napak IV, V, XV, XXX et XXXI (n=88) ainsi que dans les sites namibiens de Langental, Elisabethfeld et Grillental (n=26) (Tableaux III.1.2 et III.1.3). Les molaires isolées n'ont pas pu être catégorisées (M/m1, M/m2 ou M/m3), leurs caractéristiques empêchant une bonne détermination de ces dernières, en fonction du matériel disponible.

Tableau III.1.2 : Nombre d'échantillons utilisés par espèce pour les localités ougandaises.

Espèces	Napak IV	Napak V	Napak XV	Napak XXX	Napak XXXI
Diamantomys luederitzi	22	18	14	3	4
Paranomalurus bishopi	7	2	3	0	0
Nonanomalurus soniae	4	2	2	0	1
Renefossor songhorensis	3	2	1	0	0
Total	36	24	20	3	5

Tableau III.1.3 : Nombre de spécimens utilisés par espèce pour les localités namibiennes.

Espèces	Grillental	Langental	Elisabethfeld
Diamantomys luederitzi	6	0	3
Bathyergoides neotertiarius	1	10	6
Total	7	10	9

Afin d'avoir un échantillonnage de référence, des spécimens actuels ont été ajoutés aux analyses (n=30), provenant de différentes régions d'Afrique subsaharienne (Ouganda, Congo et Kenya). Ces derniers sont issus des collections du Royal Museum of Central Africa de Tervuren. Les spécimens sélectionnés possèdent un comportement alimentaire reflétant celui supposé *a priori* pour les espèces fossiles, d'où l'intérêt de l'étude de ces échantillons. Ces derniers sont ainsi représentés par les espèces *Thryonomys swinderianus* (Grand Aulacode, n=28), *Cryptomys amatus* (Petit rat-taupe solitaire, n=1), *Anomalurus jacksoni* (Anomalure de Derby, n=1) et *Tachyoryctes splendens* (Rat-taupe d'Afrique de l'Est, n=1).

En ce qui concerne l'espèce *Thryonomys swinderianus*, des spécimens adultes et juvéniles (estimés à moins de 9 mois sur la base de la m3 en éruption) ont été sélectionnés. Les autres espèces ne comprenaient que des spécimens adultes pour lesquels toutes les molaires étaient à un état d'usure avancé.

2. Protocole d'étude des spécimens fossiles

Les spécimens ont été nettoyés à l'aide d'aiguilles puis d'ultrasons durant 20 minutes afin d'enlever toute substance susceptible de fausser les analyses isotopiques (matière organique, résidus). Les racines ont été retirées via l'utilisation d'une fraise de dentiste et d'un dremel, sous loupe binoculaire. Après nettoyage, les molaires ont été broyées dans un mortier en agate puis transférées à l'état de poudre dans un tube. Entre chaque broyage, le mortier a été nettoyé avec de l'acide chlorhydrique 10% puis rincé à l'eau déminéralisée.

Le traitement utilisé est adapté du protocole de Sponheimer 1999 afin de tenir compte de la faible teneur de poudre récoltée après broyage (44 mg en moyenne pour une perte de 19 % due au broyage). Afin d'éliminer les carbonates secondaires issus de la diagénèse et pouvant influer sur les valeurs des rapports isotopiques, un traitement des échantillons est nécessaire avant analyse. Le traitement a été réalisé avec 1,5 ml d'acide acétique à 0.1mol/L (0.6%). Après

homogénéisation, les tubes sont placés sur un hémomixeur (BR 1000 Rocker), à température ambiante durant 15 minutes.
Le tube est passé par la suite à la centrifugeuse durant 3 minutes à 14000 RPM (eppendorf Centrifuge 5424).
Pour le rinçage, 1,5 ml d'eau distillée sont ajoutés. Le tube est passé à la centrifugeuse durant 3 minutes, toujours à 14000 RPM. Cette étape est à réaliser 7 fois pour un rinçage optimal de l'échantillon fossile. A la fin de cette opération, les échantillons sont placés à l'étuve pour séchage.

Plusieurs pesées ont été réalisées au cours du protocole afin d'évaluer la perte engendrée par le traitement, à l'aide d'une balance de précision Sartorius CP 224S:

- Une pesée des spécimens avant nettoyage
- Une pesée de l'échantillon après nettoyage
- Une pesée de l'échantillon après enlèvement des racines
- Une pesée de l'échantillon après broyage
- Une pesée de l'échantillon après traitement

Les valeurs associées à ces dernières ainsi que celles indiquant la perte de matériel due au traitement sont disponibles en annexe 4. La perte moyenne de matériel est de 26 %.

3. Protocole d'étude des spécimens actuels

Le traitement des échantillons actuels a été réalisé selon le protocole de Sponheimer, 1999 utilisé par Jeffrey *et al*, 2015.
Les molaires (m2) ont été extraites des mandibules pour *Thryonomys swinderianus*. Pour les autres espèces, toutes les dents jugales ont été analysées quand disponibles (p4 à m3). En ce qui concerne *Cryptomys amatus*, toutes les dents jugales (p4 à m3) ont été rassemblées en un seul échantillon, la quantité de matériel pour chaque dent étant insuffisante pour analyse.
Dans un premier temps, les échantillons ont été nettoyés à l'aiguille puis aux ultrasons. La racine a été retirée à l'aide d'un dremel.
Les dents ont été broyées dans un pilon-mortier en agate, rincé entre chaque utilisation avec du HCl 10% et de l'eau déminéralisée.
5 mg de poudre pour chaque échantillon ont été extraits, auxquels j'ai ajouté 2mL d'eau de javel NaClO diluée à 2% pour une réaction à température ambiante durant 30 minutes afin

d'éliminer toute trace de matière organique. L'échantillon est par la suite rincé 3 fois à l'eau déminéralisée et passé à la centrifugeuse durant 9 minutes (14000 RPM).
Une fois les échantillons rincés, 2 ml d'acide acétique ont été ajoutés pour l'élimination des carbonates secondaires, pour une réaction durant 15 minutes. Ces derniers ont été rincés 3 fois, puis déposés à l'étuve pour séchage.

4. Analyse du signal isotopique des échantillons

Un spectromètre de masse (Thermo Fisher Scientific - Kiel IV Carbonate Device couplé Delta V en mode Dual Inlet) a été utilisé pour l'analyse du signal isotopique du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'oxygène ($\delta^{18}O$). En ce qui concerne les spécimens fossiles, entre 600 et 800 µg de poudre ont été prélevés par échantillon, avec un triplicat pour une vérification de la reproductibilité de l'analyse par le spectromètre. Pour les espèces actuelles, une masse entre 1 et 2.1 mg a été prélevée en fonction de la quantité restante après traitement. La poudre prélevée a été insérée dans des vials utilisés pour la spectrométrie.
Deux standards (interne et international) ont été utilisés (Marceau et NBS19 Limestone $CaCO_3$) tous les 10 échantillons afin de s'assurer du bon calibrage du spectromètre de masse (masse prélevée entre 20 et 80 µg, calibration à deux points). La précision du spectromètre de masse est de 0,02‰ pour le $\delta^{13}C$ et de 0,07‰ pour le $\delta^{18}O$.
Une fois les vials insérés dans le spectromètre de masse, 10 gouttes d'acide ortho phosphorique sont ajoutées dans chaque échantillon, la réaction est réalisée durant 10 minutes à 70°C. Le CO_2 issu de cette réaction est par la suite analysé, nous donnant ainsi les valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ recherchées pour chaque spécimen, par rapport au standard Vienna Pee Dee Belemnite. Les données isotopiques de l'oxygène ont été converties en SMOW via l'équation de Coplen *et al*., 1983 pour une meilleure visibilité lors des comparaisons avec les données antérieurement recueillies : $\mathbf{\delta^{18}O_{(VSMOW)} = 30,92 + 1,03092 * \delta^{18}O_{(VPDB)}}$.

5. Traitement des données

Pour pouvoir utiliser les valeurs obtenues à des fins comparatives avec les espèces actuelles, il faut prendre en compte la variation du rapport isotopique $\delta^{13}C$ du CO_2 atmosphérique au cours du temps. En effet, pour les fossiles, les valeurs du $\delta^{13}C$ enregistrées par le spectromètre de masse sont liées au CO_2 atmosphérique du Miocène inférieur. Ainsi, ces valeurs sont en fonction du CO_2 atmosphérique de cette époque, ce dernier possédant un

rapport isotopique $\delta^{13}C$ propre au Miocène inférieur. Afin de pouvoir comparer les valeurs obtenues dans cette analyse à celles obtenues pour les plantes africaines actuelles, il convient donc de les corriger en fonction de la période de vie des spécimens analysés et le CO_2 atmosphérique actuel. Aujourd'hui, le rapport isotopique $\delta^{13}C$ correspond à celui de l'ère industrielle, c'est-à-dire -8.5 ‰ (ESRL, 2011). Il est possible d'évaluer la valeur moyenne du $\delta^{13}C$ du CO_2 atmosphérique lors du Miocène inférieur, à partir des estimations réalisées par Tipple *et al*. 2010 de l'évolution du $\delta^{13}C$ du CO_2 au cours du Cénozoïque. Ces estimations sont issues de l'étude de la composition isotopique des CO_3 des foraminifères benthiques préservés dans les sédiments océaniques. La valeur du rapport $\delta^{13}C$ est évaluée à -6‰ (Roche, 2012). Ainsi, j'ai soustrait 2,5 ‰ à chaque résultat obtenu pour les spécimens fossiles *in fine* afin de rendre possible les comparaisons avec le rapport $\delta^{13}C$ des espèces actuelles, afin d'obtenir une reconstitution environnementale pertinente. Les résultats obtenus sont disponibles en annexe 5.

Le $\delta^{13}C$ de l'émail dentaire reflète la composition isotopique de la nourriture consommée avec un facteur d'enrichissement isotopique lié au métabolisme de l'animal. Ce fractionnement Δ n'est pas égal chez tous les groupes, car il dépend du fonctionnement métabolique de chaque espèce : il est lié à la taille ainsi qu'au type de nourriture consommée. Si l'on veut reconstituer les environnements de vie des fossiles analysés, il est nécessaire de rétablir à partir des valeurs données par les analyses isotopiques le rapport $\delta^{13}C$ des plantes ingérées. Pour se faire, il faut donc ajouter la valeur du fractionnement correspondant au groupe étudié aux résultats issus des analyses spectrométriques. Selon Passey *et al*. (2005), ce fractionnement Δ est d'une valeur de +11,5‰ pour les rongeurs par rapport à la nourriture consommée. Les valeurs des plantes ingérées estimées grâce aux valeurs isotopiques issues du spectromètre de masse sont présentées en annexe 5. Pour les grands mammifères herbivores ce fractionnement est de l'ordre de 14‰.

Afin de mettre en évidence des différences entre les sites mais aussi entre les espèces au sein des sites et des régions, des tests statistiques non paramétriques de Kruskal-Wallis et Wilcoxon-Mann-Whitney ont été réalisés. La p-value a été fixée à 0,05 soit 5%. Ces tests ont été réalisés grâce au logiciel R.

Roche (2012) a recensé les valeurs de $\delta^{13}C$ pour 440 genres de plantes actuelles d'Afrique subsaharienne grâce à la littérature (Figure III.1.9) (annexe 7).

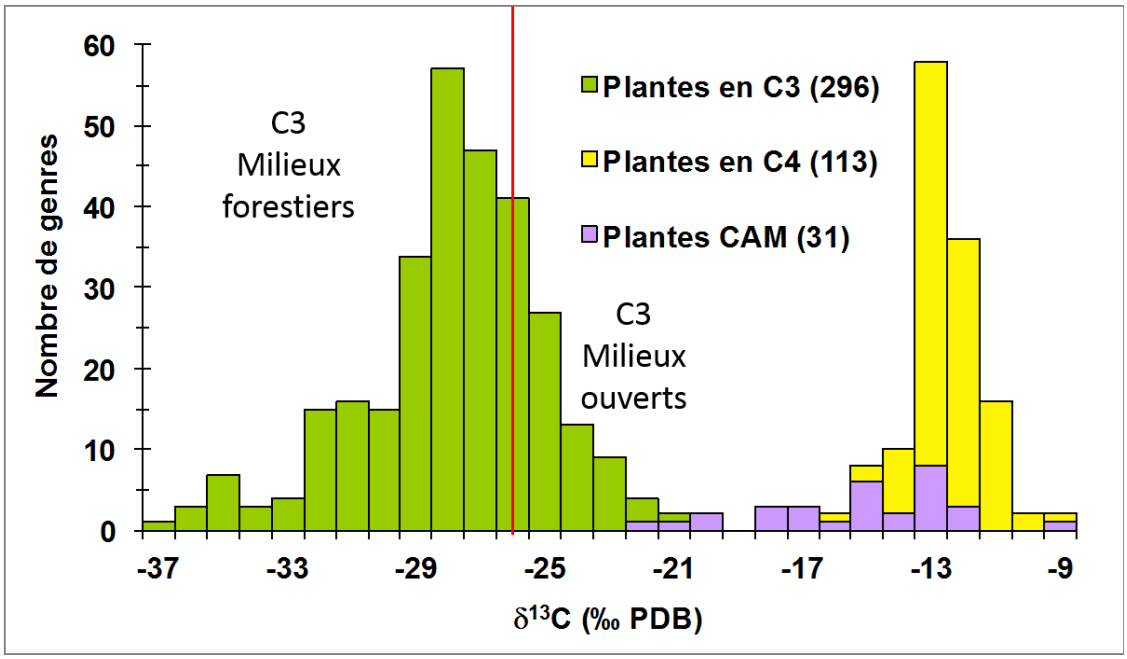


Figure III.1.9 : Distribution du $\delta^{13}C$ des plantes terrestres actuelles d'Afrique sub-saharienne (d'après Roche, 2012).

Dans cet échantillonnage, 83% des C3 en milieu forestier possèdent des valeurs de $\delta^{13}C$ inférieures à -26‰, tandis que 74% des C3 d'environnements ouverts présentent un $\delta^{13}C$ supérieur à cette valeur. Ainsi, une limite entre les valeurs caractérisant deux milieux a été fixée à -26‰ selon Roche 2012 (Figure III.1.9).

Les valeurs de $\delta^{13}C$ issues des analyses sont ensuite comparées aux valeurs de plantes actuelles afin d'identifier le type ainsi que les conditions environnementales de la végétation consommée par les espèces fossiles et actuelles.

V. Etat de préservation et efficacité du traitement

Durant la fossilisation, les restes fossiles sont soumis à l'altération : la structure et/ou la composition de l'apatite biogénique des tissus peut être modifiée par des agents taphonomiques présents lors de l'enfouissement et la minéralisation du fossile (transport, diagénèse, prédation) (Fernandez-Jalvo *et al.*, 2002). Or, l'émail possède une densité cristalline ainsi qu'une minéralisation beaucoup plus importante que les os, la dentine ou le cément, lui conférant une meilleure résistance à l'altération car moins poreux. Les compositions en isotopes stables du carbone et de l'oxygène seront donc mieux préservées, diminuant les biais pouvant inférer sur les interprétations des rapports (Koch *et al.*, 1997 ;

Fernandez-Jalvo *et al*., 2014). Cependant, la taille des molaires analysées pour les rongeurs étant petite, le matériel disponible nécessite de prendre en compte à la fois l'émail et la dentine, permettant d'avoir une quantité de matériel suffisante. Il est donc d'autant plus nécessaire de vérifier la bonne préservation du matériel étudié afin de s'assurer de la qualité du signal isotopique, permettant des interprétations paléoenvironnementales fiables.

1. Observations MEB et cartographie des éléments majeurs

Une première analyse a été d'observer la structure de deux échantillons provenant du site de Napak IV, appartenant à l'espèce *Diamantomys luederitzi* (NAP IV 97'13a et b). Des coupes longitudinales ont été réalisées sur deux molaires, et observées à l'aide d'un Microscope Electronique à Balayage (ZEISS Supra 55 VP) à l'Institut des Sciences de la Terre de Paris (Sorbonne Université). Ces dernières n'ont pas été préalablement nettoyées, permettant d'observer la préservation originelle des spécimens.

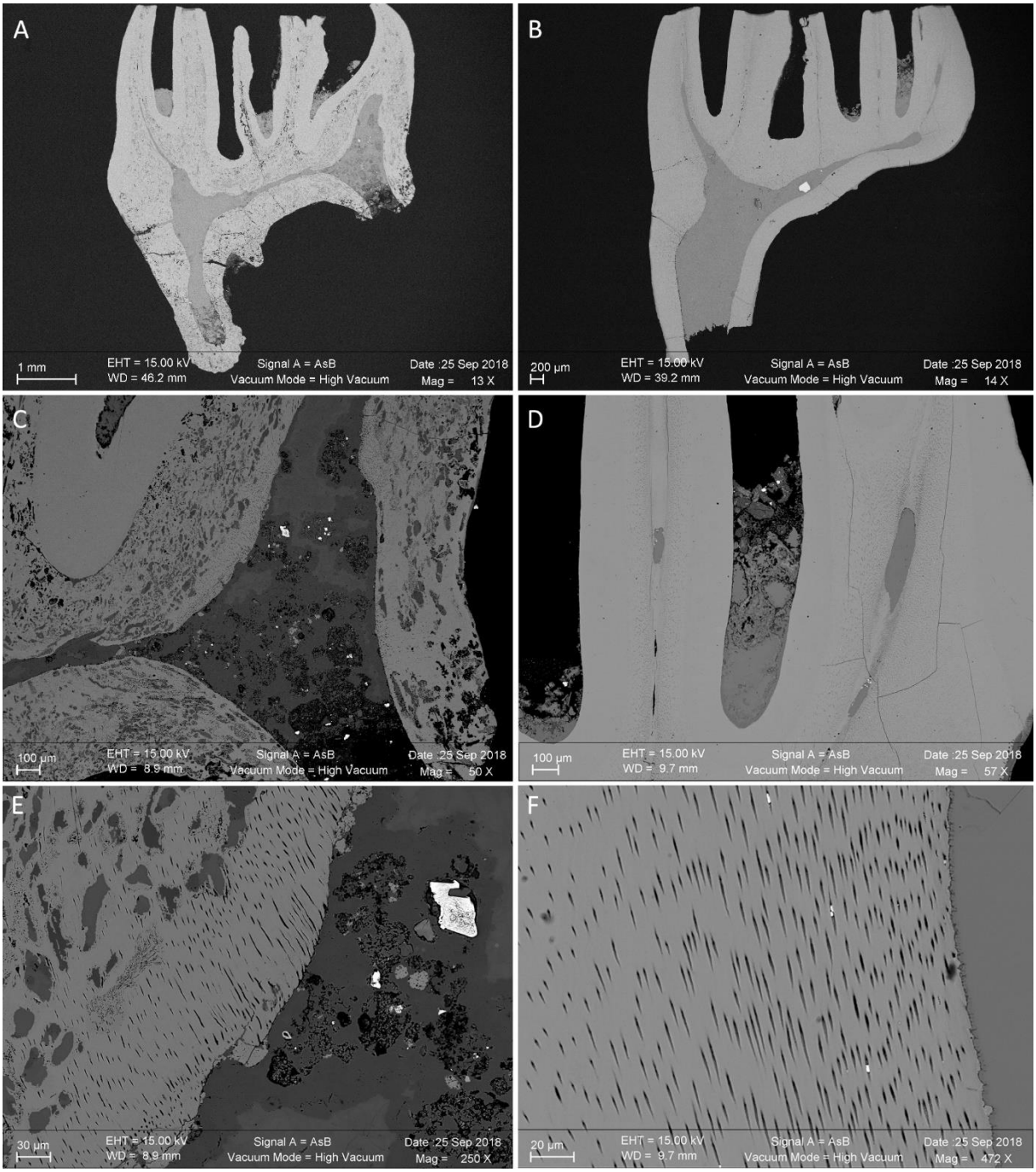


Figure III.1.10: Observations MEB des lames minces spécimens NAP IV 97'13a et NAP IV 97'13b et mise en évidence des structures conservées. NAP IV 97'13a : A – Vue générale, C – Zoom sur le remplissage de la cavité pulpaire, E – Conservation des tubules dentinaires. NAP IV 97'13b : B – Vue générale, D – Zoom sur les crêtes et sédiment, F – Conservation des tubules dentinaires.

Ces premières observations permettent de mettre en évidence une différence de préservation structurelle des échantillons (figure III.1.10). Des fissures sont observées sur la quasi-totalité de la dent, pouvant provenir à la fois de la préservation des spécimens mais aussi de la réalisation des coupes transversales. Dans l'échantillon NAP IV 97'13a (figure

III.1.10 - A, C et E), on constate une dégradation de la dentine ainsi que l'inclusion d'éléments au sein de la chambre pulpaire et de la couche dentinaire. Bien que l'intérieur de la dent soit modifié, la couche d'émail semble peu altérée, et ne montre pas de remaniement intense à cette échelle. Les alvéoles des tubules dentinaires sont préservées au niveau de la couche en contact avec la chambre pulpaire, et sont conservées en minorité dans la partie remaniée de la dentine (figure III.1.10 – E). Le spécimen NAP IV 97'13b (figure III.1.10– B, D et F) semble mieux préservé que le spécimen NAP IV 97'13a. En effet, malgré le remplissage des canaux ainsi que de la chambre pulpaire, la dentine et l'émail ne semblent pas remaniés, conservant la structure des tubules dentinaires nettement visibles sur la quasi-totalité de la surface de la dentine (figure III.1.10 - F).

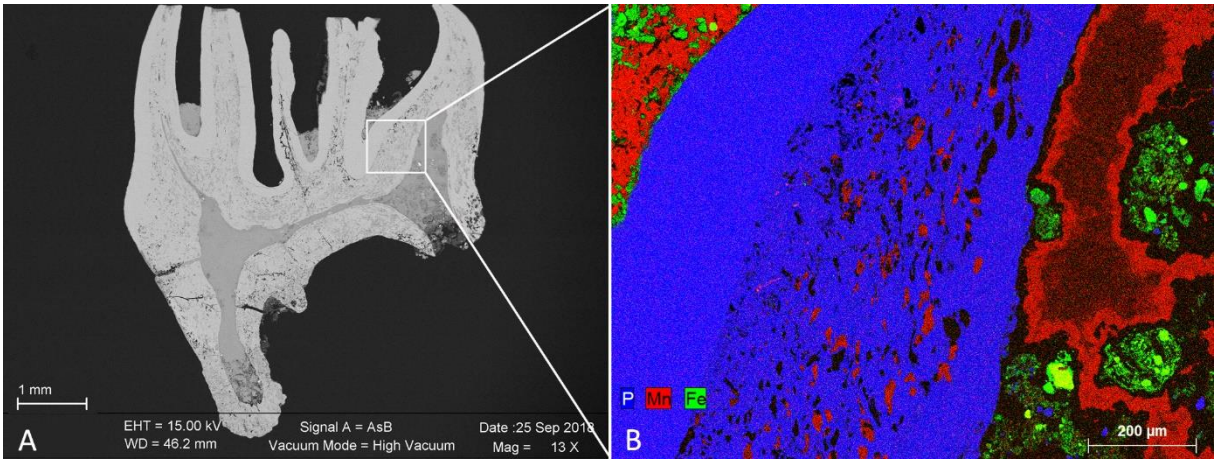


Figure III.1.11: Cartographie MEB de l'échantillon NAP IV 97'13a. A – Vue générale, B – Zoom sur les éléments chimiques présents dans l'échantillon (phosphate, manganèse et fer).

La cartographie des éléments chimiques contenus dans l'échantillon réalisée au MEB permet de mettre en évidence la présence majoritaire de phosphate dans le spécimen NAP IV 97'13a (gris clair au niveau de la dentine remaniée et de l'émail, figure III.1.11). Le remplissage de la chambre pulpaire et des canaux est constitué majoritairement de carbonate (gris légèrement plus foncé, figure III.1.11 - A). On observe une insertion de manganèse Mn dans la dentine, composé largement présent dans le sédiment (figure III.1.11 – B). La dent est principalement composée de phosphore, caractérisant la présence de phosphate de calcium et permettant de la différencier du sédiment (figure III.1.11 – B).

La cartographie élémentaire permet de mettre en évidence la présence de minéraux composés de Mg, Al, Si, K et Fe, composés principaux du mica et du pyroxène au niveau du

sédiment (figure III.1.12). Le calcium et le phosphore ne sont pas présents, attestant de la présence de biotite dans le remplissage sédimentaire, minéral typique du cortège magmatique. De plus, des oxydes de fer sont observés, indiqués par la présence d'oxygène O, de Fe (figure III.1.12).

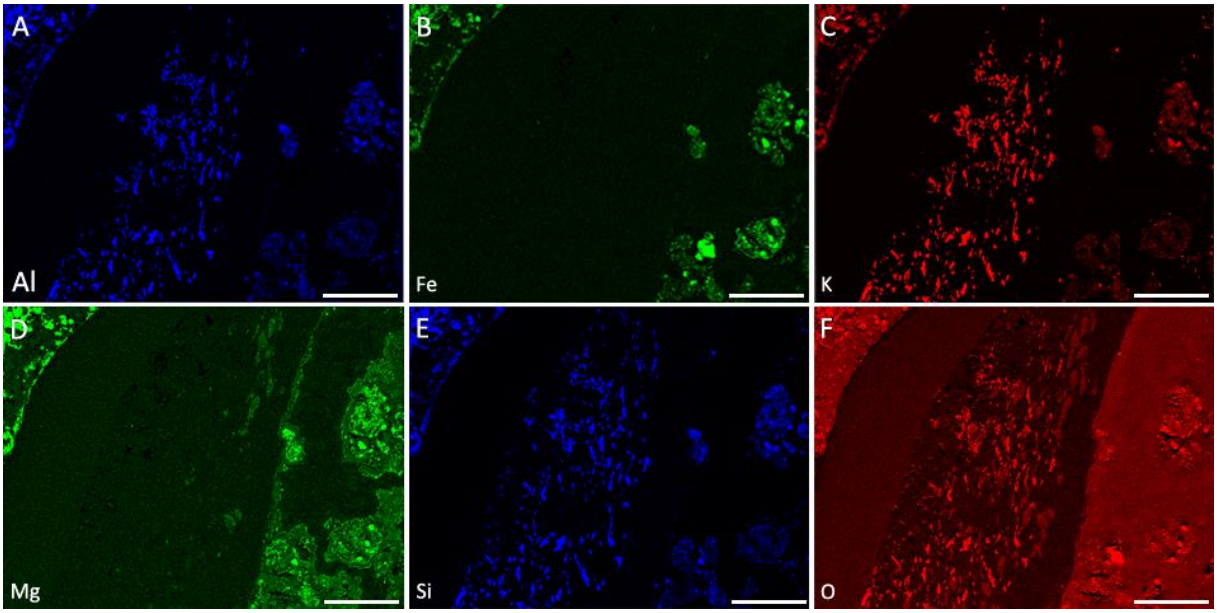


Figure III.1.12: Cartographie MEB des éléments présents dans l'échantillon NAP IV 97'13a. La vivacité de la couleur indique une concentration élevée de l'élément. A – Aluminium, B – Fer, C – Potassium, D – Magnésium, E – Silicium, F – Oxygène (échelle = 20 µm).

En ce qui concerne le spécimen NAP IV 97'13b, on observe une dentine ainsi qu'un émail plus homogène en terme de préservation, avec une prédominance de phosphate permettant ici aussi de différencier la dent du sédiment (figure III.1.13).

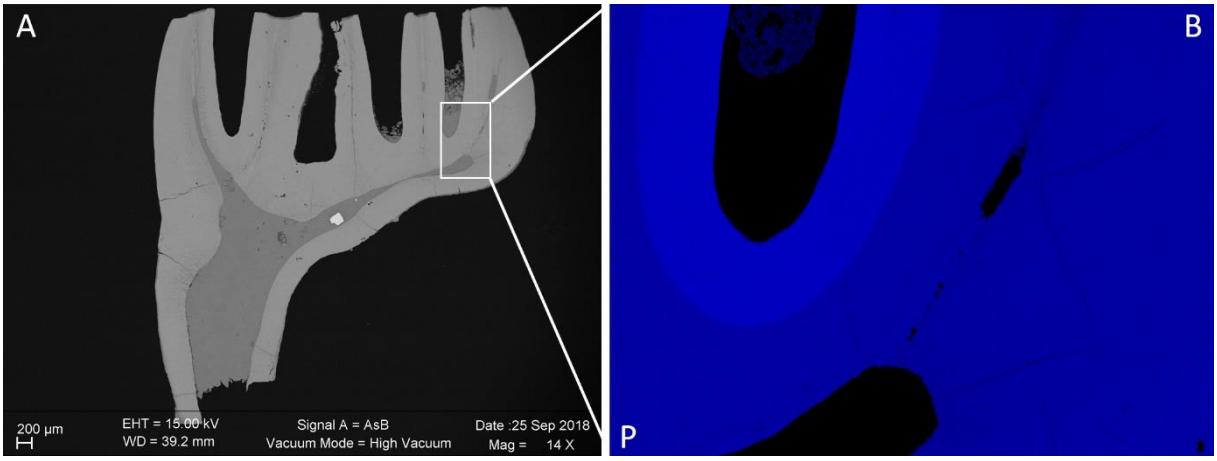


Figure III.1.13: Cartographie MEB de l'échantillon NAP IV 97'13b. A – Vue générale, B – Zoom sur les éléments chimiques présents dans l'échantillon (phosphate).

Au niveau du sédiment, on retrouve des minéraux comportant une association de Mg, Al, Si, K et Fe pouvant représenter de la biotite ou bien des feldspaths. Etant dans un contexte volcanique aux dépôts de carbonatite néphélinite, il n'est pas surprenant d'obtenir une présence élevée en K dans le sédiment de remplissage (figure III.1.14).

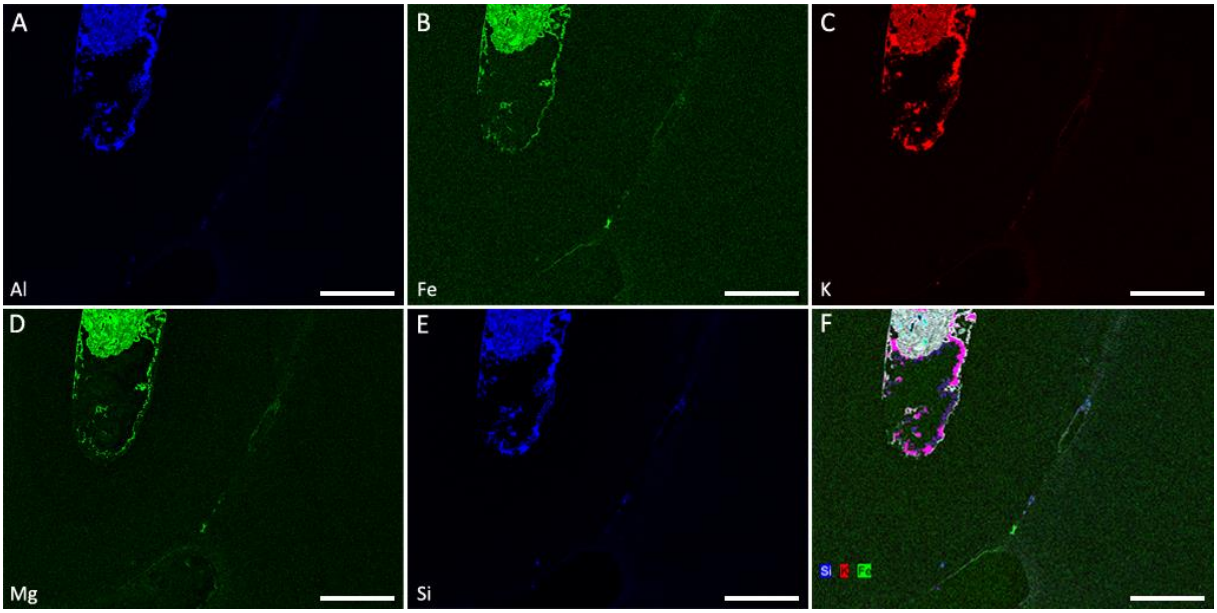


Figure III.1.14: Cartographie MEB des éléments présents dans l'échantillon NAP IV 97'13b. La vivacité de la couleur indique une concentration élevée de l'élément. A – Aluminium, B – Fer, C – Potassium, D – Magnésium, E – Silicium, F – Silicium, Potassium et Fer (échelle = 20 µm).

Des zircons sont présents dans les alvéoles des canaux dentinaires ainsi que dans la chambre pulpaire (figure III.1.15 – D). On peut observer la présence d'un oxyde de fer de grande taille entouré d'une frange contenant du zirconium (figure III.1.15 - B). Les zircons sont assez répandus dans la coupe de ce spécimen, indiquant une possible contamination secondaire de l'échantillon. Ces derniers sont moins denses que l'oxyde de fer, pouvant indiquer la présence de phosphate de zirconium ou bien de silicates de zirconium plutôt que de zircons à l'état brut. De plus, ce dernier peut provenir des cendres volcaniques déposées lors d'évènements d'éruption, les zircons faisant parti des minéraux magmatiques communs.

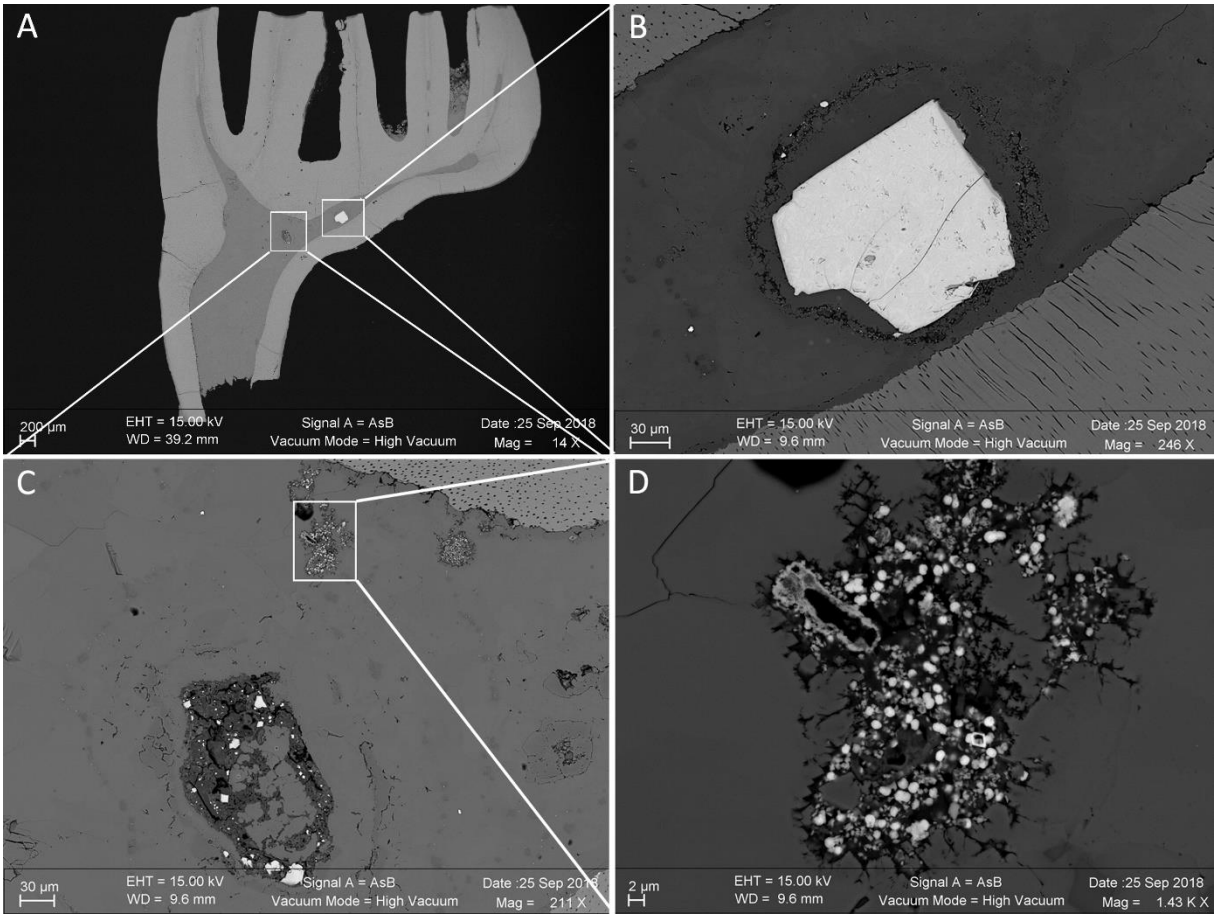


Figure III.1.15: Observation MEB du spécimen NAP IV 97'13b. A – Vue générale, B – Zoom sur un oxyde de fer et frange de zirconium, C – Remplissage de la cavité pulpaire, D : Amas de zircons.

2. Analyse de l'état de préservation de la bioapatite par IRTF

Afin de vérifier l'état de préservation des échantillons ainsi que l'efficacité du traitement, des analyses en infrarouges (IRTF – spectrométrie Infrarouge à Transformée de Fourier) ont été réalisées sur des échantillons traités (n=31 dont $n_{actuels}$ = 16, $nf_{ossiles}$ = 15) (Figure III.1.16 ; Annexe 10). Ces derniers ont été analysés à l'aide d'un spectromètre infra–rouge FTIR Nicolet Magna 500 (ThermoFisher) équipé d'un ATR Diamant (Réflectance totale atténuée). Un des avantages de l'utilisation de la spectroscopie infrarouge en réflectance totale atténuée est la récupération de la totalité de l'échantillon à la suite de l'étude, la poudre utilisée étant directement apposée sur la lentille de l'ATR Diamant, ne nécessitant pas de préparation au préalable. L'issue de cette analyse permet l'établissement d'un spectre infrarouge mettant en évidence les principaux pics caractérisant la composition chimique de la bioapatite contenue dans le mélange émail/dentine des spécimens, témoins de la bonne préservation des

principaux complexes carbonates et phosphates porteurs du signal isotopique. Les analyses ont été réalisées au sein de l'Institut de Minéralogie, de Physique, des Matériaux et de Cosmochimie (IMPMC – Plateforme de spectroscopie) avec l'aide d'Etienne Balan et Maxime Guillaumet.

Le spectre obtenu permet de mettre en évidence plusieurs pics, correspondant aux constituants de la bioapatite ainsi qu'aux éléments incorporés dans cette dernière en cas d'altération (tableau III.1.4). La présence d'un pic de calcite secondaire à **≈710 cm^{-1}** indique une altération de l'échantillon. La préservation des carbonates et phosphates est aussi mise en évidence par la présence des sites A (pics à **880**, **1545 cm^{-1}**) et B (pics entre **960** et **1010 cm^{-1}**, **875 cm^{-1}, 1415 cm^{-1}** et entre **470** et **600 cm^{-1}**) de la bioapatite. La comparaison des spectres des échantillons fossiles à ceux des échantillons actuels permet d'avoir un premier élément concernant la bonne préservation de la bioapatite constituant l'émail et la dentine analysés.

Tableau III.1.4: Position des pics dans le spectre infrarouge de l'hydroxylapatite (IRTF, ATR Diamant).

Position des pics	**Liaison chimique associée (*mode de vibration*)**		**Molécule contenant cette liaison chimique**	**Localisation des molécules dans le tissu**
3570 cm^{-1}	O-H (*élongation*)		Hydroxyle	Site A de la bioapatite
3400 cm^{-1}	O-H (*élongation*)		Eau	eau adsorbée (voire piégée dans le site A de la bioapatite)
1650 cm^{-1}	interférence	C=O (*élongation*)	Amide	Matrice organique
		H-O-H (*déformation*)	Eau	eau adsorbée (voire piégée dans le site A de la bioapatite)
1545 cm^{-1}	C-O (*élongation*)		Carbonate	Site A de la bioapatite
1450 cm^{-1}	C-O (*élongation*)		Carbonate	Position incertaine dans la bioapatite
1415 cm^{-1}	C-O (*élongation*)		Carbonate	Site B de la bioapatite
1085 cm^{-1}	P-O (*élongation*)		Phosphate	Site B de la bioapatite
1010 cm^{-1}	P-O (*élongation*)		Phosphate	
960 cm^{-1}	P-O (*élongation*)		Phosphate	
880 cm^{-1}	O-C-O (*déformation*)		Carbonate	Site A de la bioapatite
875 cm^{-1}	O-C-O (*déformation*)		Carbonate	Site B de la bioapatite
600 cm^{-1}	O-P-O (*déformation*)		Phosphate	Site B de la bioapatite

655 cm^{-1}	O-P-O (*déformation*)	Phosphate	
470 cm^{-1}	*O-P-O (déformation)*	Phosphate	

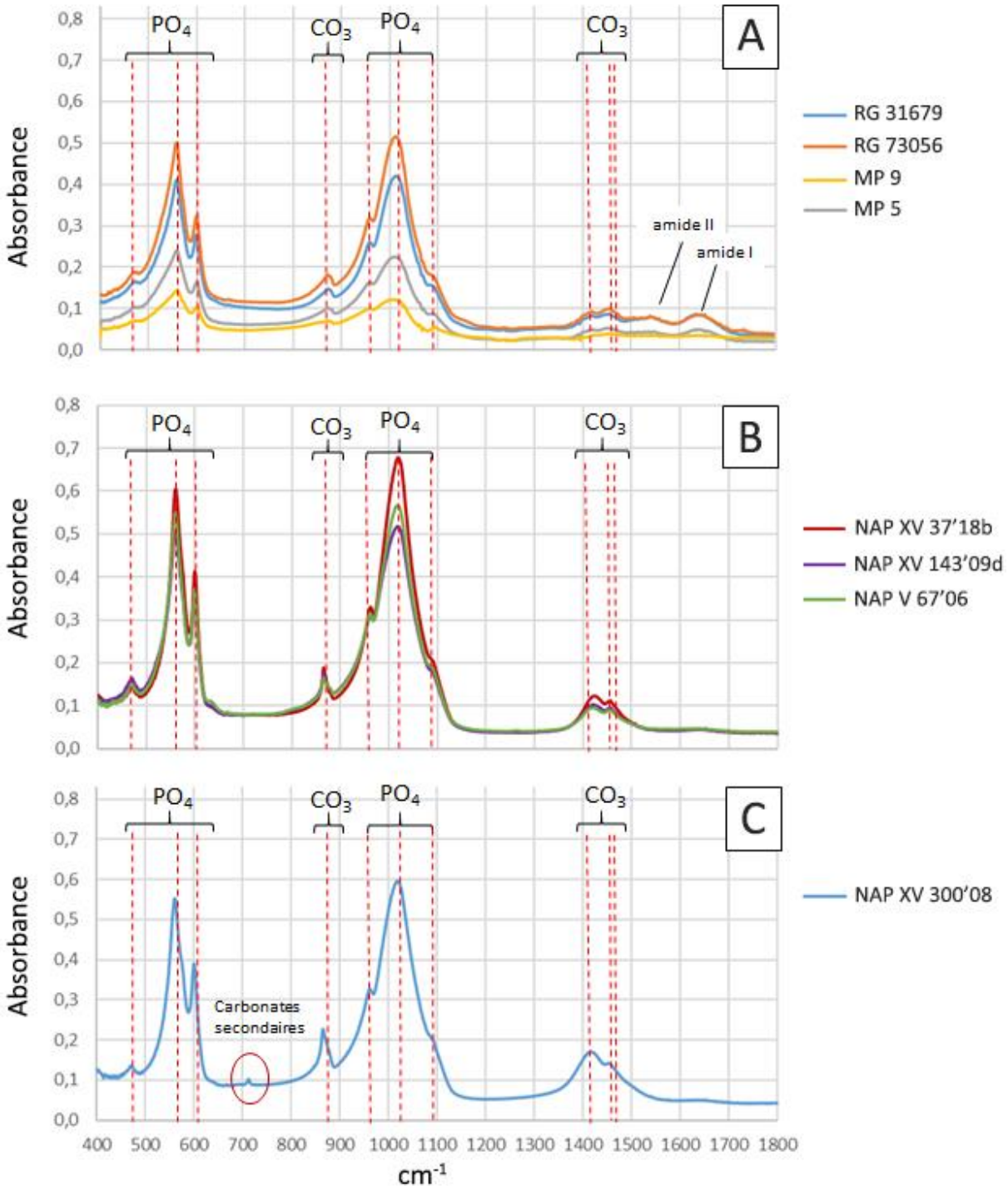


Figure III.1.16 : Spectres infrarouges d'échantillons d'émail dentaire de rongeurs (IRTF, ATR Diamant). A – Spécimens actuels (*Thryonomys swinderianus*, Iriri, Ouganda), B – Spécimens fossiles

(*Diamantomys luederitzi*, Napak, Ouganda, Miocène inférieur). C – Spécimen fossile de l'espèce *Renefossor songhorensis* montrant la présence de carbonates secondaires.

Lorsque l'on compare les spectres infrarouges des espèces fossiles aux actuelles, on constate une préservation des principaux sites de la bioapatite correspondant aux carbonates CO_3 et phosphates PO_4. De plus, 14 fossiles sur 15 ne présentent pas de pic de calcite à **≈710 cm^{-1}** permettant de mettre en avant une absence de carbonates secondaires (figure III.1.16 – A, B). Cette absence peut ainsi indiquer un fonctionnement optimal du traitement pour l'élimination de calcite incorporée lors de la diagénèse. Cependant, le spectre du spécimen NAP XV 300'08 met en évidence la présence de calcite secondaire, indiquant une altération de l'échantillon (figure III.1.16 – C). Le signal isotopique de ce dernier peut ainsi être biaisé, modifiant ainsi sa valeur originelle.

Une variation entre les spécimens actuels et fossiles est présente au niveau des pics situés à 1650 cm-1. En effet, on constate une absence de ces derniers au niveau des spectres des spécimens fossiles, indiquant une diminution de la matière organique.

Comme déjà mis en évidence sur des échantillons d'os Miocène du Kénya (Auford *et al.* 2019), on constate pour les échantillons fossiles une perte des carbonates au sein du site B de la bioapatite associé à d'une incorporation de Fluor dans le réseau cristallin localisé au pic 875 cm^{-1} (figure III.1.16).

Chapitre 2 : Climats actuel et passé en Ouganda : Géochimie des rongeurs du Miocène inférieur de Napak

I. Le climat actuel en Ouganda : le cas de la plaine du Karamoja

1. Généralités

La plaine du Karamoja est située au Nord Est de l'Ouganda, entre 1°30'/4°N de latitude et 33°30'/35°E de longitude. Elle est délimitée au Nord par la vallée Kidepo, au Sud par le Kadam range, à l'Ouest par les montagnes de Labwor et Moroto marque la frontière Est de la région. La plaine du Karamoja possède un climat semi-aride, faisant de cette dernière la région la plus sèche d'Ouganda (Egeru *et al.*, 2014). L'environnement du Karamoja est appelé localement un « dambo » (terme bantu), correspondant à une prairie herbeuse, sans végétation forestière marquée mais montrant des isolats forestiers, se transformant en marécage durant la saison des pluies (Mäckel, 1974; Pickford *et al.*, 1986; Boast, 1990; Senut *et al.*, 2010) (figure III.2.1).

Figure III.2.1: Vue du Mont Akisim (A) et de la plaine du Karamoja (B), Ouganda.

Le drainage est dominé par des cours d'eau éphémères, s'écoulant de l'Ouest vers l'Est en direction de la pente globale du territoire, la sous-région de Moroto étant ainsi plus haute en altitude que le reste de la plaine (Egeru *et al.*, 2014). Durant l'année, la région est soumise à de forts épisodes d'inondation et de sècheresse sévères, provoquant des dégâts considérables au niveau des cultures (Nicholson, 2016; Nicholson, 2017).

2. Climat actuel du Karamoja

Les températures dans la région du Karamoja sont relativement hautes, allant de 28°C à 33°C pour les températures maximum et de 15 à 18 °C pour les températures minimales. Les

températures les plus chaudes sont enregistrées durant la saison sèche, spécialement celle de Décembre à Février. Globalement, les précipitations ne dépassent pas 800 mm par an (Egeru *et al.*, 2014). La répartition des précipitations en Afrique de l'Est est hétérogène, liée à des facteurs régionaux tels que la topographie, la présence de nombreux lacs et les influences maritimes, mais aussi à la dynamique saisonnière de la circulation tropicale. Deux secteurs de régime de pluies sont ainsi observés à travers la région (Nicholson, 2017) :

- Une région de pluies dites équatoriales dont le régime couvre la majorité de l'Ouganda dont la partie Sud de la plaine du Karamoja (où se trouvent les sites de Napak (figure III.2.2)). Ce régime annuel est bimodal, représenté par deux saisons sèches (de Juin à Août et de Décembre à Février) et deux saisons humides (de Mars à Mai et de Septembre à Novembre).
- Une région où les pics de précipitations se produisent durant les mois de Juin à Septembre. On retrouve ce système au Nord de l'Ouganda et de la plaine du Karamoja.

Figure III.2.2 : Représentation des sites de Napak IV (A – Saison humide, B – Saison sèche) et Napak V (C- Saison humide, D – Saison sèche).

Dans les deux types de régime de précipitations, la quasi-totalité des précipitations tombe pendant les saisons humides (Tucker *et al.*, 1985; Hulme, 1990; Nicholson, 2017). L'alternance annuelle entre les deux saisons est contrôlée principalement par le passage de la zone de convergence intertropicale (ZCIT), cette dernière atteignant son point le plus au Nord en Juillet (≈15°N) et sa position la plus au Sud au mois de Janvier (≈5°S) (Figure III.2.3).

Cette zone correspond à une bande étroite de nuages convectifs au niveau des tropiques marquant la région aux plus fortes précipitations. En effet, les mouvements convectifs des cellules de Hadley les composent, impliquant la convergence de masses d'air chaudes et humides portées par les alizées depuis les tropiques.

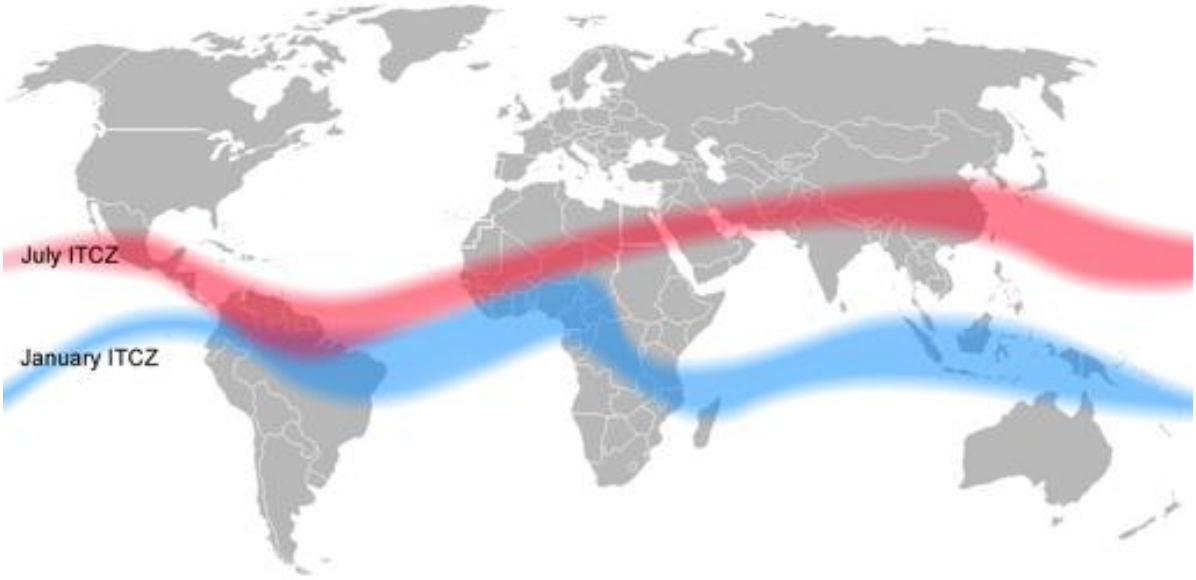


Figure III.2.3 : Représentation de la Zone de Convergence Intertropicale (ZCIT).

Les régions proches de l'équateur en Afrique de l'Est subissent deux passages de la ZCIT, induisant le mode de précipitations bimodal observé notamment dans la partie Sud du Karamoja (Griffiths, 1972; Ellis et Galvin, 1994). La région est-africaine équatoriale est fortement influencée par deux phénomènes : le phénomène El Niño (ENSO, El Niño/Southern Oscillation) ainsi que le dipole de l'océan indien, induisant une variabilité interannuelle au niveau des précipitations (Ssetongo *et al.*, 2018). En effet, cette variabilité des précipitations tropicales est fonction des précipitations totales, de la latitude ainsi que des effets des anomalies de température des eaux de surface représentées par l'index de l'ENSO. Plus on approche de l'équateur (latitude faible), plus cette variabilité augmente (Nicholls et Wong, 1990). Ainsi, une forte hausse des précipitations durant certaines années est enregistrée, rendant plus difficiles les prédictions climatiques en Afrique de l'Est qu'en Afrique de l'Ouest (Ropelewski et Halpert, 1987 ; Nicholls et Wong, 1990).

3. Le rapport $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations : recherche d'un gradient Sud-Ouest/Nord-Est en Ouganda

Afin d'obtenir d'éventuelles corrélations entre les données géographiques et les teneurs isotopiques en oxygène ainsi que la mise en évidence d'un gradient latitudinal en Ouganda, des données ont été récoltées au niveau des eaux de précipitations sur plusieurs sites ougandais via le portail WISER, plateforme regroupant les valeurs du Réseau mondial des isotopes dans les précipitations (GNIP) et rivières (GNIR). Ces données proviennent de

mesures réalisées par l'Agence Internationale de l'énergie atomique (IAEA), l'Université de Copenhague, le Centre National de l'Energie, des Sciences et des Techniques Nucléaires (CNESTEN) ainsi que l'Institut Pakistanais des Sciences et Technologies Nucléaires (PINSTECH).

Cinq sites ont été sélectionnés selon les données disponibles, suivant un axe Sud-Ouest/Nord-Est : Rukungiri, Masaka, Entebbe, Jinja et Bugondo (figure III.2.4). Plusieurs années ont été prises en compte pour cette étude, afin d'obtenir un échantillonnage statistiquement valable pour tester nos hypothèses. Les données détaillées sont présentées en annexe 8.

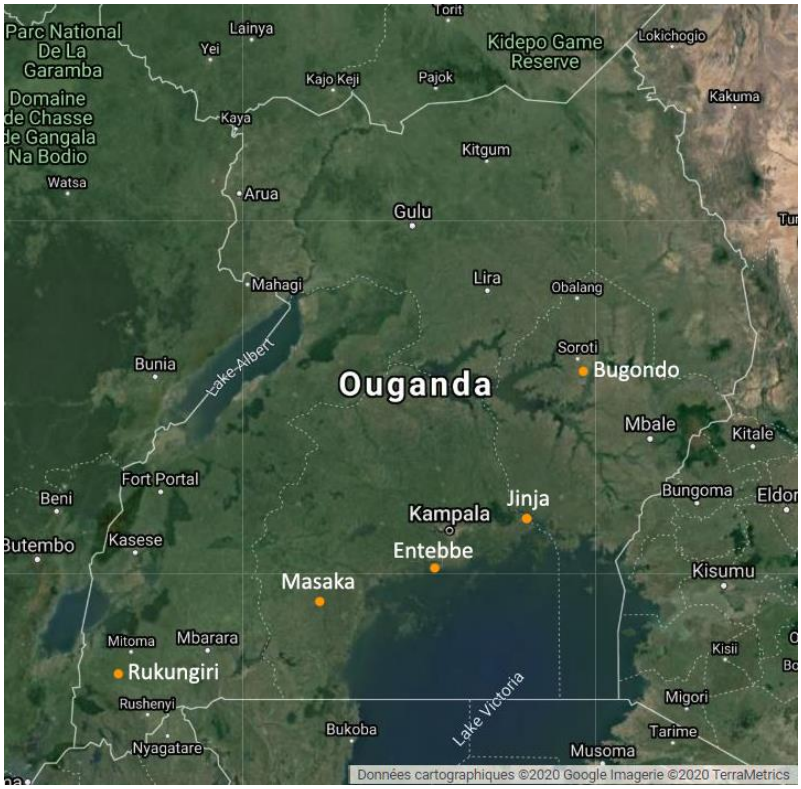


Figure III.2.4 : Carte de l'Ouganda avec la localisation géographique des sites de prélèvement des eaux de précipitation.

Des tests statistiques ont été réalisés afin de mettre en évidence des différences entre les sites, ainsi que des analyses intrasites correspondant aux comparaisons entre les saisons. Les données ne respectant pas les conditions des tests paramétriques (distribution continue, homoscédasticité des variances), des tests non paramétriques ont été utilisés, tels que les tests de Kruskall-Wallis ainsi que Mann-Whitney/Wilcoxon. La valeur de seuil de significativité a été fixée à 0,05, soit 5%. Ces derniers ont été réalisés grâce au logiciel R.

a. Comparaison des données isotopiques annuelles entre trois sites ougandais

Une première analyse a été réalisée entre les sites de Masaka, Entebbe et Jinja, pour lesquels des données $\delta^{18}O$ sont disponibles pour la totalité de l'année. Les valeurs isotopiques étant fragmentaires selon les années pour les autres sites, il est nécessaire de comparer les valeurs isotopiques annuelles afin de mettre en évidence une éventuelle absence de différence significative entre ces dernières. Ainsi, en cas de non-significativité, il sera possible de réunir les différents jeux de données par site, afin d'avoir un échantillonnage valable pour la mise en évidence du gradient actuel latitudinal et/ou longitudinal en Ouganda.

Un premier test a été réalisé sur les sites d'Entebbe et Jinja, possédant un jeu de données complet sur plusieurs années (figure III.2.5, annexe 8). Ainsi, plusieurs années ont été comparées pour ces deux sites (Entebbe : 9 années pour n=12/année ; Jinja : 4 années pour n=12/année). Les résultats du test de Kruskall-Wallis n'ont donné aucune différence significative entre les années, pour les deux sites :

- Entebbe : Kruskall-test **p-value = 0,98** (valeurs comprises entre **-11,6‰** et **3,2‰**)
- Jinja : Kruskall-test **p-value = 0,67** (valeurs comprises entre **-7,9‰** et **6,01‰**)

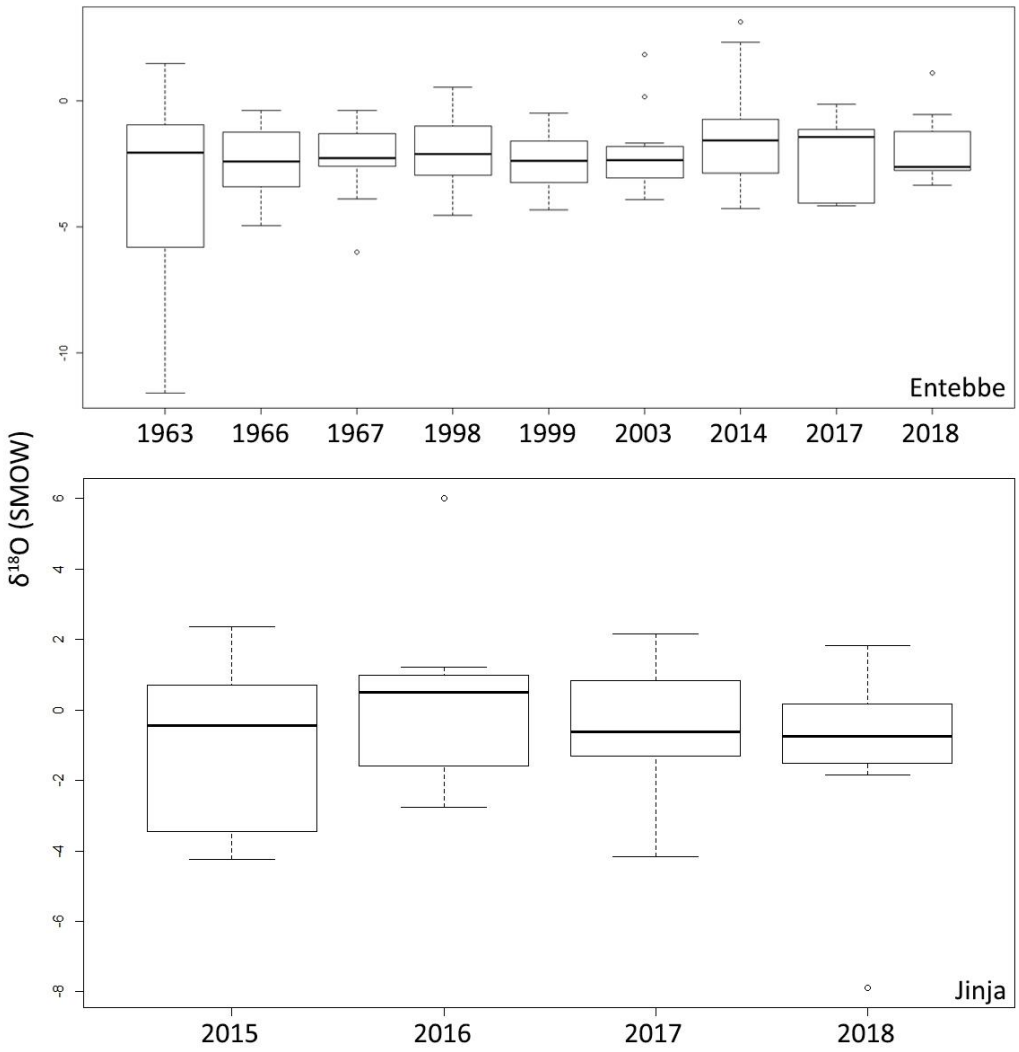


Figure III.2.5: Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations récoltées sur les sites d'Entebbe et Jinja au cours des années.

Ces résultats permettent de rassembler les jeux de données pour les différents sites, permettant une augmentation de l'échantillonnage pour des tests statistiques valides.

Dans un second temps, une comparaison a été réalisée entre les trois sites pour l'année 2018, cette dernière présentant un jeu de données complet au niveau des valeurs isotopiques des précipitations. Cette démarche permet de mettre en évidence un éventuel gradient Sud-Ouest/Nord-Est à petite échelle, proche du lac Victoria. Le test de Kruskall-Wallis montre une p-value de **0,03*****, inférieure à 0,05, mettant en évidence une différence significative entre les sites pour l'année 2018, avec :

- Entebbe/Jinja : Wilcoxon test **p-value = 0,04*****
- Entebbe/Masaka : Wilcoxon test **p-value = 0,71**

- Jinja/Masaka : Wilcoxon test **p-value = 0,02*****

Les différences significatives se trouvent entre Entebbe/Jinja et Jinja/Masaka, mais aucune différence significative n'est présente entre Entebbe et Masaka. Néanmoins, on peut observer des valeurs légèrement plus basses pour Masaka, permettant de mettre en évidence un gradient du Sud-Ouest au Nord-Est proche du lac Victoria, avec les valeurs les plus positives pour Jinja (comprises entre **-7,9‰** et **1,8‰**), suivies de celles d'Entebbe (entre **-3,3‰** et **1,1‰**) puis celles de Masaka (entre **-7,6‰** et **-0,4‰**) (figure III.2.6).

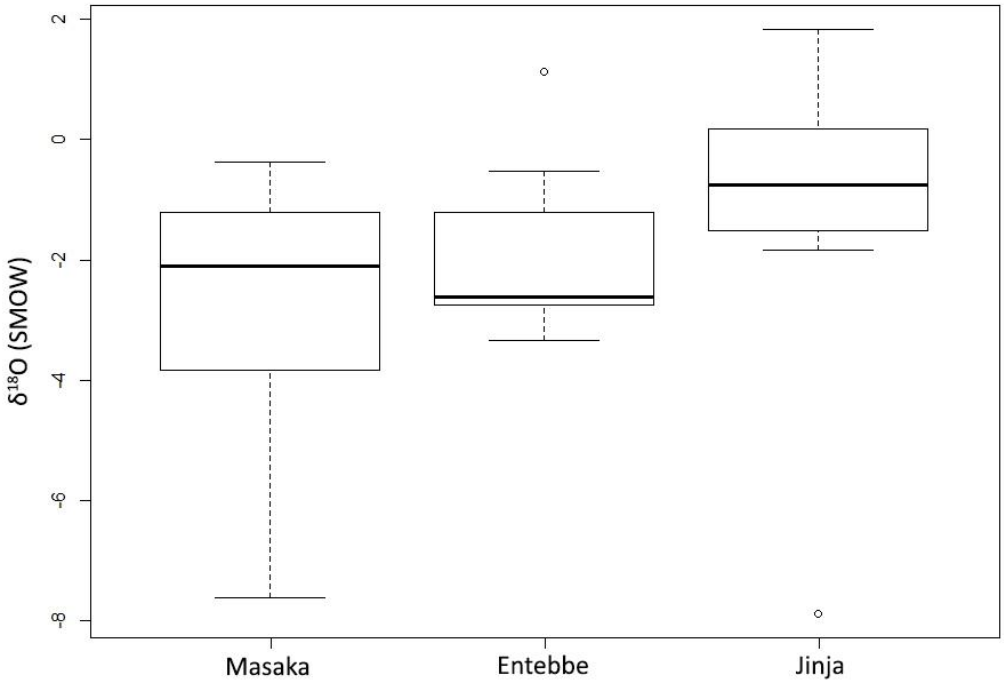


Figure III.2.6 : Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations récoltées sur les sites de Masaka d'Entebbe et Jinja au cours des années.

La valeur la plus basse retrouvée à Jinja correspond à une valeur extrême, la majeure partie de la variabilité annuelle se trouvant entre **-1,8‰** et **1,8‰** (figure III.2.6). De même, la valeur la plus haute d'Entebbe est une valeur extrême, la gamme de variation annuelle étant comprise entre **-3,3‰** et **-0,5‰**. Les valeurs les plus négatives sont enregistrées durant les saisons humides, tandis que les valeurs les plus positives font partie de la gamme de variation du $\delta^{18}O$ enregistré pour les saisons sèches.

b. Comparaisons inter-saisonnières du $\delta^{18}O$ des sites d'Entebbe et de Jinja

Les sites étudiés (Entebbe, Jinja) sont situés dans la zone de régime de pluies bimodal, et sont donc soumis à deux périodes sèches et deux périodes humides durant l'année (Nicholson,

2017). Il faut donc rechercher une différence significative éventuelle entre les saisons au sein d'un même site permettant ainsi une résolution plus fine pour les comparaisons des sites selon l'axe Sud-Ouest/Nord-Est. Ceci évite le 'lissage' des valeurs quand on considère l'année dans sa globalité. Pour Entebbe et Jinja, il n'y a pas de différence significative entre les années en fonction des saisons (Kruskall test **p-value = 0,69** et **p-value = 0,67** respectivement). Ainsi, plusieurs années ont été regroupées pour cette étude inter-saisonnière. La saison « Sèche 1 » correspond à la période allant du mois de Décembre à Février, « Sèche 2 » des mois de Juin à Août. En ce qui concerne les saisons des pluies, elles correspondent aux saisons « Humide 1 » (Mars à Mai) et « Humide 2 » (Septembre à Novembre) (figure III.2.7).

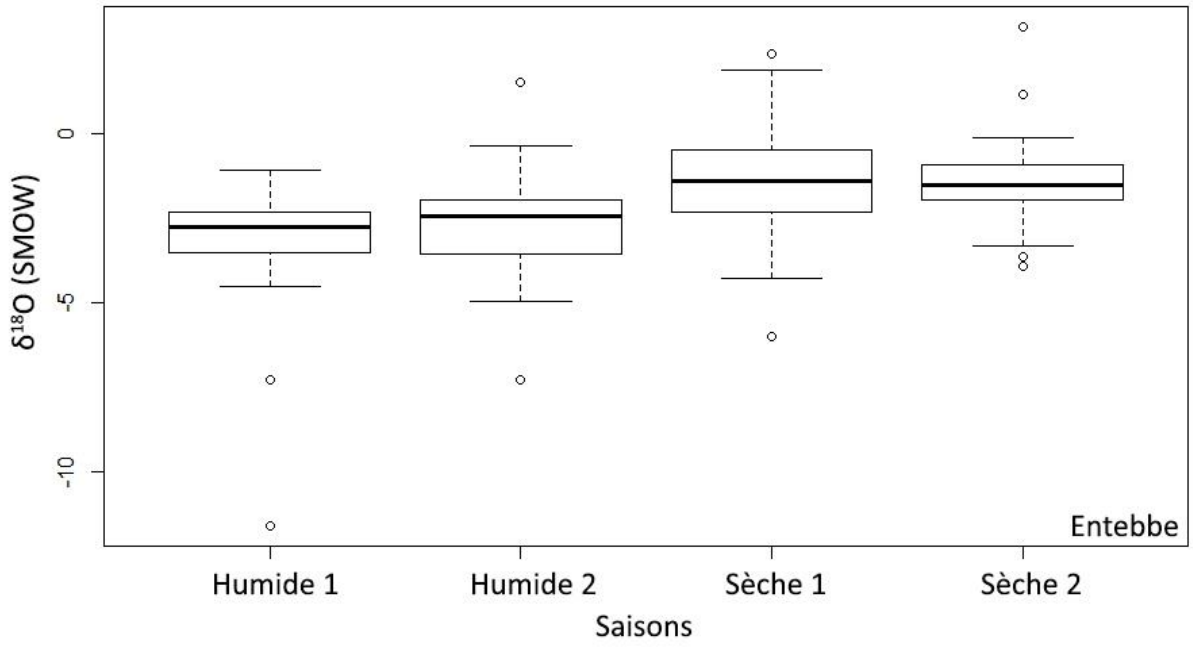


Figure III.2.7: Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations d'Entebbe en fonction des saisons.

Aucune différence significative n'est présente au sein des deux sites entre les saisons sèches 1 et 2 (Wilcoxon test **p-value$_{Entebbe}$ = 0,82** ; **p-value$_{Jinja}$ = 0,22**) ainsi qu'entre les saisons humides (Wilcoxon test **p-value$_{Entebbe}$ = 0,45** ; **p-value$_{Jinja}$ = 0,11**).

Concernant la comparaison entre les saisons sèches et humides pour Entebbe, on observe une différence significative pour toutes les comparaisons (Kruskall test **p-value = 5,063.10^{-5}*****) :

- Saison sèche 1/Saison humide 1 : Wilcoxon **p-value = 0,0003*****
- Saison sèche 1/Saison humide 2 : Wilcoxon **p-value = 0,007*****
- Saison sèche 2/Saison humide 1 : Wilcoxon **p-value = 0,0002*****

- Saison sèche 2/Saison humide 2 : Wilcoxon **p-value = 0,002*****

Pour chaque différence significative, on constate que les valeurs des saisons sèches sont toujours plus élevées que celles des saisons humides, ce qui est cohérent avec la variabilité isotopique du $\delta^{18}O$ en fonction des températures et de l'humidité relative du milieu. Les valeurs de $\delta^{18}O$ des saisons sèches 1 et 2 sont comprises entre **-6 ‰** et **3,2 ‰**, tandis que celles des saisons humides 1 et 2 se situent entre **-11,6 ‰** et **1,5 ‰**.

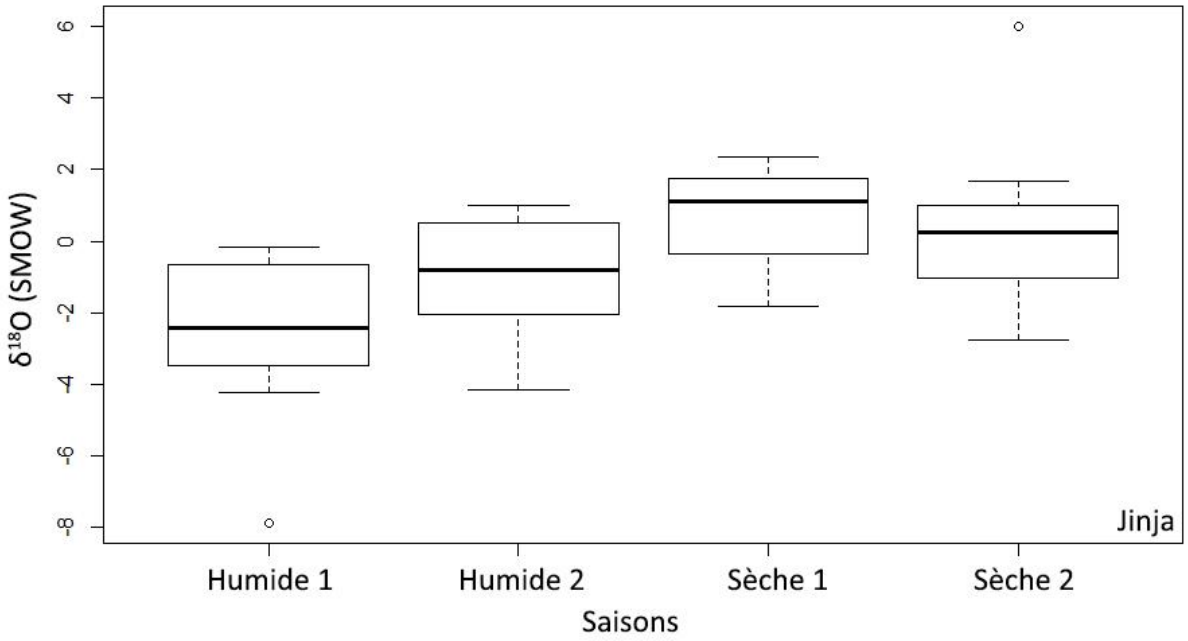


Figure III.2.8 : Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations de Jinja en fonction des saisons.

De même, les valeurs isotopiques $\delta^{18}O$ de Jinja sont différentes significativement entre les saisons sèches et les saisons humides (Kruskall test **p-value = 0,0007741*****), avec des valeurs de rapport plus négatives pour les saisons humides 1 et 2 (figure III.2.8):

- Saison sèche 1/Saison humide 1 : Wilcoxon **p-value = 0,0007*****
- Saison sèche 1/Saison humide 2 : Wilcoxon **p-value = 0,0007*****
- Saison sèche 2/Saison humide 1 : Wilcoxon **p-value = 0,0023*****
- Saison sèche 2/Saison humide 2 : Wilcoxon **p-value = 0,0023*****

Les valeurs isotopiques pour les saisons sèches sont comprises entre **-2,8 ‰** et **6,01 ‰** tandis que les valeurs de $\delta^{18}O$ pour les saisons humides se situent entre **-7,9 ‰** et **1,00 ‰**.

Les différents résultats mis en évidence par les tests statistiques sont cohérents avec les connaissances acquises sur le rapport isotopique $\delta^{18}O$. En effet, l'augmentation de température et la diminution de l'humidité relative du milieu induit une augmentation de l'évaporation au niveau des eaux météoriques. L'isotope léger ^{16}O s'évapore préférentiellement comparé à l'isotope lourd ^{18}O, provoquant une augmentation de la concentration relative de ce dernier. Ainsi, les valeurs de $\delta^{18}O$ sont plus positives pour les saisons sèches que pour les saisons humides, influencées par ce phénomène.

c. Etude du gradient isotopique Sud-Ouest/Nord-Est en Ouganda

Suite aux résultats des dernières analyses, plusieurs sites ont pu être pris en compte pour la mise en évidence d'un gradient isotopique suivant l'axe Sud-Ouest/Nord-Est, regroupant les données disponibles sur l'ensemble des années de prélèvement : Rukungiri, Masaka, Entebbe, Jinja et Bugondo (figure III.2.4). Afin d'avoir une analyse plus fine, les comparaisons du rapport $\delta^{18}O$ ont été réalisées par saison. Ne suivant pas les conditions de normalité et d'homoscédasticité des variances, les jeux de données pour les saisons sèches 1 et 2 ainsi que la saison humide 1 ont été testés via les tests non paramétriques utilisés lors des dernières analyses. En ce qui concerne la saison humide 2, les conditions ont été vérifiées via le test de Shapiro Wilk (continuité) et le test de Levene (homogénéité des variances) (figure III.2.9), permettant d'utiliser une ANOVA (seuil de significativité = 0,05). Les comparaisons deux à deux pour cette saison ont été réalisées via un test paramétrique de Tukey.

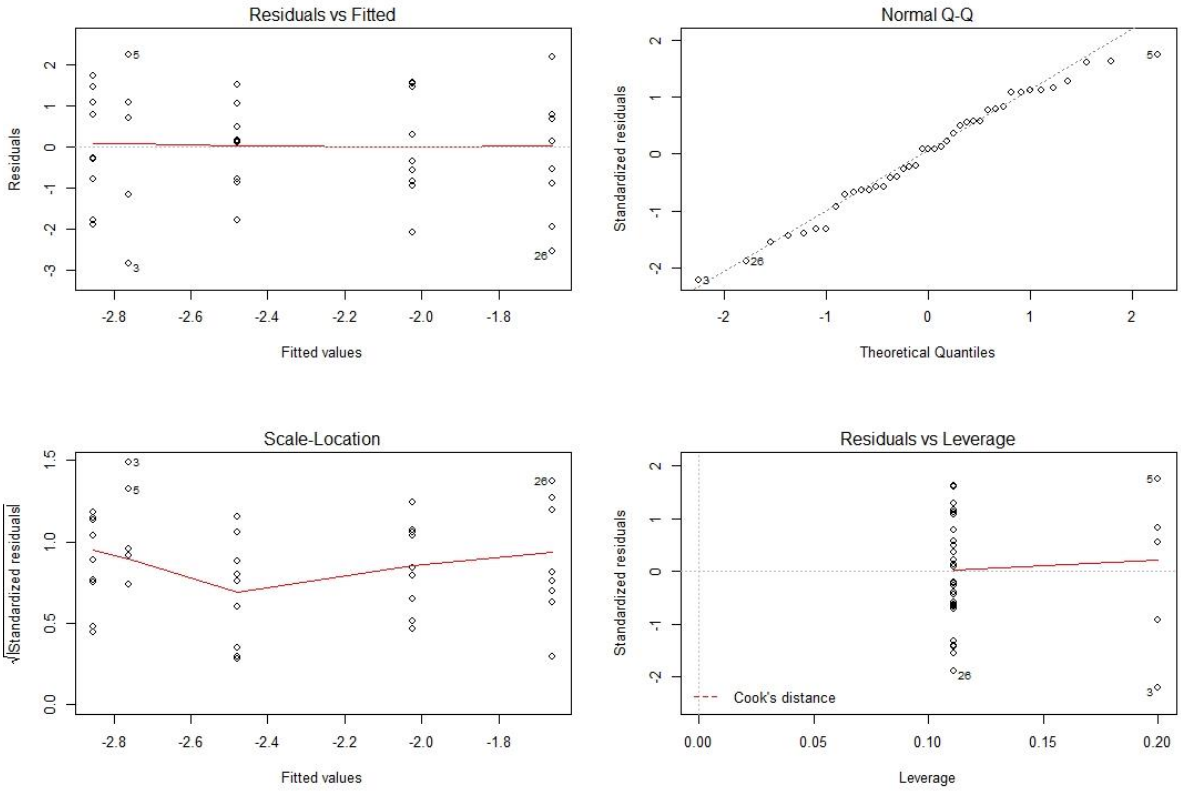


Figure III.2.9 : Vérification des conditions de normalité et d'homoscédasticité des variances pour l'utilisation des tests paramétriques concernant l'analyse de la saison humide 2.

Pour tous les tests effectués, aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les saisons des différents sites :

- Saison sèche 1 (Décembre à Février) : Kruskall test **p-value = 0,10**
- Saison sèche 2 (Juin à Août) : Kruskall test **p-value = 0,42**
- Saison humide 1 (Mars à Mai) : Kruskall test **p-value = 0,26**
- Saison humide 2 (Septembre à Novembre) :
    - Entebbe/Bugondo : Tukey test **p-value = 0,96**
    - Jinja/Bugondo : Tukey test **p-value = 0,98**
    - Masaka/Bugondo : Tukey test **p-value = 0,74**
    - Rukungiri/Bugondo : Tukey test **p-value = 0,89**
    - Jinja/Entebbe: Tukey test **p-value = 0,75**
    - Masaka/Entebbe : Tukey test **p-value = 0,98**
    - Rukungiri/Entebbe : Tukey test **p-value = 1,0**
    - Masaka/Jinja : Tukey test **p-value = 0,41**
    - Rukungiri/Jinja : Tukey test **p-value = 0,65**

- Rukungiri/Masaka : Tukey test **p-value = 0,10**

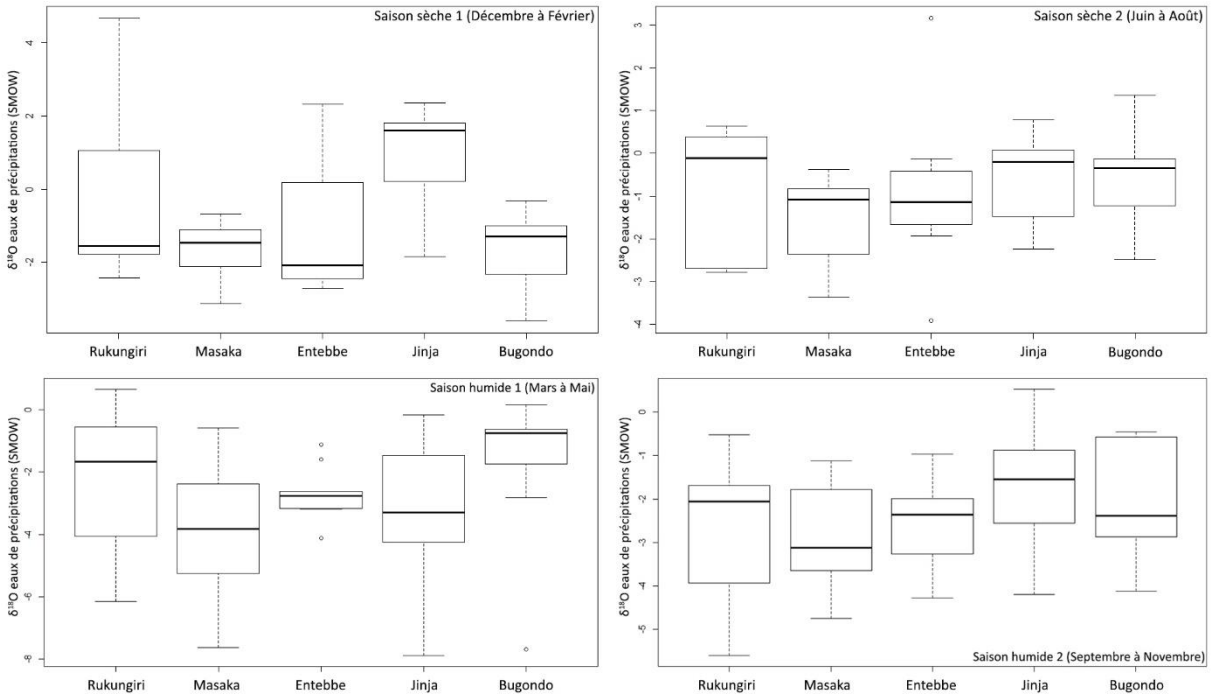


Figure III.2.10 : Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations des cinq sites en fonction des saisons.

Les résultats des analyses indiquent une absence de gradient Sud-Ouest/Nord-Est pour les sites ougandais, les valeurs isotopiques se trouvant dans la même gamme de variation pour chaque saison, entre les sites (figure III.2.10).

Cette absence de significativité pourrait être due au rassemblement des différentes années en un seul jeu de données, lissant les variations isotopiques interannuelles potentielles entre les différents sites. Ainsi, une dernière analyse a été réalisée sur 4 sites (Masaka, Entebbe, Jinja et Bugondo) pour lesquels les valeurs isotopiques $\delta^{18}O$ étaient disponibles sur une année complète (année 2018). En raison de la non-significativité au sein des différentes saisons sèches et humides et afin d'avoir un échantillonnage statistiquement valable, les données ont été rassemblées en deux catégories principales : saison sèche (sèche 1 et sèche 2) et saison humide (humide 1 et humide 2). La saison sèche a été analysée via des tests paramétriques (ANOVA, Levene), la saison humide via des tests non paramétriques (Kruskall-Wallis).

Pour chaque analyse, aucune différence significative n'est présente entre les sites pour l'année 2018 (figure III.2.11) :

- Saison sèche : ANOVA **p-value = 0,30**

- Entebbe/Bugondo : Tukey test **p-value = 0,99**
- Jinja/Bugondo : Tukey test **p-value = 0,49**
- Masaka/Bugondo : Tukey test **p-value = 1,0**
- Jinja/Entebbe : Tukey test **p-value = 0,32**
- Masaka/Entebbe : Tukey test **p-value = 1,0**
- Masaka/Jinja : Tukey test **p-value = 0,44**

- Saison humide : Kruskall test **p-value = 0,19**

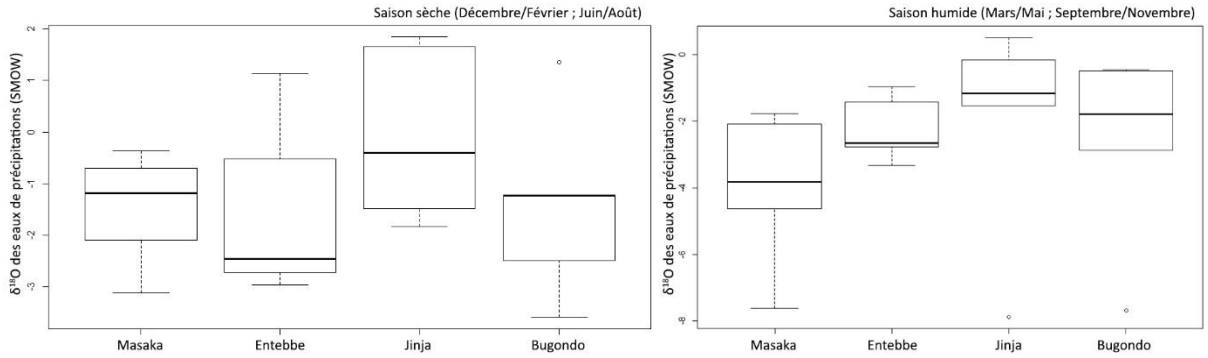


Figure III.2.11 : Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations de Masaka, Entebbe, Jinja et Bugondo pour l'année 2018, en fonction des saisons.

Ainsi, cette analyse confirme l'absence de gradient Sud-Ouest/Nord-Est au travers des sites ougandais de cette étude, au sein d'une même année entre les saisons.

L'absence de gradient latitudinal au travers l'Ouganda peut être induite par la variabilité interannuelle des précipitations, influant sur l'humidité relative du milieu selon les différentes années. En effet, le phénomène El Niño (ENSO, El Niño/Southern Oscillation) induisant des anomalies de température des eaux de surface, l'humidité du milieu en Afrique de l'Est va varier selon les périodes, avec un taux de précipitations plus ou moins élevé selon l'année. De plus, cette variabilité étant accentuée dans les localités proches de l'équateur, il n'est pas surprenant de noter l'absence d'un tel gradient pour les localités ougandaises. Un autre facteur pourrait influer sur les résultats : la prise en compte de plusieurs années par site pourrait gommer la possible variabilité annuelle des saisons. Il faudrait donc augmenter les données annuelles pour chaque saison, pour avoir un nombre de prélèvements statistiquement fiable pour comparer les sites. Enfin, les sites de cette étude situés sous des latitudes proches, dans la zone de pluies équatoriales, ont le même régime bimodal. Il serait

donc intéressant d'étendre l'étude à des régions du Nord-Est de l'Ouganda, ce qui permettrait de tester l'existence d'un gradient Sud-Ouest/Nord-Est en Ouganda.

II. Le rapport isotopique du carbone de l'émail dentaire des rongeurs du Miocène inférieur de Napak

1. Résultats des analyses isotopiques $\delta^{13}C$

Les valeurs obtenues pour l'analyse du rapport $\delta^{13}C$ des espèces fossiles des sites de Napak, ainsi que leur correction et les valeurs des plantes associées sont regroupées dans l'annexe 5.

Les comparaisons entre espèces des sites fossilifères sont présentées dans la figure III.2.12. On constate des variations similaires pour les sites de Napak IV et V, et une tendance à des valeurs plus négatives pour les sites de Napak XV, XXX et XXXI. En outre, les valeurs concernant l'espèce fossile *Paranomalurus bishopi* semblent plus négatives pour chaque site, mais chevauchées par celles de *Diamantomys luederitzi*. Afin de tester la significativité des résultats, des tests statistiques non paramétriques (Kruskall-Wallis et Wilcoxon) ont été réalisés entre chaque site par espèce ainsi qu'entre chaque espèce fossile au sein de ces derniers.

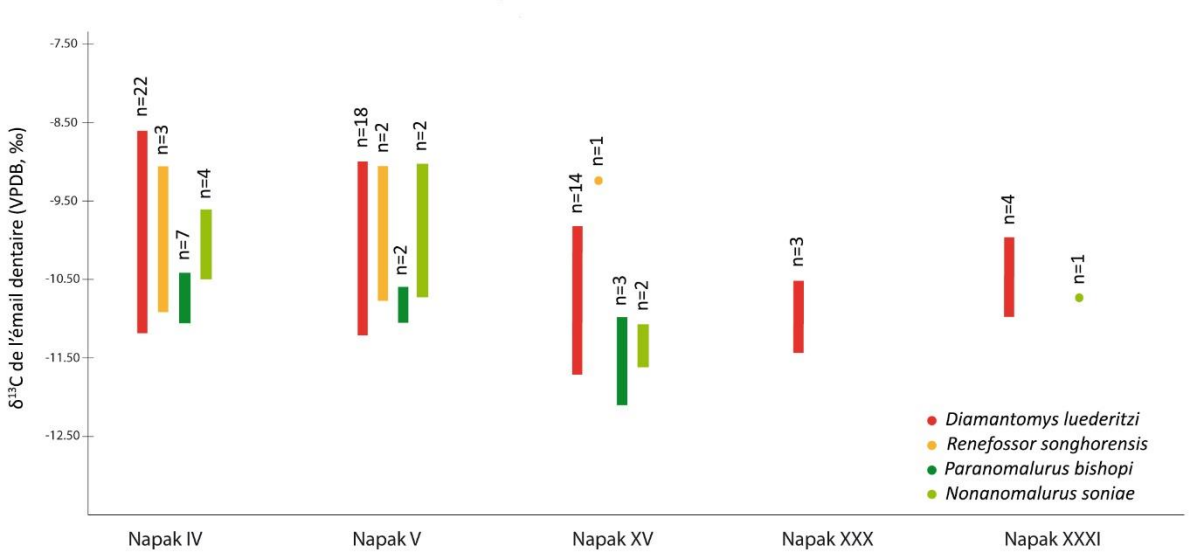


Figure III.2.12 : Comparaisons de la variabilité isotopique en $\delta^{13}C$ des espèces du Miocène inférieur de Napak en fonction des différents sites.

a. Comparaisons du rapport $\delta^{13}C$ inter-sites

En ce qui concerne les comparaisons inter-sites, les tests de Kruskall-Wallis n'ont révélé aucune différence significative entre les espèces *Renefossor songhorensis*, *Nonanomalurus soniae* et *Paranomalurus bishopi* (**p-value=0,81,** $\delta^{13}C$ compris entre **-10,9‰** et **-9,1‰** ; **p-value=0,30,** $\delta^{13}C$ compris entre **-11,7‰** et **-9,6‰** ; **p-value=0,15,** $\delta^{13}C$ compris entre **-12,1‰** et **-10,4‰** respectivement).

Pour l'espèce *Diamantomys luederitzi*, il existe une différence significative entre les sites, avec une p-value évaluée à **0,015***** (Figure III.2.13). Ces différences se trouvent entre les sites suivant :

- Napak IV/Napak XV : Wilcoxon test **p-value = 0,01*****
- Napak IV/Napak XXX : Wilcoxon test **p-value = 0,03*****
- Napak V/Napak XV : Wilcoxon test **p-value = 0,01*****

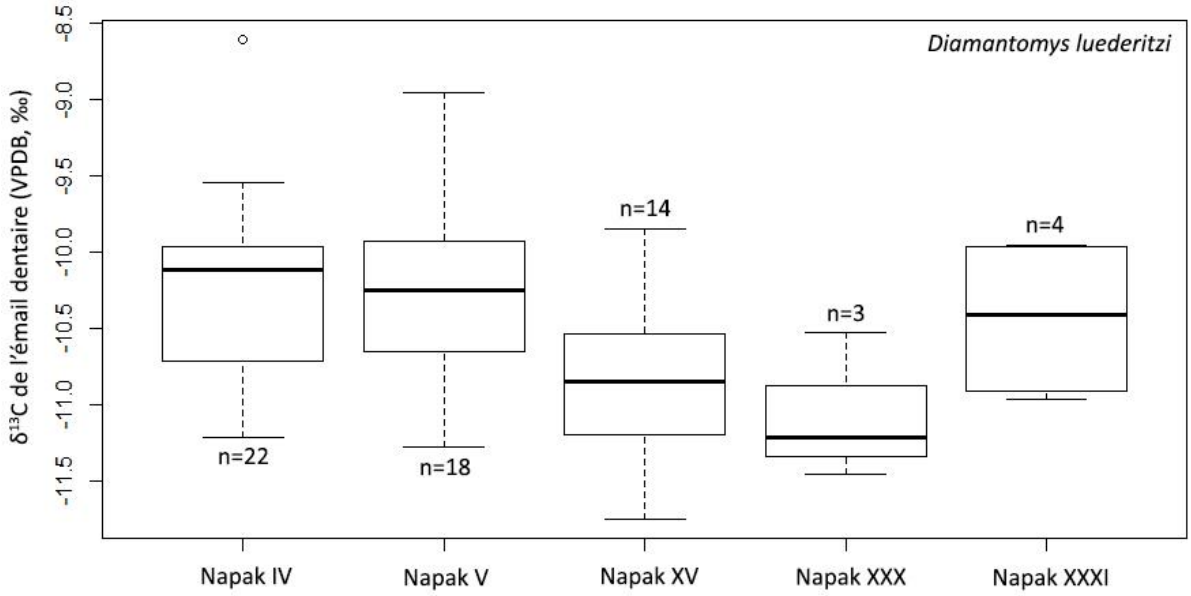


Figure III.2.13 : Variabilité isotopique en $\delta^{13}C$ de l'espèce *Diamantomys luederitzi* pour les sites de Napak.

Pour chaque différence significative, la gamme de variation des valeurs de $\delta^{13}C$ sont toujours plus positives pour les sites de Napak IV et V que pour les sites de Napak XV et XXX. On observe cependant une légère augmentation pour Napak XXXI qui présente un intervalle de valeurs plus proche des sites Napak IV et V, tout en conservant une médiane légèrement plus négative (figure III.2.13) :

- Napak IV : $\delta^{13}C$ compris entre **-11,2‰** et **-8,6‰** (moyenne = **-10,2‰**)
- Napak V : $\delta^{13}C$ compris entre **-11,3‰** et **-9,0‰** (moyenne = **-10,2‰**)
- Napak XV : $\delta^{13}C$ compris entre **-11,8‰** et **-9,9‰** (moyenne = **-10,8‰**)
- Napak XXX : $\delta^{13}C$ compris entre **-11,5‰** et **-10,5‰** (moyenne = **-11,1‰**)
- Napak XXXI : $\delta^{13}C$ compris entre **-11,0‰** et **-10,0‰** (moyenne = **-10,4‰**)

En ce qui concerne l'espèce *Paranomalurus bishopi*, malgré le fait qu'il n'y ait pas de différence significative, il est important de noter la présence de valeurs plus négatives pour Napak XV, comparé à Napak IV et V, se rapprochant de la tendance de l'espèce *Diamantomys luederitzi* (figure III.2.14).

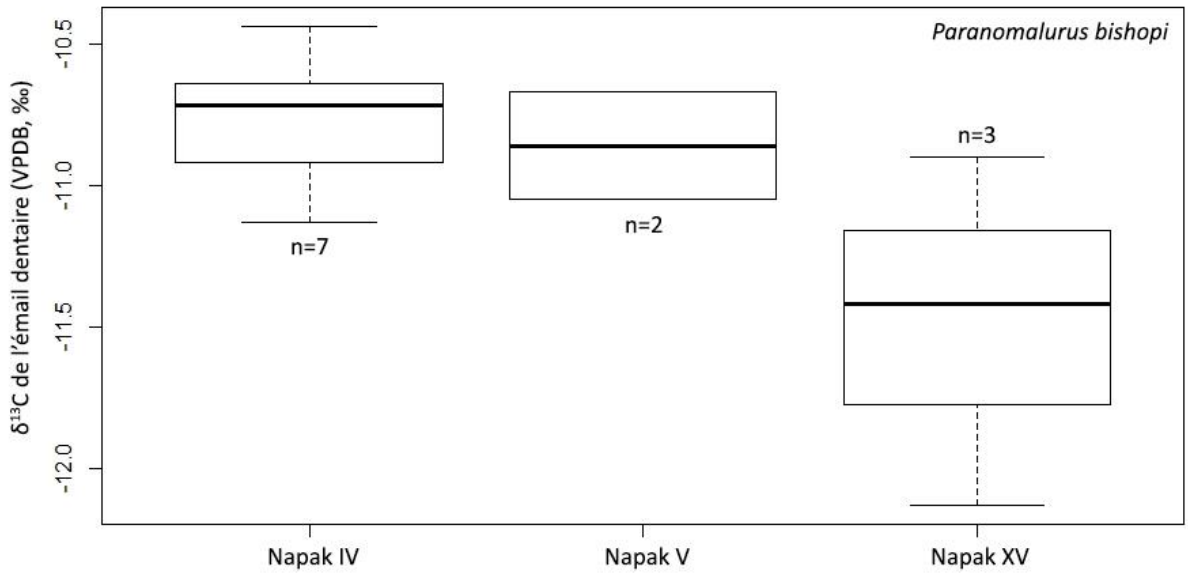


Figure III.2.14 : Variabilité isotopique en $\delta^{13}C$ de l'espèce Paranomalurus bishopi pour les sites de Napak IV, V et XV.

Les valeurs de Napak IV et V sont dans la même gamme de variation (entre **-11,1‰** et **-10,4‰** ; **-11,1‰** et **-10,7‰** respectivement). Le site de Napak XV se situe entre **-12,1‰** et **-11,0‰**, la valeur de $\delta^{13}C$ minimale étant beaucoup plus inférieure que les autres sites. Cependant, l'échantillonnage étant relativement faible, les tests statistiques ont pu être biaisés, ne permettant pas une mise en valeur de la significativité entre les sites. Ainsi, il est nécessaire de prendre en compte cette observation entre Napak IV, V et XV pour l'espèce *Paranomalurus bishopi*, donnant un élément pour les interprétations paléoenvironnementales.

De même, l'espèce *Nonanomalurus soniae* montre des différences nettes au niveau des valeurs isotopiques $\delta^{13}C$. En effet, les sites de Napak V, XV et XXX sont plus négatifs que Napak IV (moyennes de **-11,3‰**, **-11,4‰**, **-10,8‰** et de **-10,1‰** respectivement). L'échantillonnage n'étant que de n=2 pour Napak V et XV et n=1 pour Napak XXXI, la validité des tests statistiques n'est pas optimale pour une interprétation sur la significativité des différences entre les sites. Ainsi, il est tout de même nécessaire de considérer cette variation observée pour les interprétations, tout en prenant en compte la possible non représentativité de l'espèce dû à l'échantillonnage.

b. Comparaisons interspécifiques au sein des sites

Les tests statistiques non paramétriques ont permis de mettre en évidence une différence significative entre les espèces *Paranomalurus bishopi* et *Nonanomalurus soniae* au sein du site de Napak IV (Kruskall test **p-value =0,02***** ; Wilcoxon test **p-value = 0,01*****). L'espèce *Paranomalurus bishopi* montre un $\delta^{13}C$ plus négatif (compris entre **-11,1‰** et **-10,4‰**) que *Nonanomalurus soniae* (compris entre **-10,5‰** et **-9,6‰**) (figure III.2.15).

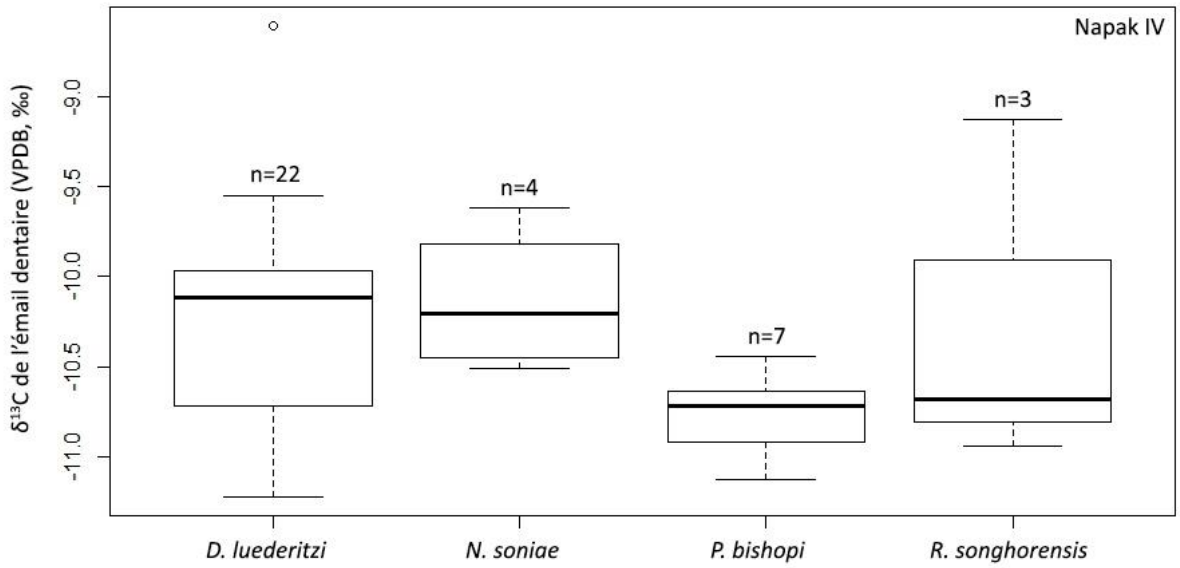


Figure III.2.15 : Comparaison entre la variabilité des rapports isotopiques $\delta^{13}C$ entre les espèces pour Napak IV.

Les espèces *Diamantomys luederitzi* et *Renefossor songhorensis* se situent dans la même gamme de variation ($\delta^{13}C_{Diamantomys}$= entre **-11,2‰** et **-8,6‰** et $\delta^{13}C_{Renefossor}$= entre **-10,9‰** et **-9,1‰**), les valeurs de $\delta^{13}C$ des espèces *Paranomalurus bishopi* et *Nonanomalurus soniae* étant comprises dans cette dernière. Aucune différence significative entre les espèces n'est

présente au sein des sites de Napak V (Kruskall test **p-value = 0,07**) et Napak XV (Kruskall test **p-value = 0,11**). Dû à l'absence de spécimens de *Renefossor songhorensis*, *Paranomalurus bishopi* et *Nonanomalurus soniae*, les sites de Napak XXX et XXXI n'ont pas pu être analysés.

2. Interprétations paléoenvironnementales

Le rapport isotopique $\delta^{13}C$ dans les dents des rongeurs herbivores étant lié à la nourriture consommée, on observe chez les espèces actuelles une variation de ses valeurs en fonction de l'environnement dans lequel les plantes ingérées se sont développées (Grimes *et al.*, 2008 ; Royer et al, 2013 ; Jeffrey *et al.*, 2015). Ainsi, une variabilité isotopique existe entre les espèces se nourrissant de plantes/feuilles présentes dans les arbres, et celles ingérant des plantes soumises à un plus fort taux d'ensoleillement qui se développent dans les milieux ouverts, mais aussi de celles nécessitant un fort taux d'humidité pour leur croissance.

a. Catégorisation du régime alimentaire

La consommation de plantes en C4 enrichies en ^{13}C ainsi que celle des plantes en C3 au rapport isotopique bas se reflétant dans l'émail dentaire des espèces herbivores, il est possible de catégoriser le régime alimentaire des espèces actuelles afin d'obtenir le pourcentage de C4 consommées. Contrairement au Miocène inférieur, les plantes en C4 sont bien établies aujourd'hui en Afrique subsaharienne, et plus particulièrement dans les environnements aux températures élevées avec une alternance de saisons sèches et de saisons des pluies généralement plus chaudes. Ainsi, le calcul de ces pourcentages permet de préciser le régime alimentaire des espèces actuelles, afin de les comparer aux espèces fossiles analysées dans cette étude. Pour des comparaisons plus fiables entre les espèces actuelles et fossiles, il faut prendre les valeurs $\delta^{13}C$ corrigées pour les espèces fossiles, réévaluées pour une valeur de $\delta^{13}C$ du CO_2 atmosphérique fixée à **-8,5‰** (ESRL, 2011) (détail en annexe 5). La végétation de l'Afrique subsaharienne étant constituée à la fois de plantes en C3 d'environnements ouverts et forestiers, mais aussi de plantes en C4, les différentes catégories alimentaires sont divisées comme suit : 1- un régime majoritaire en **plantes C3 d'environnement fermé (forestier)**, 2- un régime constitué de **plantes en C3 d'environnement ouvert (savanes boisées, savanes, prairies herbeuses)**, 3- un régime constitué en majorité de **plantes en C4**.

Cette catégorisation de régime alimentaire a été réalisée à partir des équations établies par Roche (2012), dans lesquelles il prend en compte plusieurs facteurs :

- Le **$\delta^{13}C$ des plantes africaines** : ces données ont été compilées pour 413 genres provenant de milieux forestiers et ouverts (savane, semi-désert, désert) d'Afrique subsaharienne. Ces valeurs ont été corrigées par Roche (2012) en fonction de l'année de récolte des spécimens, prenant en compte le $\delta^{13}C$ atmosphérique de l'ère industrielle et préindustrielle. Ainsi, il a évalué le $\delta^{13}C_{cor}$ moyen des plantes C3 de milieu ouvert à **-25,0 ± 1,7‰** et celui des plantes C4 à **-11,0 ± 1,0‰**. Les plantes C3 de milieu forestier peuvent être soumises à « l'effet canopée » (Van der Merwe et Medina, 1991). Dans ces environnements, la filtration de la lumière par la canopée entraîne une baisse de l'intensité lumineuse dans le sous-bois. Ce processus, associé à l'assimilation du CO2 du sol (issu de la dégradation de la matière organique) via la photosynthèse, conduit à un appauvrissement en ^{13}C des plantes en C3 situées sous la canopée et vont posséder un $\delta^{13}C$ plus négatif que les plantes en C3 de milieu ouvert, évalué à **-28,3 ± 2,7‰** en moyenne. La limite entre les plantes C3 de milieux forestiers et celles présentes en milieu ouvert est de **-26‰** (Roche, 2012), donnée dans la partie IV. 5.
- L'**enrichissement isotopique $\delta^{13}C_{bioapatite\text{-}plantes}$ des herbivores :** selon Passey *et al.*, 2005, il est situé à **+11,5‰** pour l'émail dentaire des rongeurs herbivores.

L'équation utilisée pour évaluer le pourcentage de C4 consommé est obtenue à partir de l'équation suivante :

$$\delta^{13}C_{bioapatite} = \frac{\%C4 \times \delta^{13}C_{plantes\,en\,C4} + (100 - \%C4) \times \delta^{13}C_{plantes\,en\,C3}}{100} + \Delta_{bioapatite\text{-}plantes}$$

$$\leftrightarrow \quad \%C4 = \left(\frac{\delta^{13}C_{bioapatite} - \Delta_{bioapatite\text{-}plantes} - \delta^{13}C_{plantes\,en\,C3}}{\delta^{13}C_{plantes\,en\,C4} - \delta^{13}C_{plantes\,en\,C3}} \right) \times 100$$

Ainsi, l'équation finale permettant le calcul du pourcentage de C4 en prenant en compte les valeurs moyennes de $\delta^{13}C_{cor}$ des plantes C3 et C4 de milieu ouvert ainsi que l'enrichissement isotopique estimé pour les rongeurs actuels est :

$$\%C4=\left(\frac{\delta^{13}C_{bioapatite}+13{,}5}{14}\right)\times 100$$

Pour un pourcentage de C4 situé à 0%, le $\delta^{13}C$ de la bioapatite des rongeurs herbivores est estimé à **-13,5‰**, **-6,5‰** pour un %C4 à %C4=50% et **0,5‰** pour un régime alimentaire constitué à **100%** de plantes en C4 (figure III.2.16). Une limite a été fixée à **-14,5‰** séparant les consommateurs de plantes C3 de milieux fermés (forestiers) des consommateurs de plantes en C3 de milieu ouvert à partir de la somme entre l'enrichissement isotopique de la bioapatite (**+11,5 ‰**) et la valeur de $\delta^{13}C$ marquant la séparation entre les plantes C3 de milieux fermés et celles de milieux ouverts évalué par Roche (2012) (**-26 ‰**).

Un calcul de l'incertitude de cette méthode a été réalisé, prenant en compte la somme de chaque incertitude moyenne des paramètres utilisés dans l'équation ainsi que celle du spectromètre de masse (**0,02‰**). Cette dernière est ainsi évaluée à **20%**.

Les espèces actuelles analysées dans cette étude appartiennent à quatre espèces différentes, aux niches écologiques variables : *Thryonomys swinderianus*, *Anomalurus jacksoni*, *Cryptomys amatus* et *Tachyoryctes splendens* (annexe 6). Malgré le faible échantillonnage pour 3 des 4 espèces de cette analyse, il est possible de reconstituer leur pourcentage de plantes C4 inclues dans leur régime alimentaire.

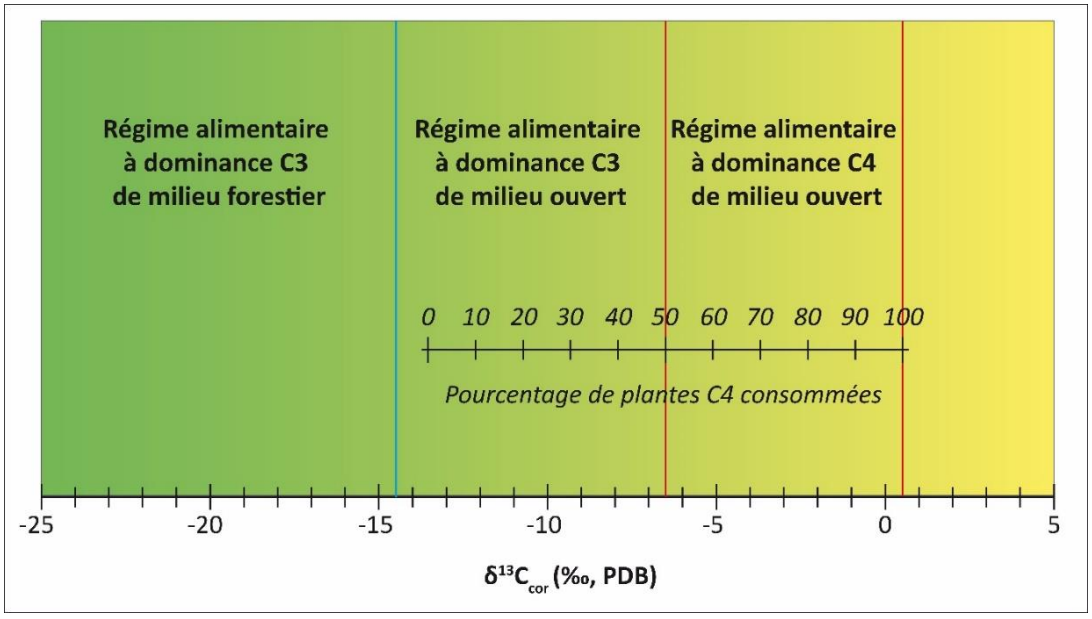


Figure III.2.16 : Catégorisation du régime alimentaire en fonction du $\delta^{13}C$ de la bioapatite des rongeurs.

Les spécimens de *Thryonomys swinderianus* proviennent de deux localités différentes : Iriri (plaine du Karamoja, région où sont présentes les localités de Napak) et un spécimen provenant du Congo, de la ville de Boma (RG 13896). Cette espèce possède un régime alimentaire herbivore strict, se nourrissant d'herbes et tiges hautement fibreuses, ainsi que de cultures de maïs, canne à sucre et maïs de Guinée. Elle se trouve dans des habitats ouverts, semi-aquatiques mais aussi des habitats sujets à des inondations saisonnières fortes de climats semi-arides (Happold et al, 2013). L'éruption des dents jugales se fait de manière séquentielle, la p4 étant présente dès la naissance et pendant le premier mois, la m1 ayant sa période de croissance durant les 5 premiers mois, la m2 à partir du 5ème mois jusqu'au 9ème, à partir duquel croît la m3 (Van der Merwe, 2000). Aucune donnée n'a été récoltée concernant la période des naissances de l'espèce *Thryonomys swinderianus* pour l'Ouganda, cependant, les naissances ont été enregistrées pour le Zimbabwe, le Botswana et le Ghana durant les périodes humides (Mai à Août pour le Ghana, Juin/Août pour le Botswana et Août/Novembre pour le Zimbabwe) (Asibey, 1974 ; Happold et al, 2013).

Les valeurs de $\delta^{13}C$ pour les spécimens ougandais sont comprises entre **-3,2‰** et **1,7‰**, ce qui correspondrait à un régime alimentaire allant de **≈74% à 100%** de plantes en C4 consommées, et donc à un régime alimentaire à dominance C4 de milieu ouvert. En ce qui concerne le spécimen congolais, les valeurs de $\delta^{13}C$ sont plus négatives, évaluées à **-7,7‰** en moyenne pour la rangée jugale. Ainsi, ce spécimen possèderait un régime alimentaire estimé à **≈40%** de consommation de plantes C4, ayant donc un régime alimentaire à dominance C3 de milieu ouvert.

L'espèce *Anomalurus jacksoni* possède un mode de vie planeur, au régime alimentaire constitué de feuilles, fleurs, écorce, brindilles et fruits. C'est une espèce opportuniste, pouvant se développer dans un large spectre forestier, allant de la forêt tropicale humide à la savane boisée (Happold *et al.*, 2013). Les valeurs en $\delta^{13}C$ du spécimen analysé (RG 31679) sont en moyenne de **-15,9‰** ($\delta^{13}C_{p4}$= **-15,3‰** et $\delta^{13}C_{m1}$= **-16,5‰**), correspondant ainsi à un régime alimentaire à dominance C3 de milieu forestier (100% de plantes C3 consommées).

Enfin, deux espèces souterraines ont été analysées : *Tachyoryctes splendens* et *Cryptomys amatus*. Ces dernières se développent dans les savanes boisées et forêts ouvertes, moins humides que les forêts tropicales retrouvées au Congo. Le spécimen appartenant à l'espèce *Cryptomys amatus* (RG 11122) provient de Lukafu, localité congolaise, tandis que celui

appartenant à *Tachyoryctes splendens* (RG 73059) provient de la localité de Forest Molo, au Kenya. L'espèce *Cryptomys amatus* se nourrit principalement de bulbes, cormes et tubercules, ainsi que de géophytes de grande taille. Une faible quantité de végétation de surface peut être inclue dans son régime alimentaire. En ce qui concerne l'espèce *Tachyoryctes splendens*, elle se nourrit de rhizomes d'herbes, de racines, de géophytes, de tiges mais aussi quelquefois de bulbes et tubercules (Happold *et al.*, 2013). Les valeurs de $\delta^{13}C$ trouvées pour l'espèce *Tachyoryctes splendens* se situent à **-0,3‰** en moyenne ($\delta^{13}C_{m1}$ = **-0,01‰** $\delta^{13}C_{m2}$ = **0,4‰** $\delta^{13}C_{m3}$ = **0,4‰**), correspondant à un régime alimentaire à dominance C4 constitué à **95%** de plantes en C4. Pour *Cryptomys amatus*, le $\delta^{13}C$ est évalué à **-5,6‰**, représentant un régime alimentaire à dominance C4, constitué à **60%** de ces dernières. L'environnement serait donc probablement légèrement plus humide, à couvert végétal plus dense dans la localité congolaise (Lukafu) que dans la localité kenyane (Forest Molo) d'où provient le spécimen de *Tachyoryctes splendens*.

Si on adapte ce modèle aux espèces fossiles récoltées à Napak, on constate que toutes les espèces miocènes sont présentes dans l'intervalle de variation catégorisant un régime alimentaire à dominance C3 de milieu ouvert, avec :

- *Diamantomys luederitzi* : $\delta^{13}C_{cor}$ compris entre **-14,3‰** et **-11,1‰**. Selon le modèle établi, son régime alimentaire contiendrait entre **0** et **20%** de plantes en C4.

- *Renefossor songhorensis* : $\delta^{13}C_{cor}$ compris entre **-13,4‰** et **-11,6‰**. Son régime alimentaire serait constitué de de **0** à **15%** de plantes en C4.

- *Paranomalurus bishopi* : $\delta^{13}C_{cor}$ compris entre **-14,6‰** et **-12,9‰**. Son régime alimentaire serait constitué de **0** à **4%** de plantes en C4, avec une valeur minimale à la limite d'un régime alimentaire à dominance C3 de milieu fermé.

- *Nonanomalurus soniae* : $\delta^{13}C_{cor}$ compris entre **-14,2‰** et **-12,1‰**. Le pourcentage de plantes en C4 dans son régime alimentaire serait ainsi compris entre **0** et **10%**.

La mise en évidence d'un régime alimentaire à dominance C3 de milieu ouvert corrobore les analyses précédemment réalisées sur les autres faunes telles que les gastéropodes, grands mammifères mais aussi rongeurs de petite taille des sites ougandais (Pickford et Senut, 2001 ; Pickford, 2004 ; Pickford et Mein, 2006 ; Pickford *et al.*, 2009 ; Roche, 2012; Bento Da Costa *et al.*, 2019). En effet, les conditions environnementales suggérées pour le Miocène inférieur

de Napak correspondraient à un milieu mosaïque constitué à la fois de plaines et ilots forestiers, de type savane boisée. Ces résultats permettent ainsi de confirmer ce type de milieu au travers des données isotopiques des rongeurs de cette étude. Cependant, le modèle établi indique la présence d'une faible quantité de plantes en C4 dans le régime alimentaire des espèces du Miocène inférieur. Il est possible qu'une faible quantité de plantes en C4 soit présente dans l'environnement, reflétée dans ces valeurs isotopiques. Cependant, les plantes en C4 ne sont bien établies qu'à partir du Miocène supérieur en Afrique subsaharienne, le plus vieux fossile montrant l'anatomie de Kranz caractéristique de ces plantes datant de 13 millions d'années (*Tomlinsonia thomassonii*) (Tidwell et Nambudiri, 1989). Ainsi, ces valeurs de $\delta^{13}C$ pourraient refléter l'ingestion de plantes en C3 de milieu ouvert, plus adaptées à des conditions plus chaudes et/ou arides, comme ce qu'il a déjà été observé chez certaines plantes en C3 soumises à des conditions de stress hydrique et de température plus hautes en conditions désertiques (Ehleringer, 1989).

b. Comparaisons aux espèces actuelles et variabilité isotopique

Malgré l'échantillonnage faible des différentes espèces actuelles de cette étude, les analyses effectuées corroborent les études précédemment réalisées, montrant une réelle variabilité isotopique de $\delta^{13}C$ entre les espèces au régime alimentaire différent (figure III.2.17).

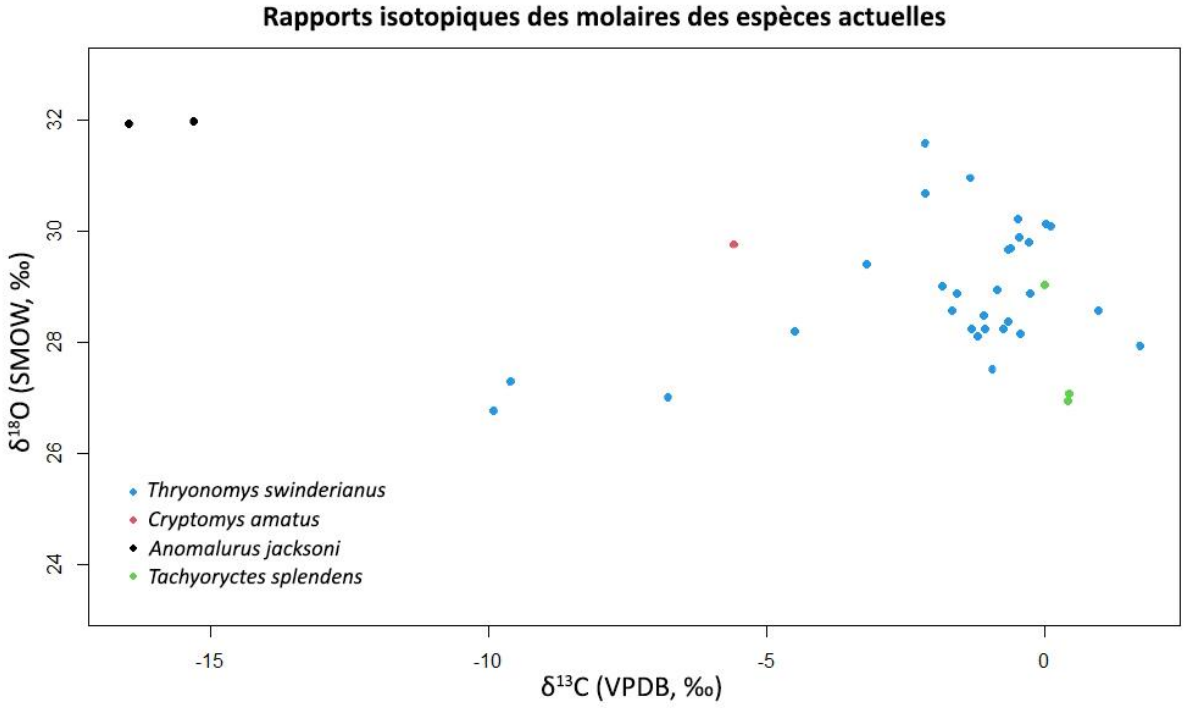


Figure III.2.17 : Rapports isotopiques du $\delta^{18}O_{SMOW}$ en fonction du $\delta^{13}C_{VPDB}$ des espèces actuelles.

Pour cette étude, les valeurs les plus négatives enregistrées pour l'espèce *Thryonomys swinderianus* proviennent du spécimen RG 13896, pour lequel les 4 valeurs correspondent à une dent jugale différente ($\delta^{13}C_{p4}$ = **-9,9‰**, $\delta^{13}C_{m1}$ = **-9,6‰**, $\delta^{13}C_{m2}$ = **-4,5‰**, $\delta^{13}C_{m3}$ = **-6,8‰**). Située dans la plaine du Karamoja, la région d'Iriri est soumise à un climat semi-aride, dans un environnement de savane boisée, contrairement à l'environnement plus humide congolais dont est issu le spécimen RG 13896. Ainsi, il n'est pas surprenant de retrouver des valeurs de $\delta^{13}C$ plus négatives pour ce dernier, ayant une source d'alimentation spécifique à l'habitat plus humide dans lequel il a vécu. De plus, selon les dents analysées, les valeurs du rapport $\delta^{13}C$ varient, avec les valeurs les plus négatives pour les deux premières dents jugales (p4 et m1). Les seules observations de période de naissance ayant été réalisées durant la saison humide, le $\delta^{13}C$ de ces dernières a pu être influencé par les valeurs plus négatives des eaux absorbées par les plantes dans un milieu à l'humidité relative plus importante. La durée de croissance des dents jugales étant courte (4 mois au maximum), les enregistrements isotopiques peuvent caractériser des saisons au cours desquelles celles-ci se sont développées. Ainsi, la différence de $\delta^{13}C$ entre les différentes dents serait caractéristique de la saisonnalité enregistrée dans le milieu de vie. Aussi, le sevrage de l'espèce *Thryonomys swinderianus* survient au bout d'un mois après sa naissance, et se nourrit ainsi de lait maternel pendant le premier mois de son développement. Ces valeurs de $\delta^{13}C$ pour la p4 et la m1 se formant durant cette période pourraient ainsi être influencées par l'apport le lait maternel en plus de la végétation consommée. En ce qui concerne les spécimens d'Iriri, seules des m1 ont été analysées, et présentent une gamme de variation allant de **-3,2‰** à **1,7‰**. Cette variabilité peut aussi refléter les différentes saisons de croissance des individus. Aujourd'hui, les pluies en Afrique orientale sont contrôlées par des flux d'air importants (vents du nord-est et moussons du sud-est, moussons et vents d'ouest), la position des zones de convergence (la Zone de Convergence Intertropicale, Congo Air Boundary), la topographie et les fluctuations de température de surface (SST) dans les océans Indien et Atlantique (Nicholson, 1996). Ainsi, la variabilité isotopique interannuelle peut donc avoir joué un rôle dans la différence de rapport $\delta^{13}C$ observée dans les m1, l'année de décès des spécimens n'étant pas connue.

Le spécimen appartenant à *Anomalurus jacksoni*, présente les valeurs de $\delta^{13}C$ les plus négatives ($\delta^{13}C_{p4}$ = **-15,3‰** et $\delta^{13}C_{m2}$ = **-16,5‰**). Son environnement est plus humide que celui

des autres espèces étudiées, et les valeurs de $\delta^{13}C$ obtenues sur l'émail dentaire sont donc plus négatives que chez celles-ci.

Pour *Cryptomys amatus*, le spécimen RG 11122 possède un $\delta^{13}C$ plus négatif que celui du spécimen de *Tachyoryctes splendens* RG 73059 ($\delta^{13}C_{RG11122}$ = **-5,6‰** en moyenne contre $\delta^{13}C_{RG73059}$ = **0,3‰**). Ces valeurs suivent celles retrouvées de *Thryonomys swinderianus* (**-3,2** et **-3,7‰**), avec les valeurs les plus négatives enregistrées dans les spécimens congolais, indiquant un environnement plus humide au couvert végétal probablement plus dense pour ces dernières comparées aux régions ougandaise et kenyane.

Lorsqu'on observe les résultats obtenus pour le rapport $\delta^{13}C$ des espèces fossiles de Napak, la variabilité isotopique entre les sites n'est pas aussi claire que celle des espèces actuelles (figure III.2.18). En effet, les valeurs de $\delta^{13}C$ des espèces pour tous les sites confondus restent dans un intervalle restreint, indiquant la présence d'un environnement relativement homogène au niveau de sa végétation. Les tests statistiques ont permis de mettre en évidence une différence significative pour l'espèce *Diamantomys luederitzi* entre les sites Napak IV et Napak XXX et XV, ainsi que des différences entre Napak V et Napak XV, avec des rapports isotopiques plus négatifs pour les localités de Napak XV et XXX. Le site de Napak XXX n'est pas situé dans le même membre, étant situé sur le membre d'Iriri, plus vieux, et Napak IV, V et XV présents sur le membre de Napak, plus jeune. En plus d'une différence d'âge entre ces localités, les dépôts présents dans ces dernières sont différents, subaériens pour les sites de Napak IV et V et fluviatiles pour les sites de Napak XV et XXX. Ces derniers regroupent des faunes typiques de ces milieux, avec de nombreuses tortues et crocodiles récoltés dans les sites de Napak XV et XXX, retrouvés en moindre quantité dans les sites plus jeunes. Ainsi, ces résultats de $\delta^{13}C$ pourraient indiquer un environnement plus humide à Napak pour les sites localisés dans le membre d'Iriri, mais aussi plus humide pour Napak XV comparé à Napak IV et V.

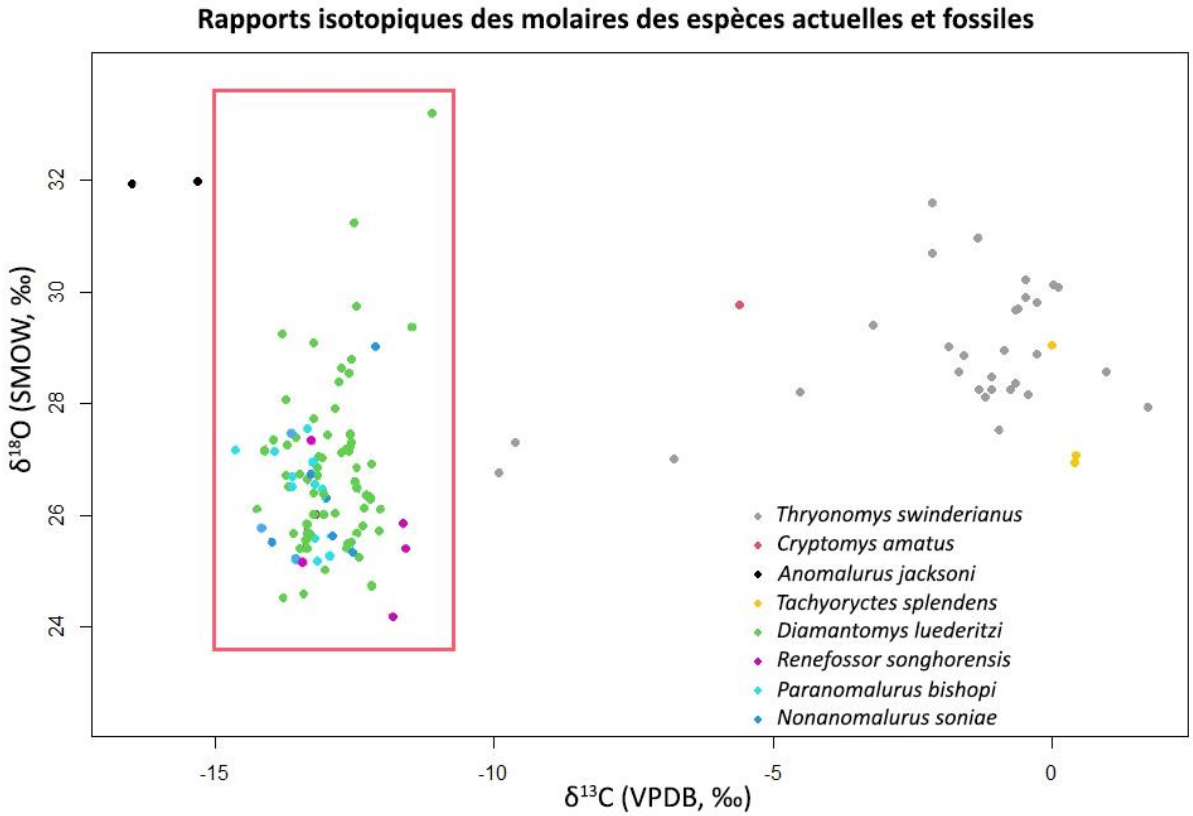


Figure III.2.18 : Comparaison des rapports isotopiques $\delta^{18}O_{SMOW}$ en fonction du $\delta^{13}C_{VPDB}$ des espèces actuelles et fossiles.

A plus petite échelle, une autre différence significative a été retrouvée pour le site de Napak IV, entre les espèces *Paranomalurus bishopi* et *Nonanomalurus soniae*, le $\delta^{13}C$ étant plus négatif pour la première espèce ($\delta^{13}C_{P.\ bishopi}$ compris entre **-11,1‰** et **-10,4‰**) que pour la deuxième ($\delta^{13}C_{N.\ soniae}$ compris entre **-10,5‰** et **-9,6‰**). A partir des analyses réalisées dans la partie 2 de cette thèse, *Paranomalurus bishopi* a été interprétée comme ayant un mode locomoteur planeur, tandis que *Nonanomalurus soniae* a été catégorisé comme majoritairement arboricole, mais possédant aussi certains caractères adaptés à un comportement terrestre sur la base de son humérus (voir partie II, chapitre 3). Ainsi, il peut être surprenant d'observer des rapports isotopiques plus faibles chez *Paranomalurus bishopi*, certaines espèces actuelles planeuses comme *Anomalurus beecrofti* préférant les strates les plus hautes des arbres, soumises à un taux d'ensoleillement plus important. Cependant, d'autres espèces appartenant au genre *Anomalurus*, telles qu'*Anomalurus derbianus*, *Anomalurus jacksoni* ou encore *Anomalurus beldeni* sont plus opportunistes, pouvant se trouver dans les forêts équatoriales tropicales jusqu'aux forêts ouvertes présentes dans les savanes boisées, logeant dans les troncs et les strates plus basses que la canopée (Happold *et*

al., 2013). De plus, certaines espèces de rongeurs actuels tels que *Ratufa affinis* ou encore *Protoxerus stangeri*, catégorisées comme arboricoles strictes, préfèrent les strates les plus hautes des forêts dans lesquelles elles se développent (Francis, 2001 ; Shepherd & Shepherd, 2012 ; Happold *et al.*, 2013). Ainsi, les valeurs plus négatives pour *Paranomalurus bishopi* pourrait s'expliquer par le partage d'un environnement forestier avec l'espèce *Nonanomalurus soniae*, cette dernière pouvant occuper des strates plus hautes que l'espèce planeuse, et se nourrissant ainsi de feuilles aux valeurs isotopiques en $\delta^{13}C$ plus positives dû à un ensoleillement plus important. Un autre facteur pourrait aussi expliquer cette différence entre ces deux espèces miocènes. En effet, malgré la catégorisation majoritaire d'un comportement arboricole pour *Nonanomalurus soniae*, l'analyse en morphométrie géométrique incluant la phylogénie (PFDA) indique une probabilité de comportement terrestre pour cette espèce, sur la base de son humérus complet (partie II, chapitre 3). Ainsi, *Nonanomalurus soniae* pourrait avoir un comportement plus opportuniste qu'un arboricole stricte, allant chercher sa nourriture à la fois au niveau des arbres qu'il occupe mais aussi au niveau du sol. Lorsque l'on compare la gamme de variation du $\delta^{13}C$ de *Nonanomalurus soniae* avec celle de *Diamantomys luederitzi* de Napak IV ($\delta^{13}C_{Diamantomys}$ = entre **-11,2‰** et **-8,6‰**), on constate que ses valeurs se rapprochent des valeurs hautes de l'intervalle de variation de *Diamantomys luederitzi*, considéré comme terrestre et vivant dans des espaces plus ouverts, se nourrissant d'une végétation plus fibreuse, sur la base des analyses morphométriques ainsi que de sa morphologie dentaire (partie II, chapitre 3). Ainsi, *Nonanomalurus soniae* pourrait avoir un rapport $\delta^{13}C$ plus positif que *Paranomalurus bishopi* en raison d'un régime alimentaire herbivore plus varié que l'espèce miocène planeuse. Enfin, une dernière hypothèse pourrait être une période de vie différente entre les individus des deux espèces. En effet, les niveaux étant datés entre 19,5 et 20 millions d'années, nous ne connaissons ni la période exacte de vie des spécimens, ni les saisons au cours desquelles les rangées dentaires se sont développées. Ainsi, les individus pourraient avoir vécu durant des périodes différentes, aux conditions climatiques variables reflétées dans la végétation consommée.

c. Comparaisons aux grands mammifères et paléoenvironnement

Les études paléontologiques précédemment réalisées sur la faune fossile des sites ougandais (gastéropodes, tragulidae, suidés, proboscidiens, primates, rongeurs) mettent en évidence des résultats isotopiques indiquant un environnement mosaïque, composé de forêts

non denses avec des ilots de paysages plus ouverts comme des clairières (Bishop, 1963 ; Pickford, 1995 ; Pickford et Mein, 2006 ; Pickford *et al*., 2010 ; Senut, 2015 ; Bento Da Costa *et al*, 2019). Les valeurs de ces analyses semblent correspondre à un paysage de type savane boisée, où des espèces d'environnement plus fermé comme *Paranomalurus bishopi* ont pu cohabiter avec des espèces semblant adaptées à un environnement plus ouvert comme *Diamantomys luederitzi.*

Les grands mammifères sont connus pour enregistrer un signal isotopique régional, dû à leur grande capacité migratoire induite par leur grande taille. En ce qui concerne les rongeurs, ils sont quant à eux connus pour posséder un signal isotopique local, leur petite taille leur conférant une capacité migratoire faible.

Lorsque nous comparons nos résultats isotopiques avec les mesures obtenues sur les grands mammifères (Roche, 2012), les valeurs en $\delta^{13}C$ obtenues sur l'émail dentaire des grands mammifères se situent entre **-12,9‰** et **-9,6‰**. Ainsi, on observe ici aussi une étendue de variation correspondant à des environnements en C3 de milieux plutôt ouverts (bois, absence de forêt dense), aux valeurs allant de **-26,9‰** à **-23,6‰** pour les plantes (figure III.2.19).

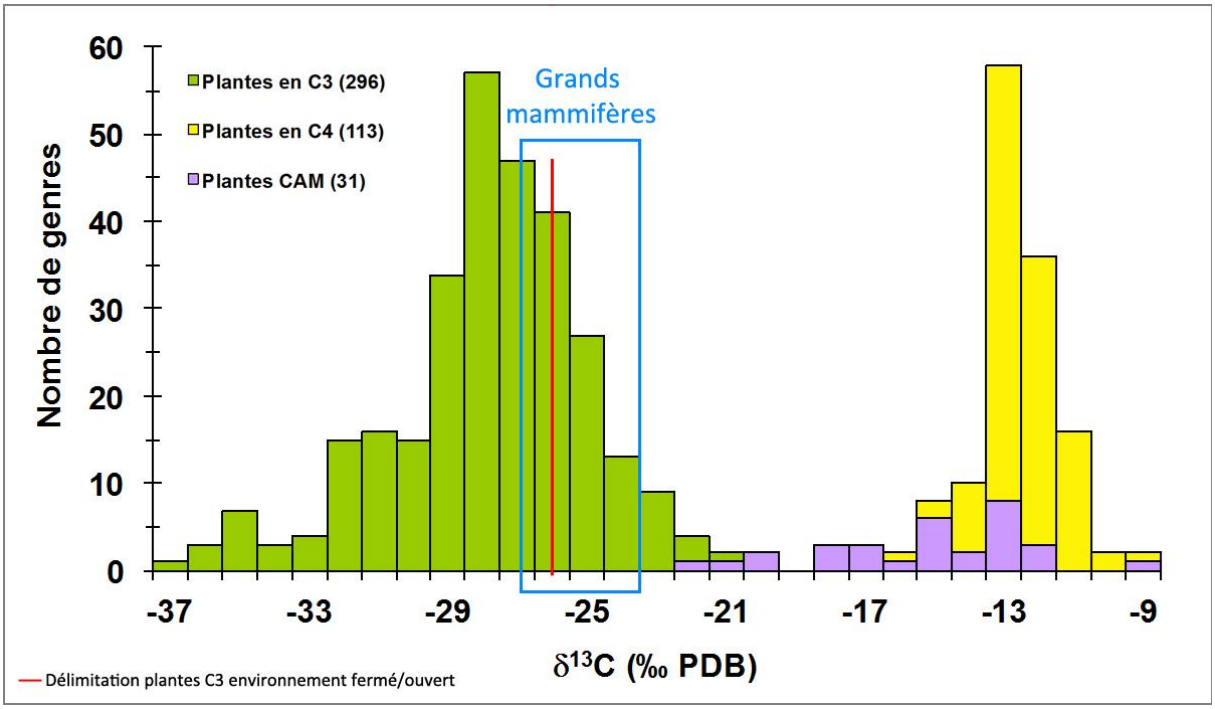


Figure III.2.19 : Valeurs du $\delta^{13}C_{VPDB}$ des grands mammifères comparés aux valeurs des plantes actuelles d'Afrique sub-saharienne (Roche, 2012).

Les valeurs les plus négatives observées chez les grands mammifères correspondent au $\delta^{13}C$ des anthracothères (espèce indéterminée), groupe étant rapproché des hippopotamidés actuels au niveau de leur écologie. Aujourd'hui, les hippopotames sont caractérisés par un mode de vie amphibie, et donc inféodés à des milieux très humides localement comme l'hippopotame amphibie *Hippopotamus amphibius* qui habite les lacs et fleuves au Sud du Sahara et l'hippopotame nain du Libéria *Hexaprotodon liberiensis*, qui vit dans les points d'eau présents en forêt (Boisserie, 2001). Chez les anthracothères, certains caractères tels que l'élévation des orbites ainsi qu'un processus angulaire fort permettent de les relier au mode de vie semi-aquatique connu chez les hippopotamidés (Boisserie, 2001 ; Pickford, 1983), corroborant ainsi les valeurs de $\delta^{13}C$ plus négatives chez les spécimens fossiles. Ainsi, les valeurs isotopiques en ^{13}C chez les grands mammifères herbivores reflètent la présence d'un environnement mosaïque aux plantes en C3 de milieu ouvert, avec la présence possible de points d'eaux permettant aux anthracothères de s'établir, voire la présence d'ilots forestiers plus humides avec une végétation aux valeurs isotopiques plus négatives.

Lorsqu'on compare ces valeurs de $\delta^{13}C$ aux résultats obtenus ici pour les rongeurs de Napak, on constate un recoupement des gammes de variations isotopiques entre les deux ensembles (figure III.2.20). En effet, le $\delta^{13}C_{cor}$ des rongeurs est compris entre **-14,6‰** et **-11,1‰**, donnant des valeurs pour les plantes ingérées comprises entre **-26,1‰** et **-22,6‰**.

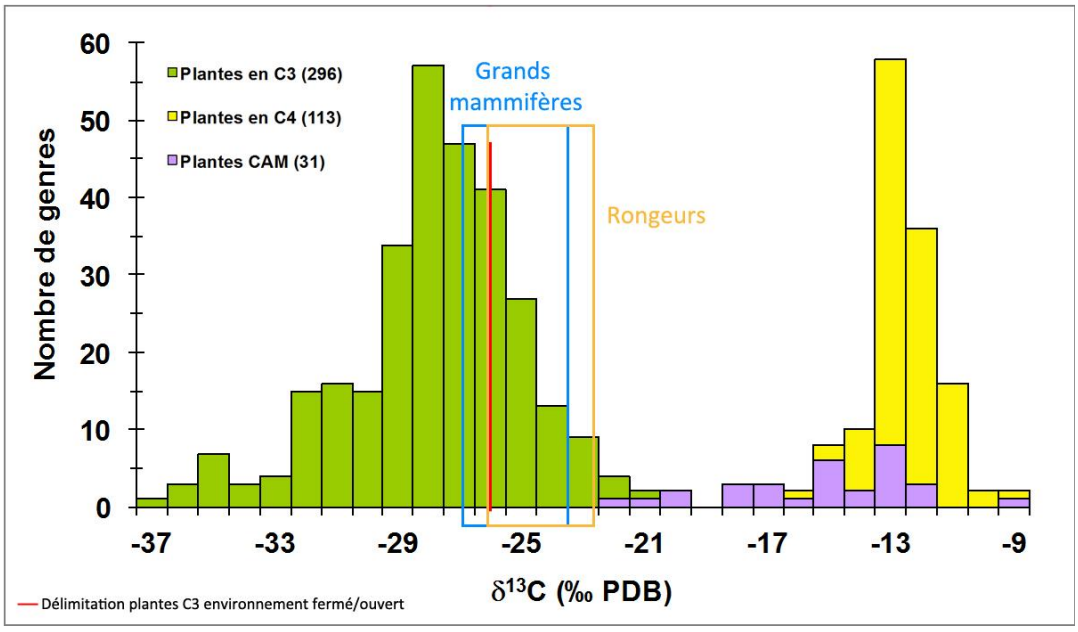


Figure III.2.20 : Comparaison du rapport isotopique $\delta^{13}C_{cor(VPDB)}$ des grands mammifères et des rongeurs miocènes.

L'intervalle de variation chez les deux ensembles est assez similaire, avec un écart de de l'ordre de **-3,5‰** entre $\delta^{13}C_{cor}$ minimum et maximum des rongeurs pour un écart de **-3,3‰** chez les grands mammifères herbivores, tous sites confondus. On pourrait s'attendre à une variabilité moindre chez les rongeurs dû à un enregistrement plus local des conditions environnementales. Cependant, les valeurs étant probablement réparties sur une échelle de temps importante, les spécimens récoltés ont pu se développer à des périodes différentes impliquant une saisonnalité mais aussi une végétation différente en fonction des périodes analysées. De plus, tous les sites sont présents dans cet intervalle. Il serait donc intéressant de regarder la variabilité intrasite pour chaque groupe, avec un échantillonnage plus important pour une meilleure représentativité des populations.

Les valeurs de $\delta^{13}C_{cor}$ récoltées pour les rongeurs vont dans le même sens que celles déjà réalisées pour les grands mammifères, indiquant un environnement ouvert constitué de végétation essentiellement en C3. Les valeurs les plus négatives correspondent à *Paranomalurus bishopi*, espèce planeuse et arboricole, mais aussi à l'espèce arboricole *Nonanomalurus soniae* possédant une gamme de variation proche de celle de *Paranomalurus bishopi*. Ces deux espèces étant considérées comme arboricoles, il n'est pas surprenant de retrouver ces valeurs plus négatives chez ces spécimens, nécessitant la présence d'arbre pour leur mode de vie. Ainsi, cela permet de préciser les environnements du Miocène inférieur de Napak, constitués de plantes en C3 de milieu ouvert mais aussi de patchs forestiers comme le suggèrent les anthracothères analysés (Roche, 2012). Les espèces ayant les valeurs isotopiques les plus positives correspondent à *Diamantomys luederitzi*, considéré comme terrestre, arboricole et/ou fouisseur sur la base de son crâne et de son humérus distal, entrant ainsi dans une catégorie généraliste. De plus, sa morphologie dentaire dotée d'une couronne haute indique une ingestion de végétation plus fibreuse, plus abrasive caractéristique des milieux plus ouverts (Damuth et Janis, 2011 ; Madden, 2014 ; Bento Da Costa *et al.*, 2019). Ainsi, la présence de plaines herbeuses semble attestée par ces valeurs, mettant en avant un environnement de savane boisée hétérogène.

III. Le rapport isotopique de l'oxygène de l'émail dentaire des rongeurs du Miocène inférieur de Napak

1. Résultats des analyses isotopiques en $\delta^{18}O$

Les valeurs en $\delta^{18}O$ des spécimens de Napak sont regroupées dans l'annexe 5.

De manière générale, le $\delta^{18}O$ de *Diamantomys luederitzi* montre la plus grande gamme de variation, dans laquelle se situe la majorité des rapports isotopiques des autres espèces (figure III.2.21). Ces dernières se situent surtout dans la partie la plus basse de l'intervalle de $\delta^{18}O$, à l'exception de l'espèce *Paranomalurus bishopi* pour le site de Napak XV dont les spécimens analysés se situent dans la moyenne de la variabilité. Aussi, dans le même site, l'espèce *Renefossor songhorensis* montre un $\delta^{18}O$ plus faible que toutes les autres espèces, mais l'échantillonnage étant égal à 1, il ne permet pas une représentabilité de l'espèce dans sa globalité. Les tests statistiques non paramétriques de Kruskall Wallis et Wilcoxon-Mann Whitney ont été utilisés afin de mettre en évidence la significativité des résultats (seuil fixé à 0,05).

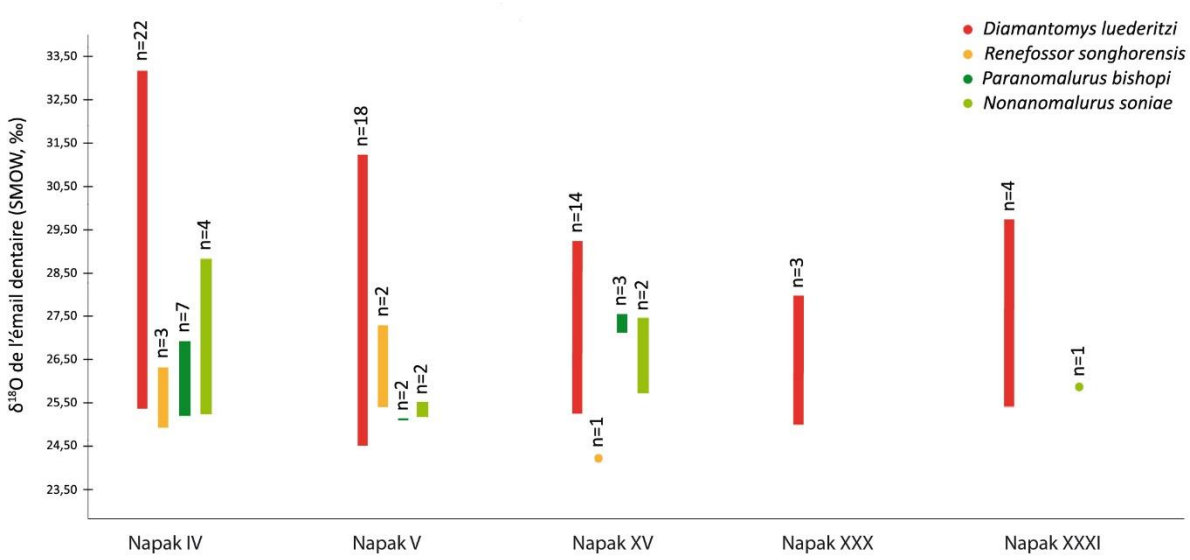


Figure III.2.21 : Variabilité isotopique du $\delta^{18}O_{SMOW}$ des espèces du Miocène inférieur de Napak.

a. Comparaisons du rapport $\delta^{18}O$ inter-sites

Les tests statistiques ont permis de mettre en évidence une différence significative pour l'espèce *Paranomalurus bishopi* pour le rapport $\delta^{18}O$ entre les sites (Kruskall test **p-value=0,01*****). Cette différence est présente entre les sites de Napak IV et Napak XV

(Wilcoxon test **p-value = 0,02*****), Napak IV possédant les valeurs les plus faibles (entre **25,3‰** et **26,9‰** contre un intervalle compris entre **27,1‰** et **27,6‰** pour Napak XV) (figure III.2.22). L'absence de différence significative entre Napak V et Napak XV (Wilcoxon test **p-value=0,2**) est surprenante à la vue des valeurs bien plus inférieures des spécimens de Napak V (**25,2‰** et **25,2‰**), cependant, le nombre de spécimen étant de 2, il est possible que les p-values des tests soient biaisées, dû à un échantillonnage trop faible pour un fonctionnement statistique optimal.

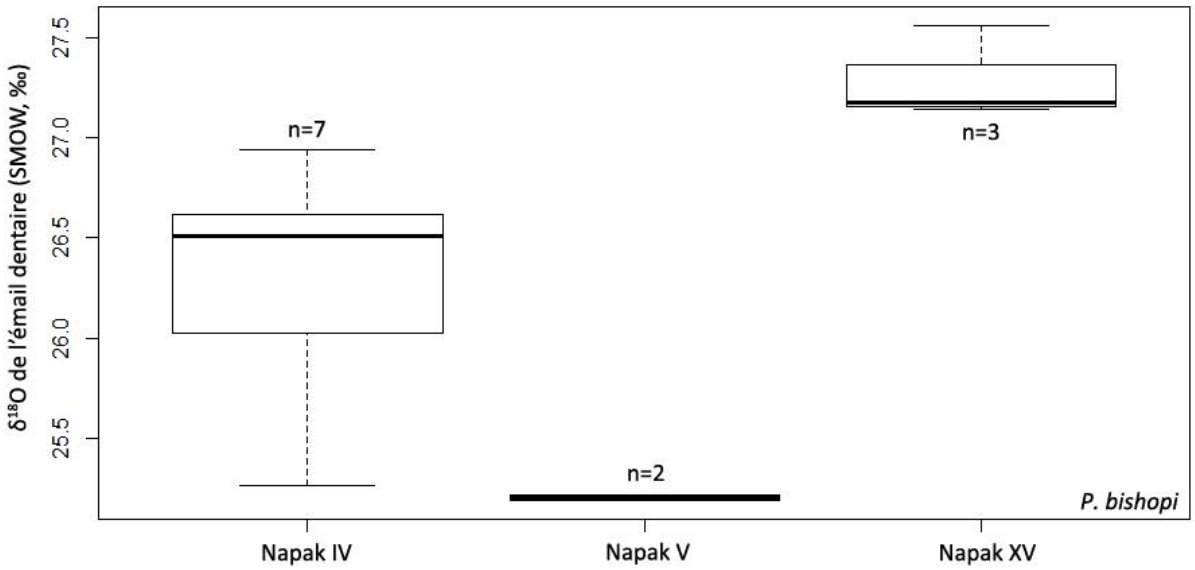


Figure III.2.22 : Variabilité isotopique du $\delta^{18}O_{SMOW}$ de l'espèce *Paranomalurus bishopi* pour les sites de Napak IV, V et XV.

Aucune autre différence significative n'a été observée entre les sites pour les autres espèces (Kruskall test p-value$_{Diamantomys}$=**0,75** ; p-value$_{Renefossor}$=**0,30** ; p-value$_{Nonanomalurus}$=**0,31**).

b. Comparaisons interspécifiques du $\delta^{18}O$ au sein des sites

Les analyses ont été réalisées seulement sur les sites de Napak IV, V et XV, en raison du faible nombre de taxons représentés à Napak XXX et XXXI : un seul de *Diamantomys luederitzi* et un seul de *Nonanomalurus soniae* à Napak XXX et un seul de *Nonanomalurus soniae* pour Napak XXXI. Aucune différence significative n'a été démontrée entre les espèces au sein des sites ougandais (figure III.2.23) :

- Napak IV : Kruskall test **p-value = 0,12**
- Napak V : Kruskall test **p-value = 0,21**

- Napak XV : Kruskall test **p-value = 0,19**

On peut constater que les valeurs de $\delta^{18}O$ de l'espèce *Diamantomys luederitzi* couvrent l'étendue de variation de la majorité des autres espèces présentes dans les sites ougandais, hormis le site Napak XV où un spécimen de *Renefossor songhorensis* montre une valeur plus faible ($\delta^{18}O$ = **24,2‰**) :

- Napak IV : $\delta^{18}O_{D.luederitzi}$ compris entre **25,4‰** et **33,2‰** (valeur extrême)
- Napak V : $\delta^{18}O_{D.luederitzi}$ compris entre **24,5‰** et **31,2‰**
- Napak XV : $\delta^{18}O_{D.luederitzi}$ compris entre **25,3‰** et **29,2‰**

Il est important de considérer la valeur plus faible de *Renefossor songhorensis*, correspondant au spécimen NAP XV 300'08. En effet, les infrarouges réalisés sur ce spécimen ayant mis en évidence la présence de calcite secondaire, il est nécessaire de prendre des précautions quant à l'interprétation de cet échantillon.

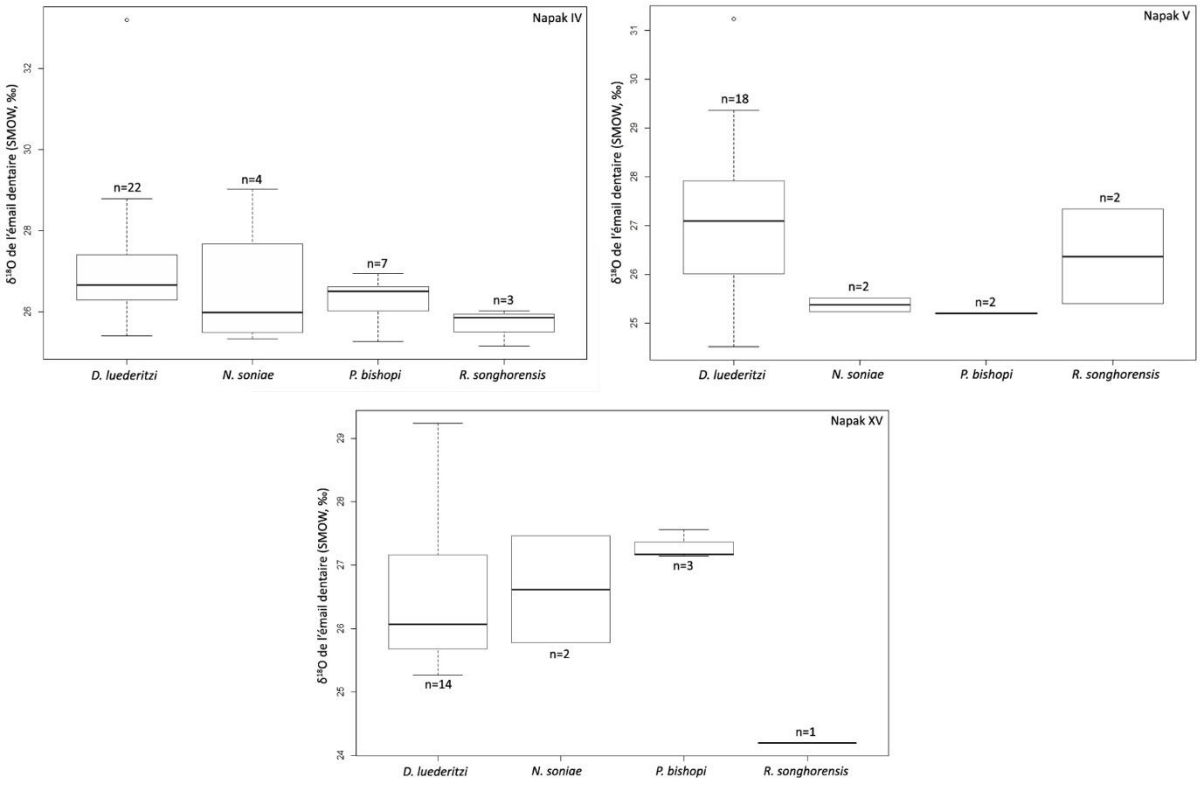


Figure III.2.23 : Comparaison des rapports $\delta^{18}O$ entre les espèces au sein des sites.

Cette répartition pourrait donc expliquer la non-significativité entre les données des différentes espèces entre les sites. Cependant, il est important de noter la variation entre les

médianes des différentes espèces, pouvant donner des indices supplémentaires sur les interprétations paléoenvironnementales.

2. Interprétations paléoenvironnementales

Le $\delta^{18}O$ étant dépendant de l'humidité relative du milieu ainsi que de la température, les valeurs de rapport isotopique permettent de comparer les climats entre les régions aux périodes différentes de manière qualitative. Une augmentation de l'aridité et de la température induit une évaporation accrue des eaux de surface, produisant un enrichissement relatif en isotope lourd ^{18}O comparé à l'isotope léger ^{16}O, produisant un rapport isotopique $\delta^{18}O$ plus positif. Ce dernier se reflètera ainsi dans l'émail dentaire des espèces présentes dans ces localités, buvant l'eau disponible ou bien s'en procurant par l'ingestion de végétation.

a. Comparaisons aux espèces actuelles et variabilité isotopique

Lorsqu'on observe la variation du rapport $\delta^{18}O$ des rongeurs miocènes et actuels, on constate que la variabilité globale est moins importante comparée à celle du $\delta^{13}C$ (figure III.2.24). De plus, une majorité des valeurs relevées pour les espèces fossiles sont plus négatives que celles de l'émail dentaire des espèces actuelles, hormis un spécimen de *Diamantomys luederitzi* pour Napak IV qui montre une valeur de $\delta^{18}O$ extrême ($\delta^{18}O_{Diamantomys}$ = **33,2‰**), ou bien recoupe l'intervalle de variation des espèces actuelles dans sa partie la plus basse (figure III.2.24). Cela peut indiquer la présence d'un environnement plus humide à Napak durant le Miocène inférieur comparé aux sites est-africains actuels. La valeur extrême remarquée à Napak IV pourrait provenir d'un signal isotopique biaisé de par la préservation du matériel analysé. Cependant, cette zone étant actuellement soumise à des variations climatiques notables ainsi qu'à des périodes de sècheresse, il n'est pas impossible que le spécimen analysé se soit développé dans un environnement plus sec à une période donnée, reflété dans un rapport isotopique plus important que celui des autres spécimens analysés.

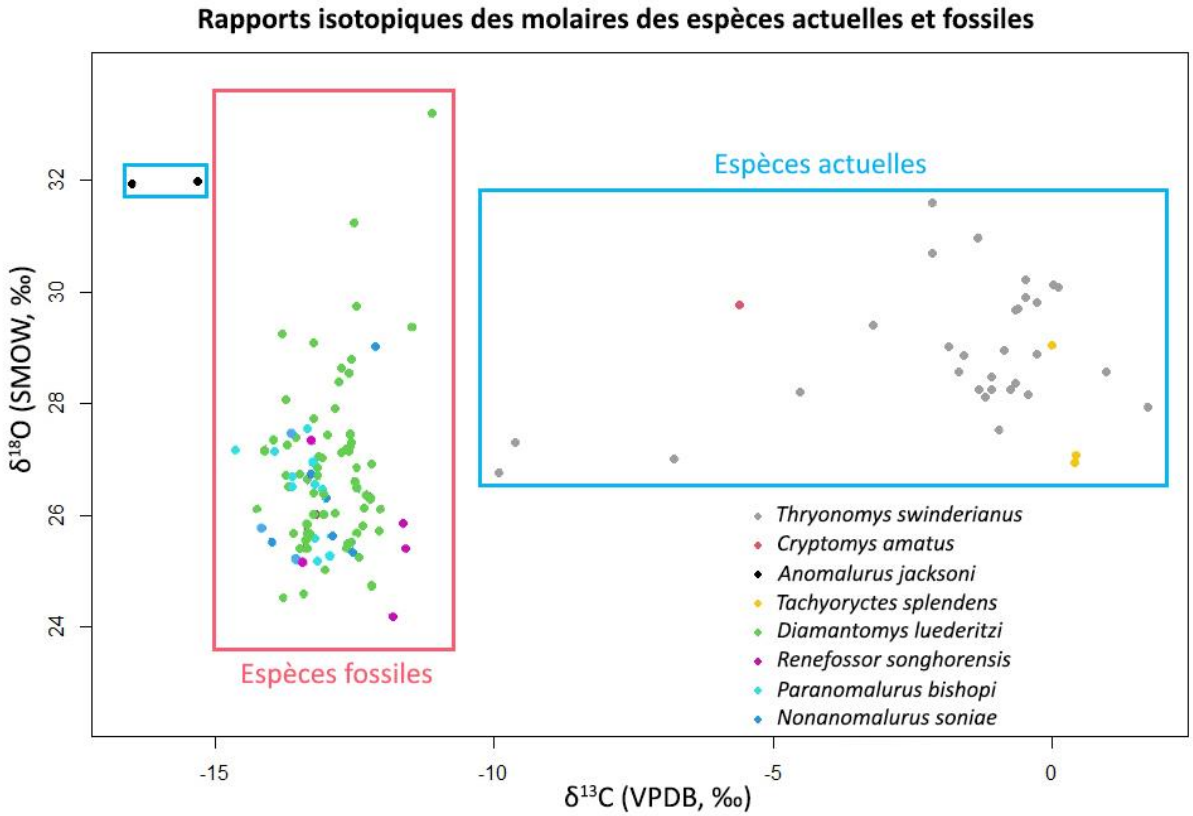


Figure III.2.24 : Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O$ en fonction du $\delta^{13}C$ des espèces actuelles et fossiles.

Lorsqu'on détaille les rapports isotopiques $\delta^{18}O$ en fonction de tous les sites analysés, toutes les gammes de variation des sites de Napak sont inférieures à celles des sites actuels (figure III.2.25). Néanmoins, on remarque que le spécimen de *Thryonomys swinderianus* analysé pour la localité de Boma est proche des valeurs hautes des sites du Miocène inférieur ougandais, mettant en évidence une humidité plus importante pour ce site que pour les localités d'Iriri, Lukafu et Forest Molo, proche des conditions climatiques d'humidité relative et de température du Miocène inférieur. Cependant, ce spécimen provient de la ville de Boma, autour de laquelle l'agriculture est fortement présente. Ainsi, il est possible que le spécimen récolté se soit nourrit de plantes cultivées qui sont continuellement irriguées. L'apport continu en eau dans cette végétation pourrait biaiser les interprétations environnementales par une augmentation de l'humidité locale mise en évidence par l'émail dentaire développé à partir des ressources végétales et eaux ingérées.

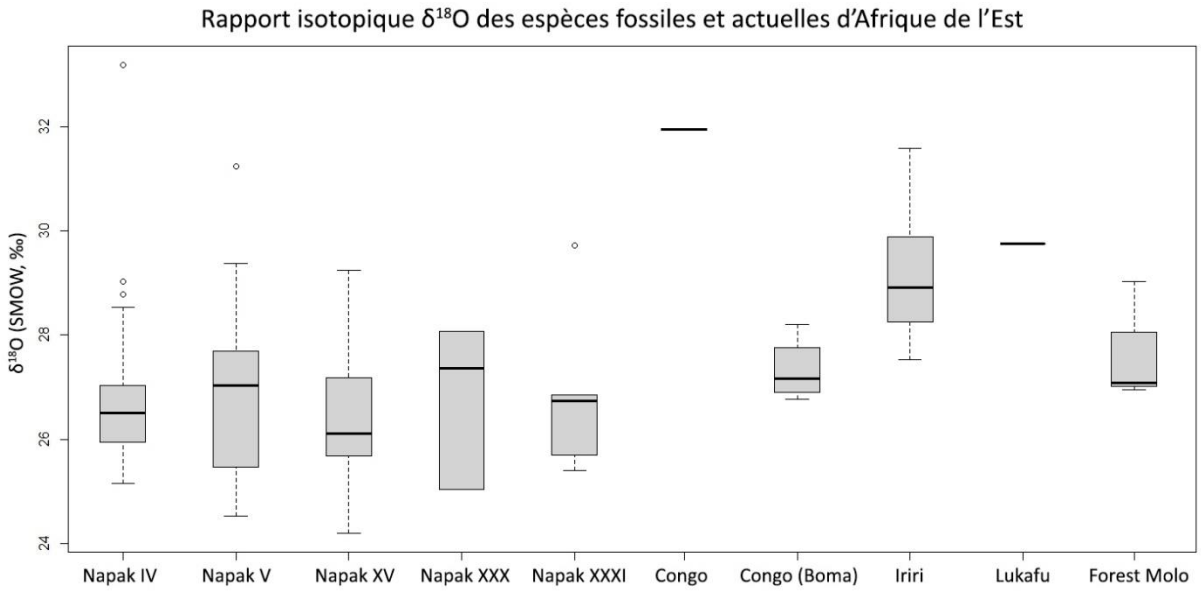


Figure III.2.25 : Comparaison des valeurs de $\delta^{18}O_{SMOW}$ entre les espèces fossiles et actuelles.

Le spécimen appartenant à l'espèce *Tachyoryctes splendens* récolté à Forest Molo (Kenya), possède aussi des valeurs de $\delta^{18}O$ plus négatives que les autres sites, proches des valeurs isotopiques les plus positives de Napak. Chez de nombreux rats-taupes souterrains, le terrier dans lequel ils vivent constitue un microclimat à l'humidité plus élevée, leur permettant d'obtenir à la fois leurs ressources en eau, mais aussi d'avoir un environnement optimal dans lequel se développer. Ainsi, il n'est pas surprenant d'obtenir des valeurs plus négatives pour cette espèce, ayant un mode de vie souterrain exclusif, le taux d'humidité relative n'étant pas représentatif de l'environnement en surface dans lequel elle évolue.

Enfin, lorsqu'on compare les sites du Miocène inférieur de Napak, on observe une gamme de variation relativement similaire pour tous, avec des valeurs extrêmes plus hautes présentes à Napak IV et V, tandis que les valeurs extrêmes les plus basses sont enregistrées pour Napak XV. Plusieurs interprétations sont possibles : 1- les sites possèdent une humidité relative et/ou une température similaire, avec des spécimens enregistrant des périodes courtes plus/ou moins humides et/ou chaudes qui se reflètent dans les valeurs extrêmes mises en évidence, et plus particulièrement une saisonnalité, 2- le site de Napak XV possèderait une humidité relative ainsi qu'une température moins élevée au moment de la saison humide comparé aux autres sites, 3- la valeur la plus basse correspond à un spécimen appartenant à l'espèce *Renefossor songhorensis*. Sur la base de ses caractères dentaires ainsi que son crâne robuste, ce spécimen a été pendant longtemps attribué à la famille des Bathyergidae. Ainsi, le mode de vie fouisseur a été supposé pour cette espèce, ce qui rejoindrait l'interprétation faite pour

l'espèce actuelle *Tachyoryctes splendens* au mode de vie souterrain, se développant dans un microclimat plus humide que le milieu en surface. Ainsi, cette valeur serait influencée par une augmentation de l'humidité du sol plutôt qu'une humidité à la surface. Cependant, la valeur de *Renefossor songhorensis* étant celle de NAP XV 300'08, la présence de calcite secondaire peut biaiser le signal isotopique. La valeur la plus basse après ce spécimen correspond à NAP XV 143'09d ($\delta^{18}O$ = **25,3 ‰**), extrêmement proche de la valeur la plus négative du site de Napak V mesurée chez le spécimen NAP V 43'18 ($\delta^{18}O$ = **25,2 ‰**) appartenant à l'espèce *Nonanomalurus soniae*. Ainsi, ce signal isotopique pourrait être caractéristique d'une humidité aussi accentuée à Napak XV qu'à Napak V, indiquant la possible présence de patchs forestiers à Napak XV.

Les tests de Tukey ont été réalisés entre les espèces *Diamantomys luederitzi* (Napak IV, V et XV) et *Thryonomys swinderianus* (Iriri) à des fins comparatives, montrant une différence significative entre chaque site fossile et la région d'Iriri (figure III.2.26) :

- Napak IV/Iriri : Tukey test **p-value = 0,00 *****
- Napak V/Iriri : Tukey test **p-value = 0,00*****
- Napak XV/Iriri : Tukey test **p-value = 0,00*****

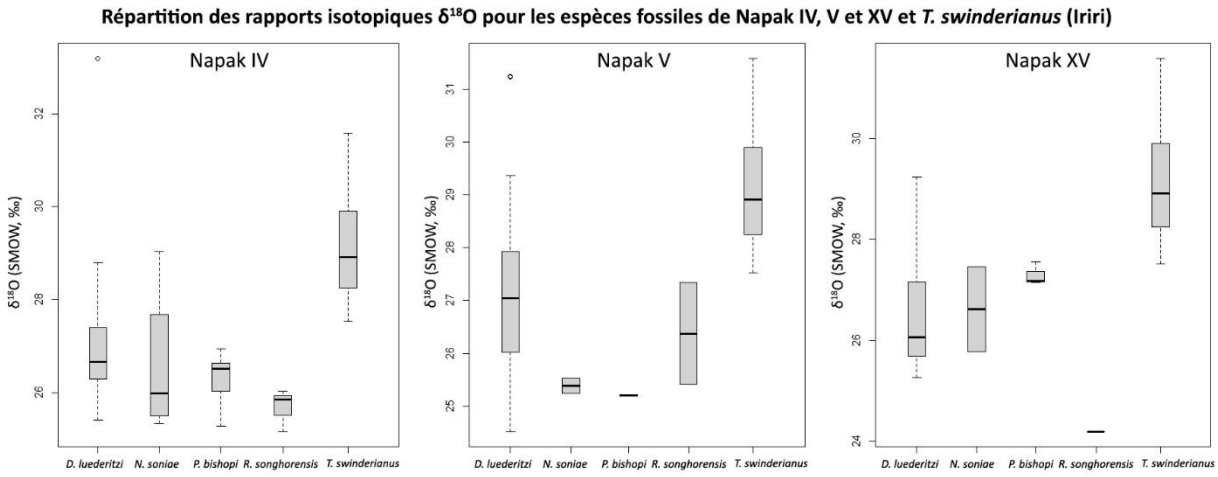


Figure III.2.26 : Comparaison du rapport $\delta^{18}O_{SMOW}$ entre les espèces fossiles et l'espèce actuelle *Thryonomys swinderianus*.

Les tests statistiques ont été réalisés entre les espèces ayant une écologie supposée similaire, ainsi qu'un nombre de spécimens suffisant pour une fiabilité de la significativité, d'où le choix de *Diamantomys luederitzi* et *Thryonomys swinderianus*. Cependant, les valeurs observées pour les autres espèces présentes à Napak IV, V et XV montrent une différence

notable avec l'espèce actuelle, allant dans le même sens que l'interprétation environnementale notée précédemment. Ainsi, le rapport isotopique $\delta^{18}O$ des différentes espèces fossiles indiquent une humidité relative du milieu durant le Miocène inférieur probablement plus importante qu'aujourd'hui, avec la possibilité d'une température du milieu moins élevée qu'actuellement, minimisant le phénomène d'évaporation influençant le $\delta^{18}O$ des eaux météoriques.

b. Comparaisons aux grands mammifères et paléoenvironnement

Lorsqu'on compare les valeurs de rapport isotopique $\delta^{18}O$ des grands mammifères herbivores avec les données récoltées pour les rongeurs du Miocène inférieur de Napak, on constate que les valeurs se retrouvent dans la même gamme de variation pour tous les sites (figure III.2.27). Prenant en compte les valeurs extrêmes, l'espèce *Diamantomys luederitzi* recouvre quasiment tout l'intervalle des rapports isotopiques $\delta^{18}O$ de tous les groupes, pouvant mettre en avant un comportement opportuniste de l'espèce pouvant s'abreuver ou se procurer ses ressources en eau au travers de différentes végétations présentes dans des conditions climatiques humides et/ou plus ou moins chaudes au cours du temps. La présence de valeurs isotopiques similaires à celles obtenues pour les espèces appartenant aux gomphothères et deinothères, supposés occuper des milieux plus ouvert et/ou moins humides, peut étayer l'hypothèse d'un environnement hétérogène, avec la présence de plaines herbeuses dans lesquelles *Diamantomys luederitzi* a pu s'établir. Cependant, il est nécessaire de noter que le $\delta^{18}O$ dépend aussi de la physiologie de l'animal, le poids étant un facteur d'influence sur ces valeurs. Ainsi, il est nécessaire de prendre des précautions sur cette hypothèse, les gomphothères et déinothères étant dans une gamme de poids bien supérieure aux rongeurs.

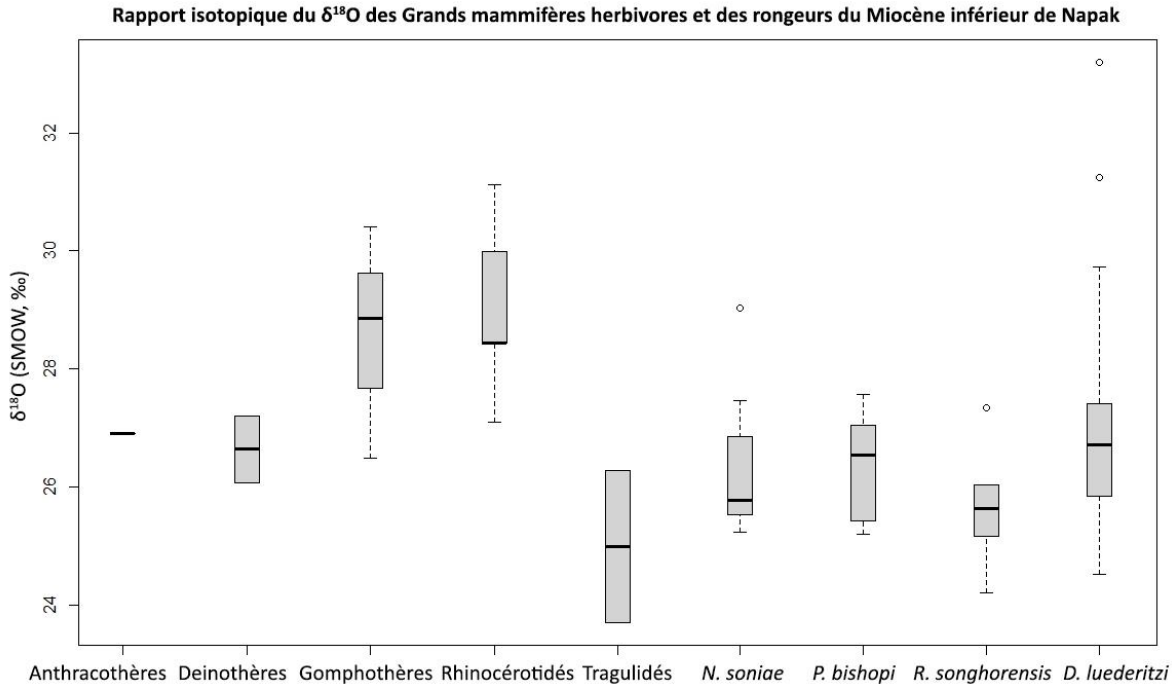


Figure III.2.27 : Comparaison des valeurs de rapport isotopique $\delta^{18}O$ entre les espèces fossiles de rongeurs et les grands mammifères du Miocène inférieur analysés par Roche, 2012.

Les valeurs les plus négatives sont retrouvées chez les tragulidés, chez les spécimens appartenant au genre *Dorcatherium* ($\delta^{18}O_{Dorcatherium}$ = **23,7‰**). Ce groupe est particulièrement inféodé aux environnements forestiers ou galeries forestières, proches de points d'eau, utiles pour certaines espèces actuelles pour la fuite lors d'attaques prédatrices (Clauss et Rössner, 2014 ; Rössner et Heissig, 2013). Ainsi, ces valeurs de $\delta^{18}O$ plus faibles pourraient être induites par une occupation d'un patch forestier plus humide par les spécimens de tragulidés analysés, et notamment par un mode de vie lié à une source d'eau permanente. La variabilité isotopique montrée par les grands mammifères herbivores peut être représentative des environnements régionaux occupés par ces espèces, aux modes de vie différents, illustrant ainsi un milieu plus ou moins humide et/ou à la température moins élevée mais aussi un environnement mosaïque. Les gomphothères et les rhinocérotidés pourraient avoir occupé un milieu plus ouvert et moins humide que les tragulidés, mais aussi que les espèces de rongeurs *Nonanomalurus soniae*, *Paranomalurus bishopi* (considérés comme occupant des milieux plus boisés car arboricoles) et *Renefossor songhorensis* (microclimat engendré par une augmentation d'humidité dans le terrier).

Enfin, en dehors de *Diamantomys luederitzi*, la variation du rapport isotopique en $\delta^{18}O$ des autres espèces est plus limitée, pouvant souligner la capacité à enregistrer des informations

climatiques caractéristiques d'un environnement local. En prenant en compte toutes les données d'oxygène analysées, l'hypothèse d'un environnement hétérogène plus humide et/ou plus froid durant le Miocène inférieur qu'aujourd'hui est renforcée, avec la présence de plaines herbeuses dans lesquelles certaines espèces de grands mammifères (Gomphothères, Rhinocérotidés, Deinothères) et de rongeurs (*Diamantomys luederitzi*, *Renefossor songhorensis*) ont pu s'établir, parsemées de patchs forestiers non denses (bois) et plus humides, dans lesquels les rongeurs arboricoles *Paranomalurus bishopi* et *Nonanomalurus soniae* ainsi que les tragulidae et les anthracothères ont pu évoluer.

IV. Conclusion

Les analyses réalisées sur le $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ sur les rongeurs du Miocène inférieur de Napak ont permis de mettre en évidence un environnement plus humide et/ou à température moins élevée à l'époque comparé à aujourd'hui. Plusieurs arguments soutiennent cette interprétation, que ce soit chez les rongeurs ou bien dans les études réalisées chez les grands mammifères. Premièrement, le régime alimentaire des espèces miocènes était constitué d'une majorité de plantes en C3 de milieu ouvert, adaptées à un milieu plus humide à température moins élevée que les plantes en C4, constituant majoritaire des espèces actuelles. L'occupation de niches écologiques différentes mise en avant par la variabilité isotopique chez les espèces actuelles se reflète aussi chez les espèces ougandaises fossiles, avec *Diamantomys luederitzi* et *Renefossor songhorensis* probablement présentes dans un milieu plus ouvert, se nourrissant d'une végétation plus sujette à l'évaporation contre les espèces arboricoles se nourrissant d'une végétation d'environnement plus boisé. Cependant, en dehors du régime alimentaire, la variabilité isotopique n'est pas aussi nette chez les espèces fossiles que chez les espèces actuelles. Deuxièmement, des variations ont été montrées entre les sites de Napak IV et V et ceux de Napak XV et XXX, ces derniers étant plus négatifs au niveau du $\delta^{13}C$ de *Diamantomys luederitzi*. Par rapport à Napak XXX, cela pourrait être dû à une augmentation de l'aridité et/ou de la température au cours du temps, Napak XXX étant situé dans le membre inférieur d'Iriri. Les valeurs plus négatives du $\delta^{13}C$ de *Diamantomys*, pourraient indiquer un couvert végétal localement plus dense à Napak XV. De plus, cette différence est soutenue par les valeurs du $\delta^{18}O$, ce dernier étant plus négatif à Napak XV. Troisièmement, l'hypothèse d'un environnement plus humide et/ou plus froid au

Miocène inférieur qu'aujourd'hui, représentant une savane boisée constituée de plaines herbeuses et ilots forestiers est soutenue à la fois par les grands mammifères et les rongeurs miocènes. En effet, la présence des Gomphothères, Déinothères et Rhinocérotidés implique un milieu plus ouvert, corroboré par leurs valeurs isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$, partageant potentiellement leur environnement avec *Diamantomys luederitzi*, espèce plus généraliste et *Renefossor songhorensis*. Les Anthracothères et Tragulidés reflètent un milieu plus humide et fermé, mettant en évidence l'hétérogénéité du milieu ougandais au Miocène inférieur, renforcé par les résultats des rongeurs *Paranomalurus bishopi* et *Nonanomalurus soniae* de par leurs valeurs de $\delta^{13}C$ plus négatives et leur mode locomoteur arboricole (plus précisément planeur pour *Paranomalurus bishopi*). Enfin, les comparaisons entre les espèces *Diamantomys luederitzi* et *Thryonomys swinderianus* confirment la présence d'un environnement plus froid et/ou plus humide au Miocène inférieur à Napak comparé au climat actuel ougandais d'aujourd'hui.

Chapitre 3 : Climats actuel et passé en Namibie : Géochimie des rongeurs du Miocène inférieur de la Sperrgebiet

I. Le climat actuel en Namibie : le cas du désert du Namib

1. Généralités

Situé sur la côte occidentale d'Afrique Australe, le désert du Namib est délimité au Nord par la rivière Carunjamba (Angola), au Sud par la rivière Olifants (Afrique du sud), ainsi que par le Grand Escarpement à l'Est. Il s'étend sur près de 2000 km du Nord au Sud, allant des latitudes 14°S à 32°S, constitué de vastes étendues rocheuses et sableuses (figure III.3.1) (Pickford et Senut, 1999 ; Segalen, 2003). La région du Namib est située dans l'éco zone du Karoo Namaqualand, éco zone aride/hyperaride (latitudes 11°S/33°S et longitudes 17°E/25°E), subdivisée en plusieurs provinces géomorphologiques : le « Cape Middle Veld », le Karoo, le Namib, le Kaokoveld, certaines parties du « Highveld » ainsi que le Damaraland (White, 1986 ; Deacon & Lancaster, 1988 ; Segalen et al 2004). La végétation de cette zone comprend une partie du centre d'endémisme régional du Karoo-Namib, en particulier la zone sujette aux pluies d'hiver (Giess, 1971 ; White, 1986 ; Pickford & Senut, 1999 ; Segalen, 2003). Au Nord, il existe des affinités fortes de la faune et flore avec l'Afrique subtropicale, constituée d'espèces animales et végétales partagées avec le « corridor semi-aride » d'Afrique sub-équatoriale. Au Sud, la flore et faune sont caractéristiques de la province du Cap (Pickford & Senut, 1999).

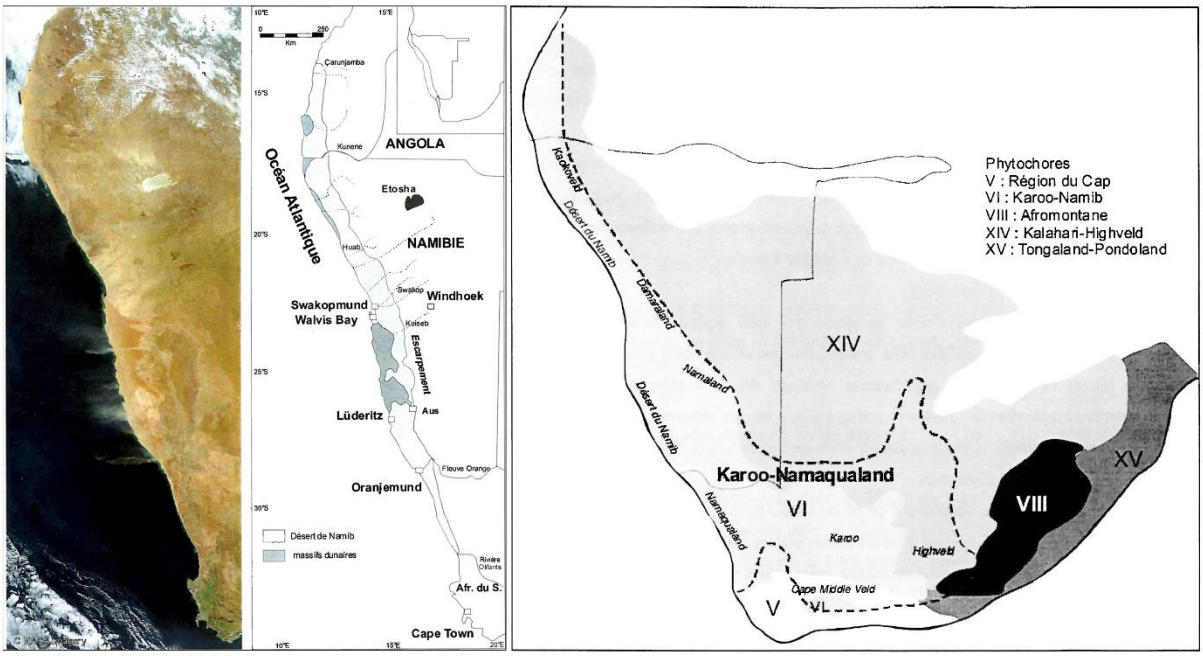


Figure III.3.1 : Présentation du désert du Namib et localisation de l'éco-zone du Karoo-Namaqualand (modifié d'après Ségalen, 2003 et White, 1986).

Le désert du Namib est divisé en trois zones principales, parallèles à la ligne de côte (Selby, 1977) :

- Un désert de brouillard froid qui s'étend jusqu'à 40 km à l'intérieur des terres, procurant une source importante d'humidité pour la faune et la flore (Klein, 1980 ; Deacon & Lancaster, 1988)
- Un désert de brouillard présent en alternance, situé entre 40 et 60 km à l'intérieur des terres
- Au-delà de 60 km : une steppe désertique s'étendant jusqu'au Grand Escarpement.

Ces trois zones sont balayées par les Bergwind (vents des montagnes) soufflant du Nord-Est au Sud-Ouest du Grand Escarpement, ayant un impact majeur sur la surface des roches exposées dans la région entre Swakop et Kuiseb Rivers (Whitaker, 1984 ; Pickford & Senut, 1999). Deux rivières permanentes coulent dans le désert du Namib, la rivière Kunene au Nord, et la rivière Orange au Sud, ainsi que certaines rivières éphémères le long desquelles une végétation riparienne subtropicale se développe dans les vallées (Klein, 1980 ; Deacon & Lancaster, 1988 ; Jacobson et al, 1995 ; Pickford & Senut, 1999).

2. Le climat actuel du désert du Namib

Le désert du Namib est un désert relativement froid, avec une température moyenne annuelle comprise entre 14 et 18 °C (White, 1986 ; Pickford et Senut, 1999). Son environnement est hétérogène, dû à différents régimes de pluies, une intensité variable du brouillard en fonction des zones ainsi qu'une variation de température au cours de l'année (figure III.3.2) (Segalen, 2003).

Figure III.3.2 : Paysage du désert du Namib, Nord de la Sperrgebiet.

Ces différences ont amené à diviser le désert du Namib en plusieurs secteurs selon Giess (1971) et Walter (1971) :

- Des biotopes selon 3 secteurs latitudinaux (Giess, 1971)
    - Le Namib septentrional délimité au Sud par la rivière Haub
    - Le Namib central entre la rivière Haub et Kuiseb
    - Le Namib méridional s'étendant jusqu'au Nord du Namaqualand
- Deux secteurs longitudinaux (Walter, 1971)
    - Le Namib externe soumis à des brouillards intenses
    - Le Namib interne, peu soumis aux brouillards

En se basant sur ces données ainsi que la classification des zones climatiques de Köppen et Wegener (1924), on distingue les zones suivantes (figure III.3.3) :

- Une bande côtière désertique où la température moyenne annuelle est inférieure à 18°C (avec une variation thermique allant de 10 à 22°C), à forts brouillards et soumise aux pluies d'hiver dans sa zone sud (dans laquelle sont localisés les sites de cette étude)
- Une zone désertique située entre les rivières Kunene et Kuiseb, soumise à un régime de pluies d'été, où la température moyenne annuelle est supérieure à 18°C
- Le Namib méridional avec une partie Nord (située au-dessus de Lüderitz et Aus) constituée d'une zone désertique avec une température moyenne annuelle inférieure

à 18°C, soumise à un régime de pluies d'été et une partie Sud de même température annuelle moyenne, où les précipitations sont rares mais de forte intensité, réparties sur toute l'année.

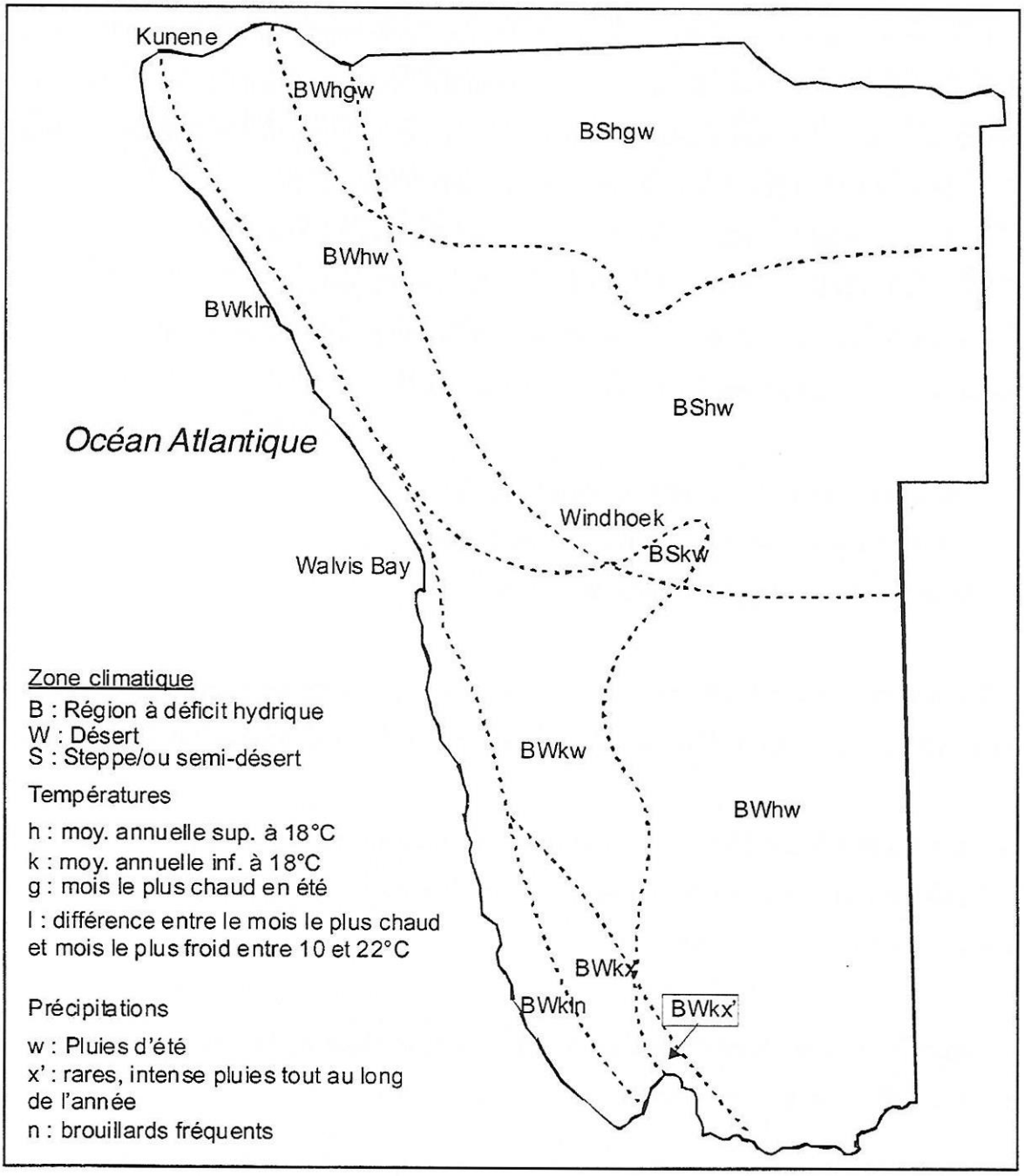


Figure III.3.3 : Découpage des zones climatiques en Namibie (Köppen et Wegener, 1924).

Le climat du désert du Namib est lié aux fortes interactions entre un courant océanique froid, le courant Benguela, et des masses anticycloniques bloquées par des reliefs montagneux en bordure du continent. Le relief du Grand Escarpement permet l'individualisation de cellules de haute pression, une située sur l'Atlantique Sud, et l'autre située sur le plateau du Grand

Escarpement. Ainsi, la morphologie du désert du Namib favorise la création de vents forts, provenant ici de l'anticyclone Sud Atlantique, poussant les eaux de surfaces le long de la ligne de côte et induisant une remontée des eaux profondes froides à la surface (Currie, 1953 ; Darbyshire, 1963 ; Moroshkin *et al.*, 1970 ; Pickford et Senut, 1999). Ce phénomène appelé «upwelling» induit une aridification de la région, ainsi que la création de de brouillard au large de la côte. Le brouillard présent au niveau de la côte se dissipe lors du réchauffement des sols au cours de la journée (Nelson et Hutchings, 1983 ; Brain, 1984 ; Lutjeharms et Meeuwis, 1987 ; Olivier, 1995 ; Pickford et Senut 1999).

Une grande partie des apports en eau du désert du Namib provient du brouillard formé grâce aux « upwellings ». Durant la nuit, le brouillard se forme au large des côtes, au-dessus des masses d'eau froides et se déplace à l'intérieur des terres grâce aux vents soufflant vers le Nord-Est. Les brouillards sont fréquents au niveau de la bande côtière, allant entre 50 et 100 jours de brouillard par an, plus abondants en hiver et été qu'en automne et au printemps. Entre l'été et l'hiver, une migration allant du Sud vers le Nord au niveau du littoral est présente, due au déplacement de l'anticyclone Atlantique Sud et des courants froids au cours des saisons (Olivier, 1995). Les précipitations liées au brouillard représentent 40 à 50 mm par an, et contiennent des impuretés telles que des sulfures d'hydrogène issus des sédiments marins superficiels, induisant la présence de nombreux sédiments salins et/ou gypseux sur les côtes du Namib (White, 1986 ; Pickford et Senut, 1999).

Le désert du Namib est soumis à plusieurs régimes de pluies selon la zone géographique. Malgré ces différents régimes, les précipitations ne dépassent pas 100 mm par an (Jacobson et al, 1995). La partie Nord du désert du Namib est soumise à un régime de pluies d'été, avec à l'Est, entre les villes de Swakopmund (Namibie) et Willimore (Afrique du Sud), 60% des pluies tombant durant cette saison. Au Sud du désert, au niveau de la zone côtière entre Lüderitz et la région du Cap, 60 % des pluies tombent durant l'hiver. Pour le reste de la région, les pluies sont irrégulières, réparties sur l'ensemble de l'année (Tyson, 1986). Dans la zone soumise aux pluies d'hiver, 3500 espèces de plantes sont endémiques, adaptées à un environnement venteux ainsi qu'à des sols pauvres. Ces dernières sont caractéristiques des fynbos de la zone floristique du cap, paysage de plantes de petite taille à feuilles réduites (succulentes, arbustes, lychens), aux graminées rares (Geiss, 1971 ; White, 1986 ; Pickford et Senut, 1999). Du point de vue isotopique, les gammes de variations inter-annuelles du $\delta^{18}O_{VSMOW}$ des précipitations

et des brouillards le long de la côte namibienne oscillent entre -3‰ et +3‰ (Kaseke *et al.*, 2017 ; 2018).

II. Le rapport isotopique du carbone de l'émail dentaire des rongeurs du Miocène inférieur de la Sperrgebiet

1. Résultats des analyses isotopiques en $\delta^{13}C$

L'échantillonnage disponible pour les sites miocènes inférieurs étant faible, nous ne pouvons pas comparer les données par espèce pour les trois sites d'étude. Néanmoins, on peut observer un chevauchement des valeurs de $\delta^{13}C$ chez l'espèce *Diamantomys luederitzi* entre les sites de Grillental et Elisabethfeld, ce dernier présentant une forte variabilité ($\delta^{13}C$ compris entre **-10,3‰** et **-6,5‰**). L'espèce *Bathyergoides neotertiarius* présente des valeurs plus négatives pour le site Elisabethfeld comparé aux spécimens de Grillental et Langental (entre **-9,5‰** et **-7,8‰** contre **-7,3‰** et un intervalle allant de **-8,7‰** et **-7,1‰** respectivement) (figure III.3.4).

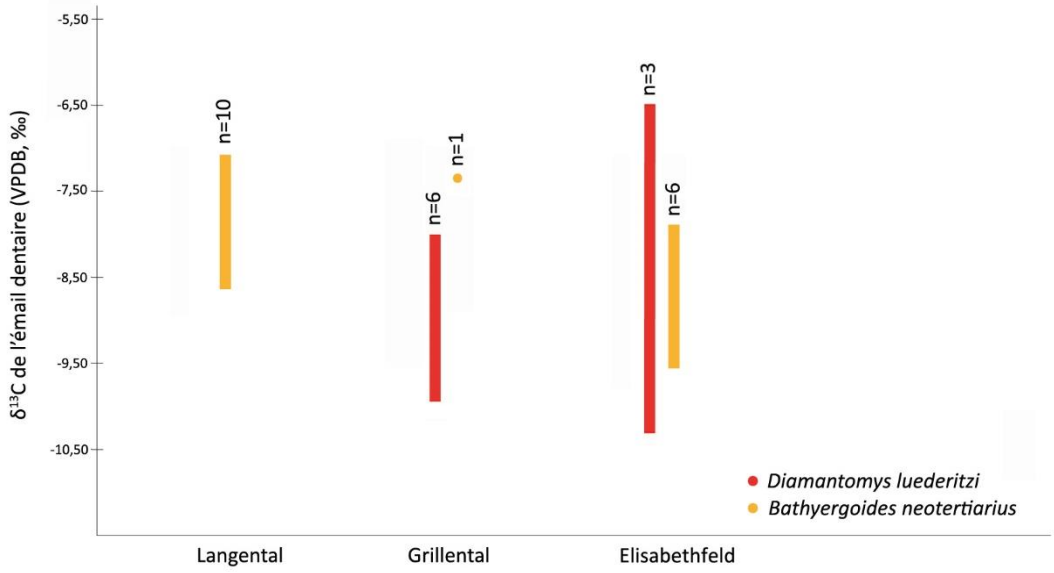


Figure III.3.4 : Variabilité isotopique du rapport $\delta^{13}C_{VPDB}$ des rongeurs des sites du Miocène inférieur namibien.

a. Comparaisons du rapport $\delta^{13}C$ inter-sites

Aucune différence significative n'est observée entre les sites pour l'espèce *Diamantomys luederitzi* (Wilcoxon test **p-value = 0,90**), les valeurs du $\delta^{13}C$ entre Grillental et Elisabethfeld se chevauchant (**-9,9‰** à **-8,0‰** et **-10,3‰** à **-6,5‰** respectivement) (figure III.3.5).

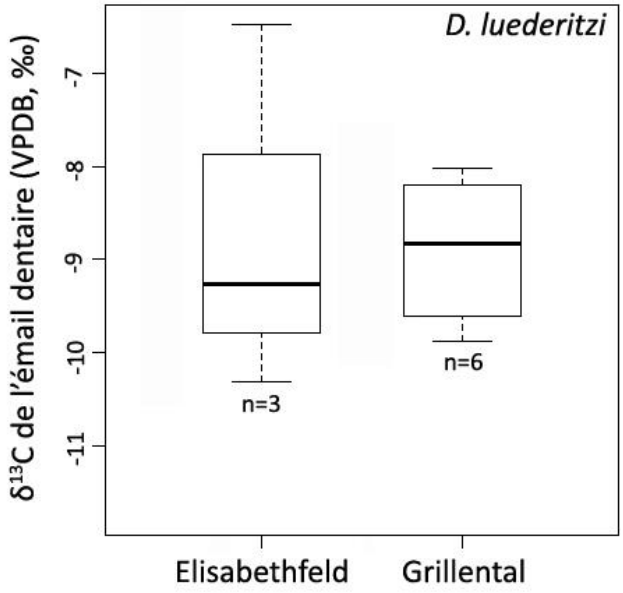


Figure III.3.5 : Comparaison de la variabilité isotopique des rapports $\delta^{13}C_{VPDB}$ de *Diamantomys luederitzi* en fonction des sites.

Pour *Bathyergoides neotertiarius*, les tests révèlent une différence significative entre les sites (Kruskall Wallis test **p-value=0,04*****). Les comparaisons avec le site de Grillental n'indiquent pas de différence significative (Grillental/Langental **p-value=0,55** ; Grillental/Elisabethfeld **p-value=0,29**), cependant, en raison du faible nombre dans l'échantillon (n=1), la valeur du rapport $\delta^{13}C$ n'est pas représentative de l'espèce fossile. Elle se situe dans la variation des spécimens de Langental ($\delta^{13}C$=**-7,3‰**), et plus positive que celles des spécimens d'Elisabethfeld (figure III.3.6).

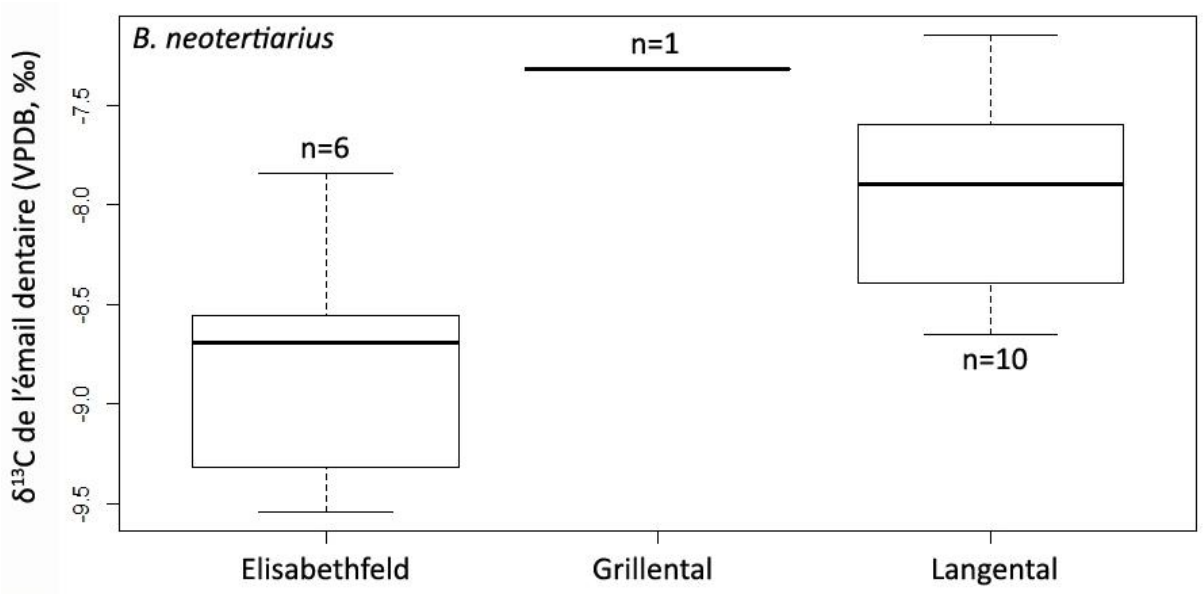


Figure III.3.6 : Comparaison de la varialbilité isotopique des rapports δ^{13}CVPDB de Bathyergoides neotertiarius entre les sites.

La différence mise en évidence par le test de Wilcoxon concerne les sites d'Elisabethfeld et de Langental (**p-value = 0,02*****), le δ^{13}C étant plus négatif dans le premier site (situé entre **-9,5‰** et **-7,8‰**), alors que les valeurs fluctuent entre **-8,7‰** à **-7,2‰** pour le second (figure III.3.6).

b. Comparaison interspécifique du δ^{13}C au sein des sites namibiens

La comparaison intrasite n'est possible que pour le site d'Elisabethfeld, car l'échantillonnage ne permet pas de réaliser de tests statistiques fiables pour les autres sites. Il n'y a aucune différence significative entre les espèces *Bathyergoides neotertiarius* et *Diamantomys luederitzi* (Kruskall test **p-value = 0,80**). Les valeurs du δ^{13}C de *Bathyergoides neotertiarius* (entre **-9,5‰** et **-7,9‰**) sont inclues dans la variation de celles de *Diamantomys luederitzi* (entre **-10,3‰** et **-6,5‰**) (figure III.3.7).

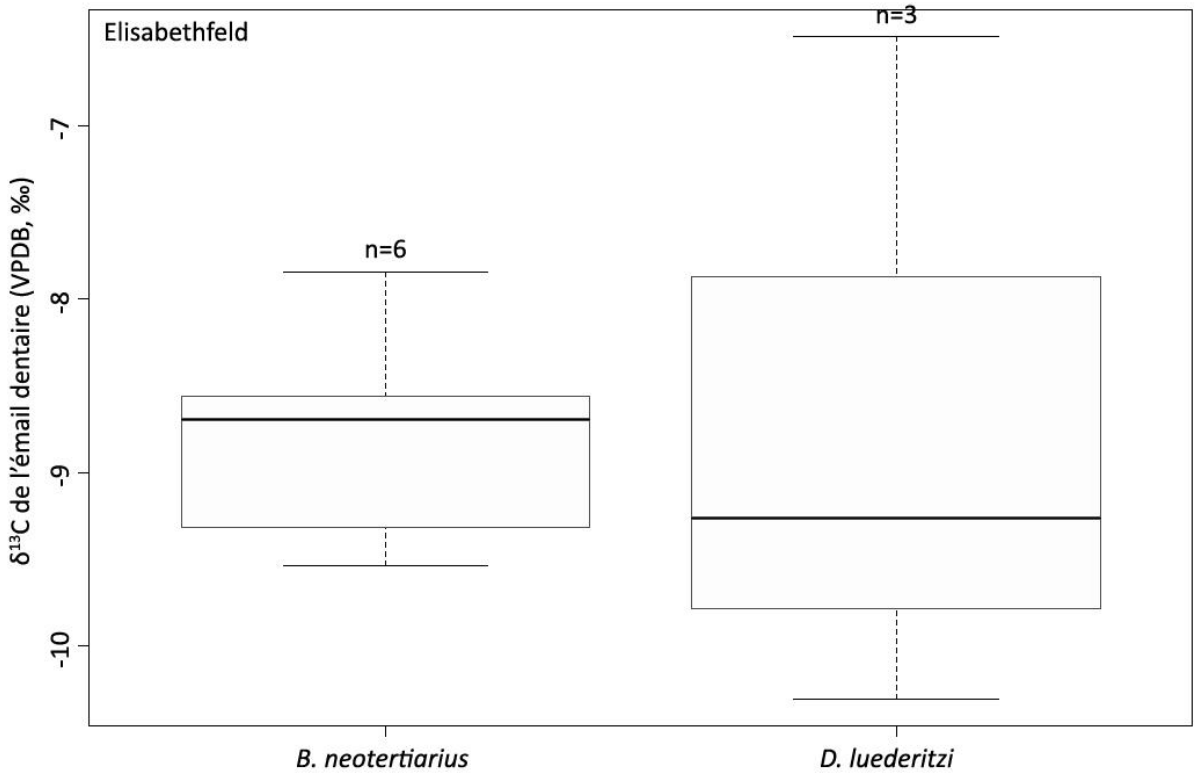


Figure III.3.7 : Comparaison de la variabilité des rapports $\delta^{13}C_{VPDB}$ entre les espèces au sein du site d'Elisabethfeld.

Le $\delta^{13}C$ du spécimen de *Bathyergoides neotertiarius* du site de Grillental est plus positif que l'ensemble de la variabilité de ceux appartenant à *Diamantomys luederitzi* (**-7,3‰** pour un intervalle compris entre **-9,9‰** et **-8,0‰**). Néanmoins, il est difficile de prendre en compte cette différence, puisqu'un seul échantillon provenant d'Elisabethfeld a été analysé.

2. Interprétations paléoenvironnementales

a. Catégorisation du régime alimentaire

Lorsqu'on observe les valeurs de $\delta^{13}C_{cor}$ des espèces du Miocène inférieur namibien, on constate que les valeurs des spécimens de *Bathyergoides neotertiarius* et *Diamantomys luederitzi* se recoupent ($\delta^{13}C_{cor,\ B.neotertiarius}$ compris entre **-12,0‰** et **-9,7‰** ; $\delta^{13}C_{cor,\ D.\ luederitzi}$ compris entre **-12,8‰** et **-9,0‰**), avec des valeurs minimale et maximale plus importantes chez *Diamantomys*. Ces valeurs isotopiques mettent en évidence un régime alimentaire à dominance C3 de milieu ouvert, avec une proportion de plantes en C4, comprises entre **10% à 30%** pour *Bathyergoides neotertiarius* et entre **6%** et **30%** pour *Diamantomys luederitzi* (figure III.3.8).

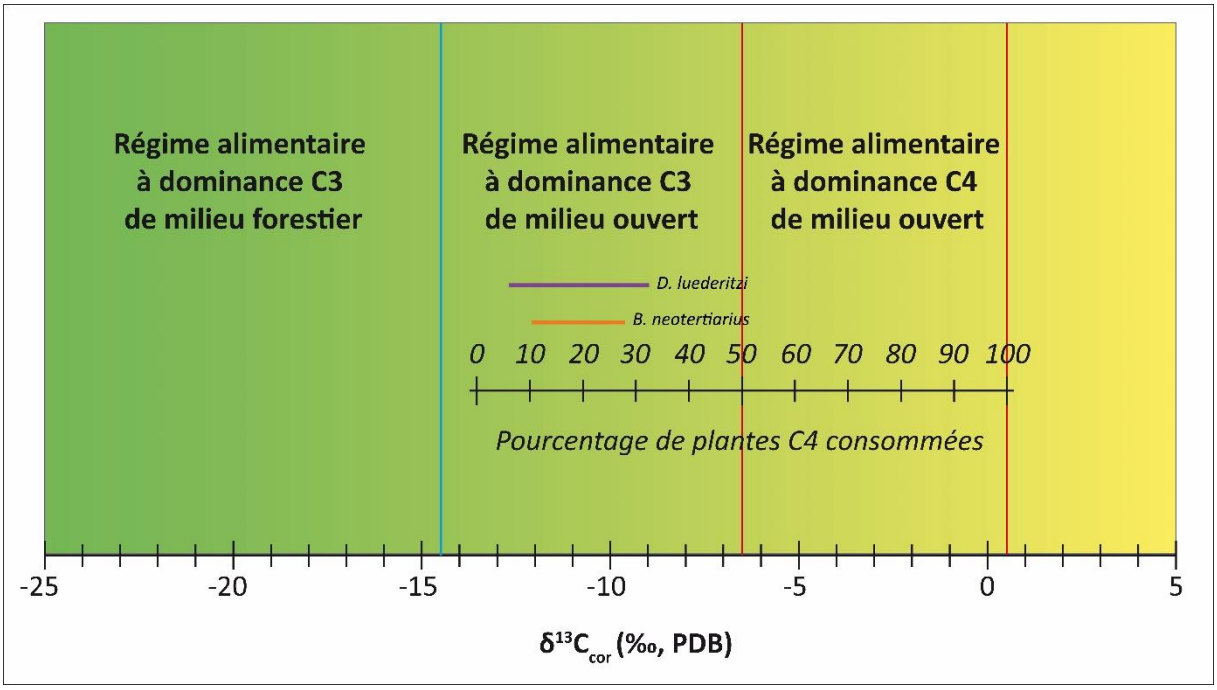


Figure III.3.8 : Détermination du régime alimentaire chez les espèces fossiles *Diamantomys luederitzi* et *Bathyergoides neotertiarius*.

Comme pour les spécimens ougandais, les spécimens namibiens possèdent un régime alimentaire à dominance C3 de milieu ouvert mais contenant une faible quantité de plantes en C4 selon le modèle établi à partir de la méthode de Roche (2012). Ces valeurs de $\delta^{13}C_{cor}$ pourraient ici aussi correspondre à un environnement ouvert relativement sec, induisant un enrichissement en ^{13}C chez les C3 présentes, reflétée dans les spécimens miocènes namibiens.

Lorsqu'on compare ces valeurs de $\delta^{13}C_{cor}$ avec les valeurs observées chez les espèces actuelles, on remarque un rapport isotopique nettement plus négatif chez *Diamantomys luederitzi* et *Bathyergoides neotertiarius* que chez *Thryonomys swinderianus* (entre 73,5 et 100% de C4 consommées), *Tachyoryctes splendens* (95% de plantes C4 consommées) et *Cryptomys amatus* (56% de plantes C4 consommées). La végétation du Miocène inférieur pouvait donc refléter un environnement ouvert à dominance C3, plus humide et/ou plus froid dans les sites de Langental, Elisabethfeld et Grillental, comparé aux régions est africaines actuelles (Ouganda, Kenya et les milieux plus ouverts congolais). On remarque cependant un rapport isotopique en $\delta^{13}C$ beaucoup plus négatif chez l'espèce actuelle *Anomalurus jacksoni*, le spécimen étudié étant retrouvé dans les forêts congolaises plus humides, avec un régime alimentaire à dominance C3 de milieu forestier. Ainsi, cette différence isotopique pourrait se traduire par l'absence de forêt dans les sites du Miocène inférieur namibien, laissant place à

un milieu ouvert à dominance de végétation en C3, pouvant s'apparenter à une savane boisée avec des conditions d'humidité lus importante et/ou plus froide que les environnements est africains actuels.

b. Comparaisons aux espèces actuelles et variabilité isotopique

Les valeurs de $\delta^{13}C_{cor}$ des spécimens de Langental, Elisabethfeld et Grillental sont situés dans un intervalle restreint, allant de **-12,8‰** à **-9,0‰**. Lorsqu'on compare la variabilité isotopique de *Diamantomys luederitzi* et *Bathyergoides neotertiarius* à celle de la totalité de l'échantillonnage actuel, on note une variation moindre chez les espèces fossiles namibiennes (figure III.3.9).

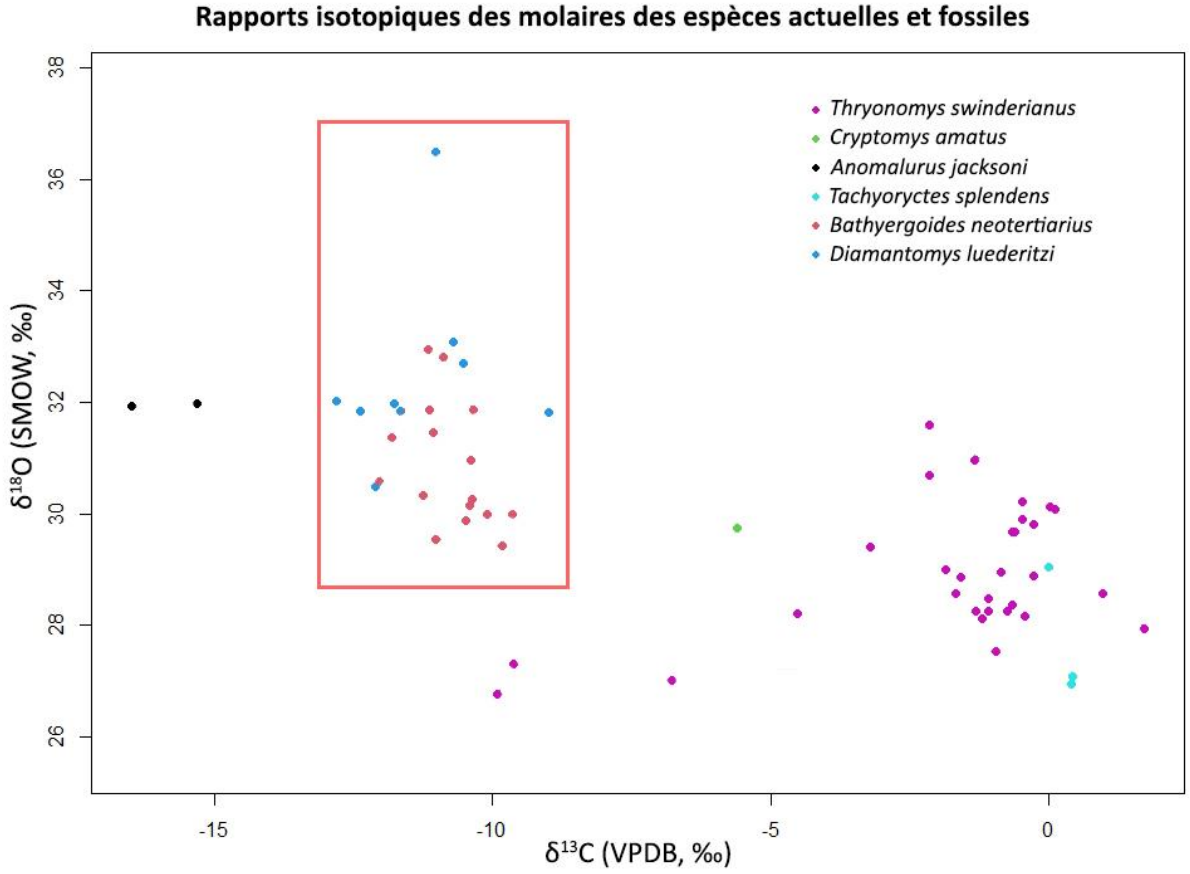


Figure III.3.9 : Les rapports isotopiques $\delta^{18}O$ en fonction du $\delta^{13}C_{cor}$ des rongeurs fossiles et actuels.

Cependant, seules deux espèces fossiles sont prises en compte dans cette analyse. *Diamantomys luederitzi*, considéré comme terrestre, fouisseur et/ou arboricole (partie II, chapitre 1), a souvent été rapprochée de l'espèce actuelle *Thryonomys swinderianus* sur la base de ses caractères dentaires. La lophodontie présente chez ces deux espèces est considérée comme une adaptation à un régime alimentaire herbivore (Hillson, 2005),

exprimée dans leur couronne haute qui reflète une nourriture fibreuse et abrasive présente dans les environnements plus ouverts (Madden, 2014). Par ailleurs, *Bathyergoides neotertiarius*, représentant fossile de la famille des Bathyergidae, est considéré comme fouisseur (partie II, chapitre 2) sur la base des éléments de son squelette postcrânien ; il présente également les caractères dentaires typiques de la famille actuelle. L'espèce kenyane moderne analysée, *Tachyoryctes splendens*, possède le même comportement locomoteur fouisseur que celui supposé pour l'espèce miocène et pour les Bathyergidae actuels, ainsi qu'un régime alimentaire similaire constitué de rhizomes, racines, bulbes, géophytes ou encore de tiges (Happold *et al.*, 2013). Considérant l'intervalle de variation de $\delta^{13}C$ des seuls spécimens de *Thryonomys swinderianus* et *Tachyoryctes splendens* récoltés dans la même région aux conditions climatiques proches, on remarque une variation allant de **-3,2‰** à **1,7‰**, soit une variabilité isotopique de **4,9‰**, contre **3,8‰** pour celle des espèces fossiles namibienne. Les spécimens de *Diamantomys luederitzi* d'Elisabethfeld, espèce considérée comme terrestre, présentent les plus fortes valeurs. Ces données pourraient indiquer un mode de vie opportuniste pour cette espèce, comme c'est le cas du *Thryonomys swinderianus* actuel. La variabilité isotopique en $\delta^{13}C$ de *Diamantomys luederitzi* reflèterait un éventail de plantes consommées plus varié que chez *Bathyergoides neotertiarius*. La variation observée chez le fouisseur *Bathyergoides neotertiarius* est comprise entre **-12,0‰** et **-9,7‰**, plus faible que chez *Diamantomys luederitzi* des sites de Langental et d'Elisabethfeld (intervalle de $\delta^{13}C_{cor,\ Langental}$ = **1,5‰**, intervalle de $\delta^{13}C_{cor,\ Elisabethfeld}$ = **1,7‰**). *Bathyergoides neotertiarius* pourrait avoir un mode de vie souterrain proche de celui de *Tachyoryctes splendens*, se nourrissant des racines et bulbes présents dans le sol, ou bien de plantes de surface présentes dans un périmètre restreint autour de son terrier. Il serait probable que la diversité de végétation ingérée soit inférieure à celle de l'espèce *Diamantomys luederitzi* qui se déplacerait sur un territoire plus large en raison de son mode de vie terrestre, opportuniste. Les valeurs isotopiques en $\delta^{13}C$ indiqueraient un régime alimentaire plus strict chez *Bathyergoides neotertiarius.*

Bien que la variabilité isotopique soit similaire à celle observée chez les espèces actuelles, Seules deux espèces miocènes supposées partager un même type d'environnement sont analysées. Il serait donc nécessaire d'inclure dans l'échantillonnage des espèces de rongeurs possédant un mode de vie bien différent de *Diamantomys luederitzi* et *Bathyergoides neotertiarius*, permettant la prise en compte de probable niches écologiques plus variées,

telles que *Vulcanisciurus africanus*, *Protarsomys macinnesi* ou encore les espèces appartenant au genre *Paraphiomys* (Lavocat, 1973 ; Bento Da Costa *et al*., 2019).

Lorsqu'on observe les rapports isotopiques de $\delta^{13}C_{cor}$ à plus petite échelle, la seule différence significative est relevée entre les spécimens de *Bathyergoides* d'Elisabethfeld ($\delta^{13}C_{cor}$ inclus entre **-10,3‰** et **-12,0‰**) et ceux de Langental ($\delta^{13}C_{cor}$ compris entre **-11,2‰** et **-9,7‰**). L'absence de différence entre *Bathyergoides* et *Diamantomys* n'est pas surprenante, toutes les valeurs de $\delta^{13}C_{cor}$ de *Bathyergoides* étant incluses dans l'intervalle de variation de *Diamantomys luederitzi* ($\delta^{13}C_{cor,\ Diamantomys}$ compris entre **-12,8‰** et **-9,0‰**). Le rapport isotopique en $\delta^{13}C$ pour *Bathyergoides neotertiarius* est plus négatif dans le site d'Elisabethfeld qu'à Langental, pouvant indiquer une végétation plus dense à Elisabethfled qu'à Langental.

Enfin, ne connaissant pas la période de croissance des individus récoltés, la différence de valeurs entre spécimens pourrait aussi correspondre à une saisonnalité plus marquée dans les localités namibiennes, reflétée par les valeurs plus ou moins négatives dans l'émail dentaire de *Bathyergoides neotertiarius* et *Diamantomys luederitzi*.

c. Comparaisons aux grands mammifères et interprétations paléoenvironnementales

La comparaison des valeurs des rongeurs à celles des grands mammifères (Roche, 2012), montre que les deux groupes possèdent un intervalle de valeurs représentant les plantes en C3, majoritairement de milieu ouvert, comme mis en évidence dans les parties précédentes de cette étude (II.2.a et II.2.b) (figure III.3.10). Parmi les grands mammifères herbivores, c'est chez le suidé de Langental, *Nguruwe namibensis* qu'on observe les valeurs de $\delta^{13}C$ les plus négatives ($\delta^{13}C_{cor}$ le plus négatif à **-12,5‰** induisant une valeur de végétation consommée à **-26,5‰**) (Roche, 2012). Ce suidé pouvait occuper un environnement plus arboré et/ou plus humide que les autres espèces herbivores présentes dans la localité mais aussi dans les autres sites. Bien que l'intervalle de variation chez les rongeurs soit large ($\delta^{13}C_{cor,\ plantes}$ compris entre **-24,3‰** et **-20,5‰**), il reflète un environnement plus homogène que celui des grands mammifères herbivores, composé de plantes en C3 de milieu ouvert, représenté probablement par une savane herbeuse durant le Miocène inférieur.

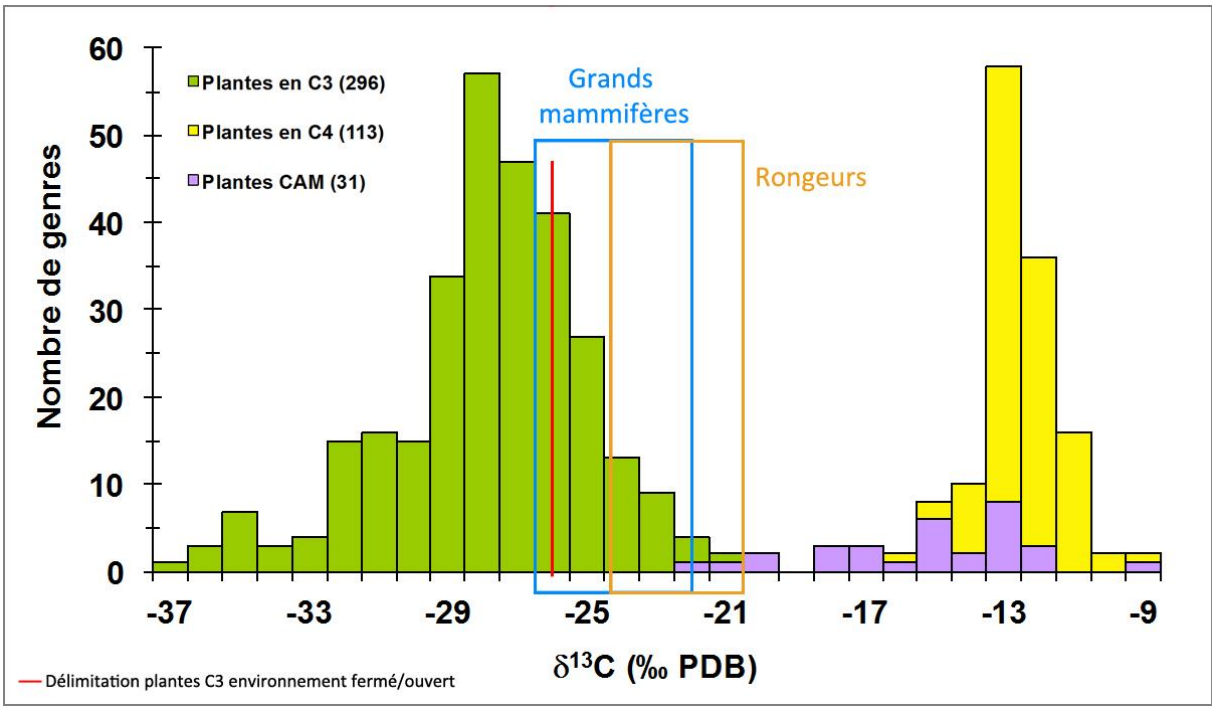


Figure III.3.10 : Comparaison de l'intervalle de valeurs du rapport $\delta^{13}C$ des rongeurs et des grands mammifères en fonction des plantes actuelles (Roche, 2012).

Cette homogénéité montrée par les rapports isotopiques $\delta^{13}C$ des rongeurs miocènes pourrait aussi être lié à une représentation d'un environnement plus local par les espèces *Diamantomys luederitzi* et *Bathyergoides neotertiarius*, inféodées aux milieux plus ouverts que les suidés miocènes appartenant au genre *Nguruwe* ainsi que les autres groupes de grands mammifères analysés, mis en évidence par les valeurs plus positives chez les rongeurs.

III. Le rapport isotopique de l'oxygène de l'émail dentaire des rongeurs du Miocène inférieur de la Sperrgebiet

1. Résultats des analyses isotopiques en $\delta^{18}O$

Le détail des valeurs des rapports isotopiques $\delta^{18}O$ obtenues est présenté en annexe 5.

L'échantillonnage étant relativement faible, les comparaisons inter et/ou intrasites n'ont pas pu être réalisées pour tous les sites d'étude. A première vue, on observe des valeurs plus faibles pour *Bathyergoides neotertiarius* d'Elisabethfeld ($\delta^{18}O$ compris entre **30,3‰** et **31,9‰**) et Grillental ($\delta^{18}O$ = **29,4‰**) que ceux à Langental ($\delta^{18}O$ compris entre **29,6‰** et **33,0‰**) (figure III.3.11). Les valeurs retrouvées pour les spécimens de *Diamantomys luederitzi* d'Elisabethfeld (entre **31,8‰** et **32,0‰**) sont comprises dans l'intervalle de variation des

spécimens de Grillental (entre **30,5‰** et **36,5‰**). Que ce soit pour Grillental ou Elisabethfeld, les valeurs minimales de *Bathyergoides neotertiarius* sont plus faibles que celles de *Diamantomys luederitzi*.

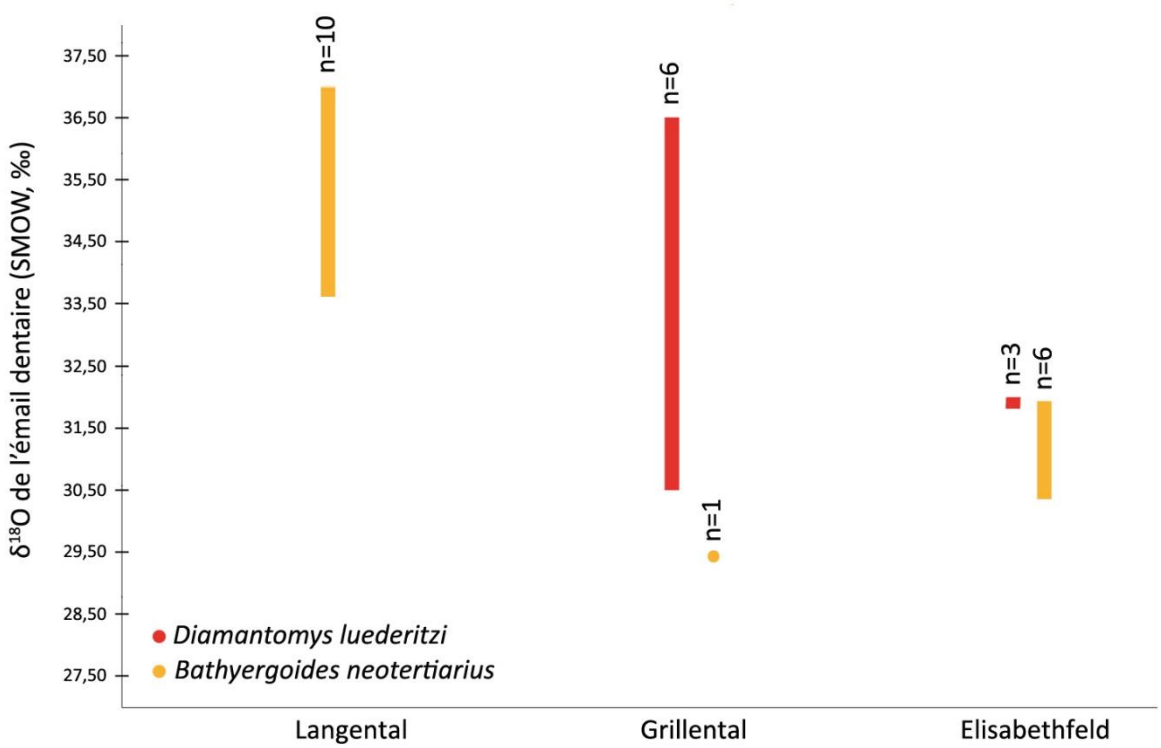


Figure III.3.11 : Variabilité isotopique du rapport $\delta^{18}O_{SMOW}$ des rongeurs en fonction des sites.

a. Comparaisons du rapport $\delta^{18}O$ inter-sites

Aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les sites ni pour *Diamantomys luederitzi*, ni pour *Bathyergoides neotertiarius* (figure III.3.12). La p-value de *Diamantomys luederitzi* pour la comparaison entre Grillental et Elisabethfeld est estimée à **0,70**, tandis que celle de *Bathyergoides neotertiarius* pour la comparaison entre Langental et Elisabethfeld est à **0,07**.

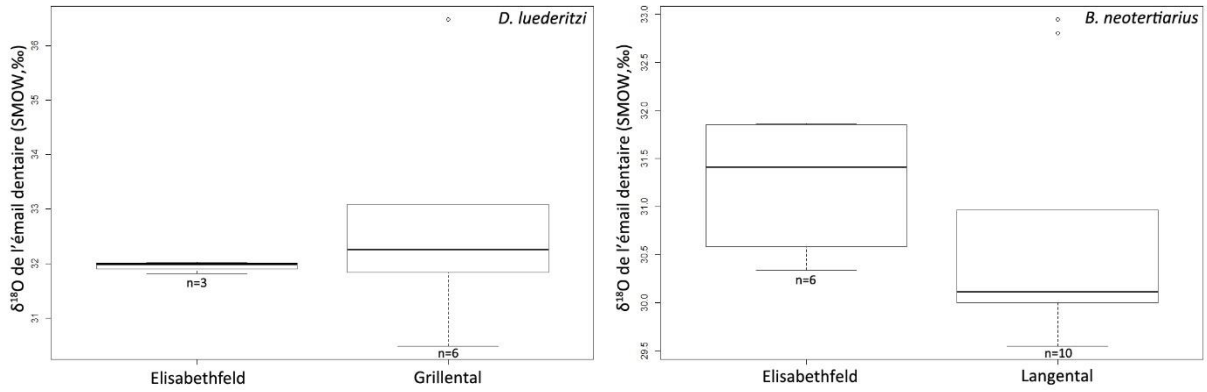


Figure III.3.12 : Comparaison des rapports isotopiques $\delta^{18}O_{SMOW}$ entre les sites pour les espèces *Diamantomys luederitzi* et *Bathyergoides neotertiarius*.

b. Comparaisons interspécifiques du $\delta^{18}O$ au sein des sites

Comme pour les analyses intersites, les tests statistiques n'ont mis en évidence aucune différence significative entre *Diamantomys luederitzi* et *Bathyergoides neotertiarius* pour les sites d'Elisabethfeld (Wilcoxon test **p-value = 0,1**) et de Grillental (Wilcoxon test **p-value = 0,21**) (figure III.3.13).

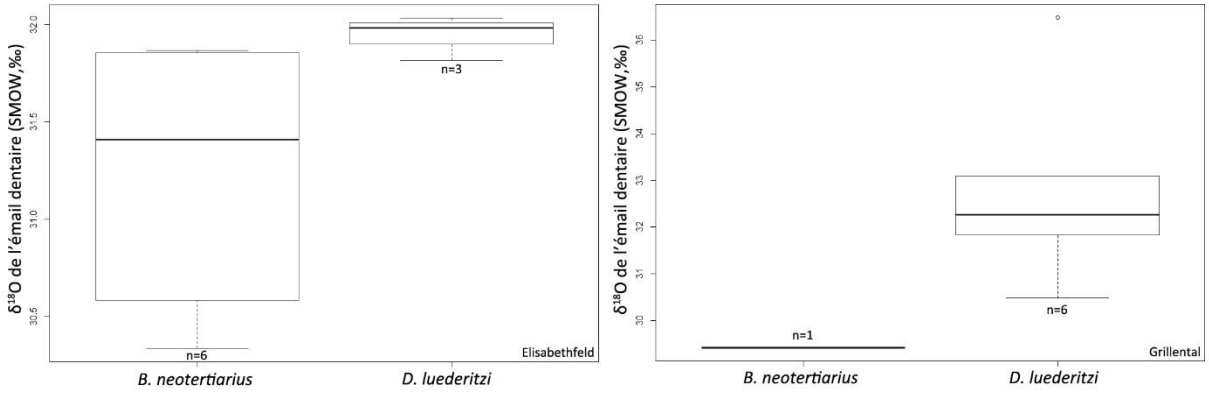


Figure III.3.13 : Comparaison des valeurs de $\delta^{18}O_{SMOW}$ entre les espèces au sein des sites namibiens.

Cependant, un seul spécimen appartenant de *Bathyergoides neotertiarius* a pu être analysé pour Grillental, ne permettant pas de représenter la variabilité réelle de l'espèce. Il est toutefois important de noter que les spécimens de *Diamantomys luederitzi* présentent toujours des valeurs de $\delta^{18}O$ plus élevées que ceux de *Bathyergoides neotertiarius*. En effet, le $\delta^{18}O$ de *Diamantomys luederitzi* varie entre **31,8‰** et **32,0‰** à Elisabethfeld, et entre **30,3‰** et **31,9‰** pour *Bathyergoides neotertiarius*. Pour Grillental, les spécimens de *Diamantomys luederitzi* ont un $\delta^{18}O$ compris entre **30,5‰** et **36,5‰** alors que le rapport n'est que de **29,4‰** pour ceux de *Bathyergoides neotertiarius*.

2. Interprétations paléoenvironnementales

Les données obtenues pour les espèces namibiennes du Miocène inférieur n'ont révélé aucune différence significative, pouvant indiquer un milieu assez homogène au niveau climatique. Cependant, l'échantillonnage étant moins important que celui des sites de Napak, la représentativité peut être biaisée, nécessitant une étude plus importante pour ces sites. Néanmoins, il est possible d'établir des comparaisons avec les espèces actuelles, afin d'avoir une idée du paléoenvironnement de l'époque. Il est par contre nécessaire de noter que les espèces actuelles étudiées sont présentes en Afrique de l'Est et Centrale, dans un système climatique totalement différent de celui retrouvé en Afrique Australe. Ainsi, il est important de prendre du recul sur les comparaisons et les interprétations qui en découlent.

a. Comparaisons aux espèces actuelles et variabilité isotopique

Les spécimens namibiens présentent une variation du $\delta^{18}O$ plus importante que les variations de $\delta^{13}C$, contrairement aux espèces actuelles dont l'intervalle de variation est plus large pour le $\delta^{13}C$ (figure III.3.14). Cependant, cet intervalle est dû à un spécimen appartenant à l'espèce *Diamantomys luederitzi*, pour le site de Grillental ($\delta^{18}O_{GT\ 202'96}$ = **36,5‰**), augmentant considérablement l'intervalle de valeurs. Comme pour les valeurs extrêmes retrouvées chez *Diamantomys luederitzi* en Ouganda, cette valeur peut indiquer un biais de préservation, mais aussi une période de développement du spécimen plus chaude et/ou plus sèche que les autres, ayant influé sur la positivité du rapport isotopique. Cependant, ce $\delta^{18}O$ étant un cas isolé, la première hypothèse pourrait être privilégiée.

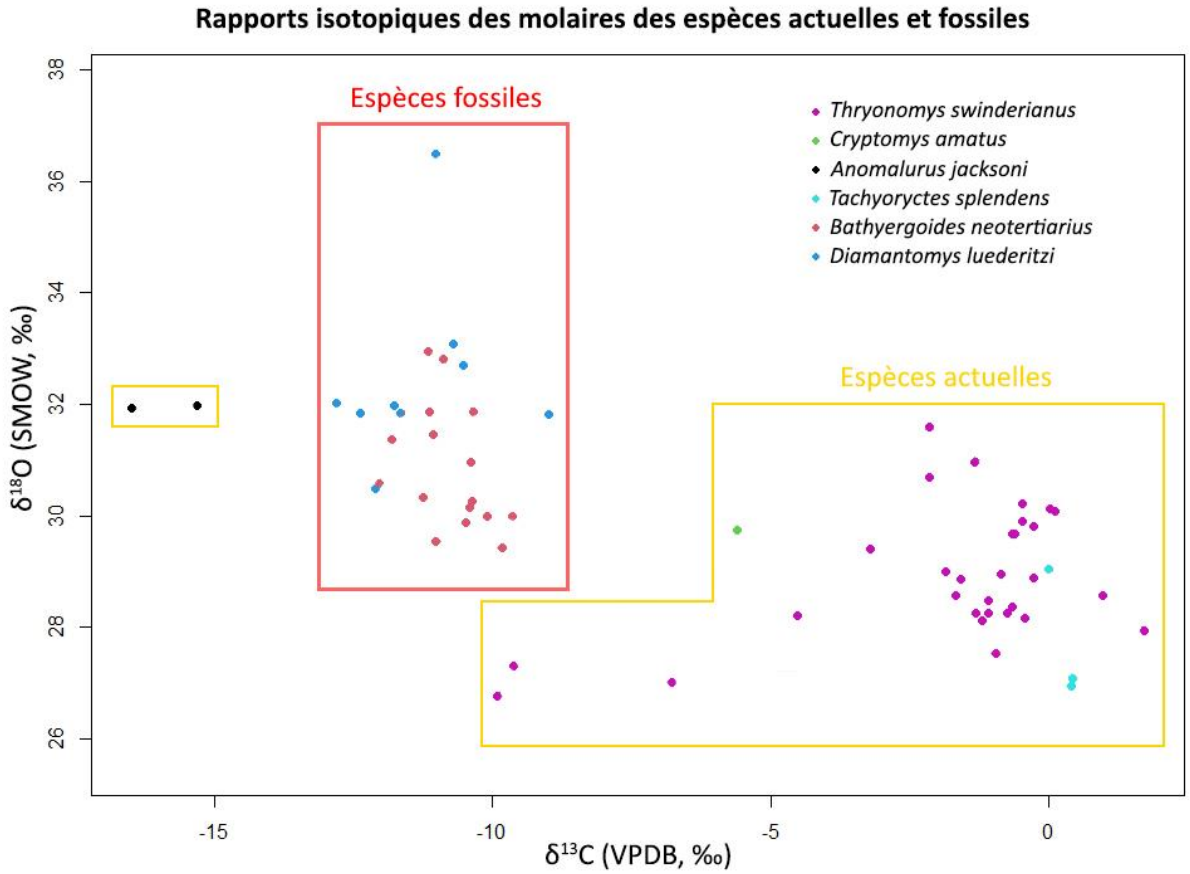


Figure III.3.14 : Le rapport isotopique $\delta^{18}O_{SMOW}$ en fonction du $\delta^{13}C_{VPDB}$ pour les espèces fossiles namibiennes et les espèces actuelles d'Afrique orientale et centrale.

Les valeurs de $\delta^{18}O$ pour les spécimens miocènes recoupent les valeurs les plus élevées des espèces actuelles, avec *Diamantomys luederitzi* enregistrant de manière générale les plus hautes. Cette différence entre les deux espèces miocènes peut provenir du mode de vie de *Bathyergoides neotertiarius*, prédit comme fouisseur dans la partie 2, chapitre 2 de cette thèse. Ainsi, son milieu de vie peut être sujet à une humidité relative plus importante, le terrier des espèces souterraines actuelles étant soumis à un microclimat favorable à leur développement. Des valeurs de $\delta^{18}O$ plus basses vont être mises en évidence chez ces taxons, et notamment dans l'espèce miocène, reflétant l'humidité relative du sol plutôt que l'humidité relative à la surface. En dehors de cette variation interspécifique, l'intervalle de valeurs des espèces fossiles tombe dans la variabilité (valeurs hautes) des espèces actuelles d'Afrique de l'Est, mettant en évidence un environnement plus humide et/ou à température moins élevée pour les localités namibiennes durant le Miocène inférieur comparé à aujourd'hui pour cette même région (figure III.3.15).

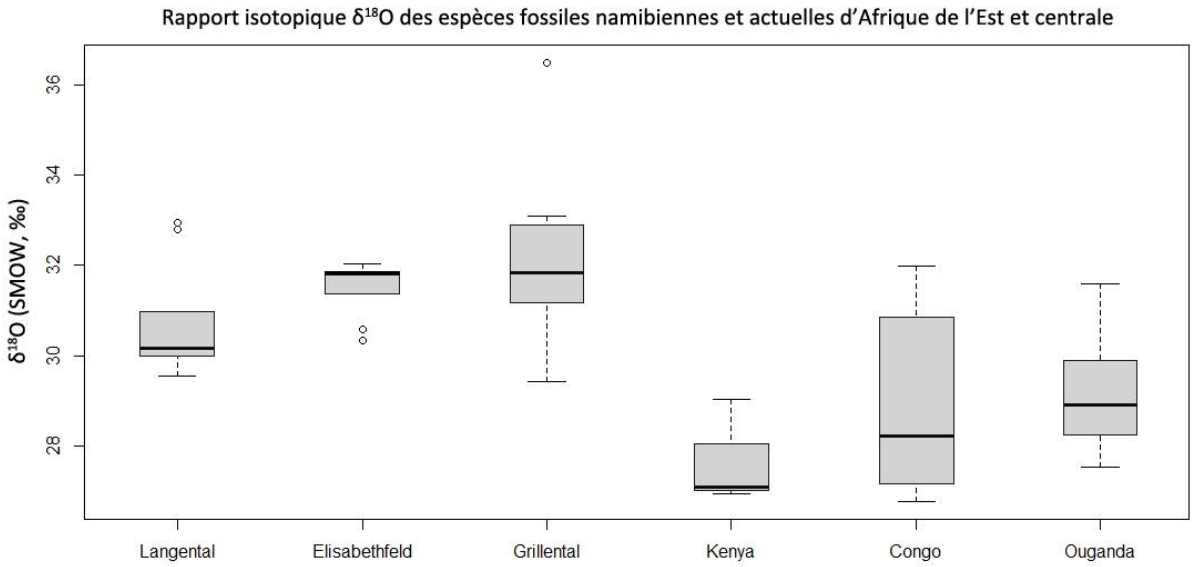


Figure III.3.15 : Comparaison de la variabilité du rapport $\delta^{18}O$ des espèces fossiles et actuelles en fonction des sites.

Lorsqu'on compare plus précisément les localités est-africaines et centrales avec les sites miocènes namibiens, on remarque que toutes les localités fossilifères ont un $\delta^{18}O$ globalement supérieur à celui des espèces actuelles du Kenya, Congo et Ouganda (Figure III.3.15). Cependant, les valeurs les plus hautes enregistrées chez les espèces actuelles concernent l'espèce *Anomalurus jacksoni*, qui recoupent la partie négative de l'intervalle des espèces fossiles ($\delta^{18}O_{RG\ 31679}$= **32‰** en moyenne). Cette espèce au mode de vie planeur vit dans un large spectre de forêts, allant de la forêt tropicale humide à la savane boisée. Le spécimen analysé provient de la localité Ngolole (République Démocratique du Congo), récolté dans un environnement forestier hétérogène. Cette espèce se nourrissant des feuilles présentes dans les arbres, il est probable que le $\delta^{18}O$ de la végétation ingérée puisse être plus positif que la végétation présente au sol, du au phénomène d'évapotranspiration plus intense sur la cime des arbres, plus exposés à l'énergie solaire. Ainsi, la correspondance de rapport $\delta^{18}O$ entre les espèces miocènes et *Anomalurus jacksoni* n'induirait pas obligatoirement de correspondance à un environnement forestier similaire à celui de l'espèce actuelle planeuse pour les localités du Miocène inférieur namibien. Les données isotopiques se référant aux espèces fossiles indiquent un environnement plus humide et/ou à température moins élevée à Langental, Elisabethfeld et Grillental qu'aujourd'hui pour cette même région, se rapprochant des localités actuelles d'Afrique de l'Est et Centrale au niveau de leurs valeurs. Cependant, ces

localités namibiennes étaient probablement moins humides et/ou à température plus élevée durant le Miocène que les milieux actuels des localités d'Afrique de l'Est et Centrale.

b. Comparaisons aux grands mammifères et paléoenvironnement

Lorsqu'on compare les valeurs de $\delta^{18}O$ des espèces miocènes namibiennes appartenant aux rongeurs à celles des grands mammifères, on constate qu'elles sont présentes dans le même intervalle pour tous les sites, à l'exception du spécimen extrême de *Diamantomys luederitzi* issu de Grillental (GT 202'96) (Figure III.3.16). Les valeurs de $\delta^{18}O$ des spécimens de cette espèce, excepté les valeurs extrêmes, sont présentes dans la gamme de variation des ruminants, beaucoup plus restreinte. Ainsi, la variabilité isotopique de *Diamantomys* n'est pas mise en évidence dans cette analyse, pouvant indiquer soit une espèce moins généraliste au niveau de son régime alimentaire ou bien la présence d'un environnement plus homogène dans lequel elle évolue.

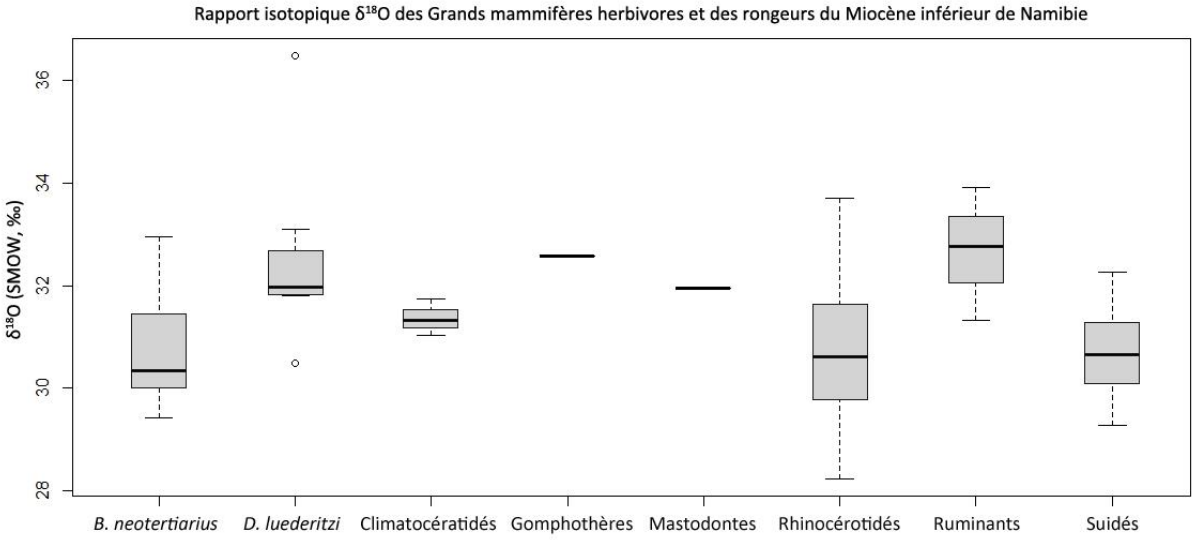


Figure III.3.16 : Comparaison entre le rapport isotopique $\delta^{18}O$ des rongeurs fossiles et les grands mammifères miocènes (Roche, 2012).

Les gammes de variation des rapports isotopiques de l'oxygène de *Bathyergoides neotertiarius* et *Diamantomys luederitzi* sont similaires à celles des grands mammifères. Elles ne montrent plus de signature isotopique d'un environnement plus local que les grands mammifères. Les rapports $\delta^{18}O$ les plus bas sont enregistrés pour *Bathyergoides neotertiarius*, les Rhinocérotidés et les Suidés, mettant en avant la présence d'une humidité relative dans le milieu importante. En dehors de l'existence probable d'un microclimat dans le milieu de croissance de *Bathyergoides neotertiarius* dû à son mode de vie fouisseur, les valeurs

retrouvées chez les grands mammifères corroborent une humidité plus importante et/ou une température moins élevée que les conditions climatiques actuelles. Les suidés analysés appartenant au genre *Nguruwe* (Langental et Grillental) ont indiqué un environnement probablement plus boisé dans les localités de la Sperrgebiet au Miocène inférieur (Roche, 2012). Cependant, la présence des rhinocérotidés indique un milieu plus ouvert, de même que pour les mastodontes, gomphothères et ruminants analysés. Ces résultats montrent l'existence de niches écologiques variées dans lesquelles les espèces étudiées évoluent. Néanmoins, les valeurs de $\delta^{18}O$ reflètent tout de même un environnement plus humide et/ou à température moins élevée qu'actuellement.

IV. Conclusion

Les analyses du $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ sur les rongeurs des sites du Miocène inférieur namibien ont révélé la présence d'un environnement ouvert à dominance de plantes en C3, plus humide et/ou à température moins élevée que les conditions désertiques actuelles. Ces intérprétations sont cohérentes avec l'histoire climatique de l'Afrique australe, la mise en place des conditions arides ayant eu lieu au cours du Miocène moyen, liée à la conjonction de plusieurs phénomènes tels que laformation de la calotte glaciaire antarctique renforçant la ceinture de hautes pressions sous le Tropique du Capricorne, la mise en place du courant froid de Benguela à l'Ouest de l'Afrique ainsi que le développement des « upwellings » namibiens.

Le régime alimentaire des espèces *Diamantomys luederitzi* et *Bathyergoides neotertiarius* montrent un environnement tout de même plus sec et/ou à température plus élevée que les localités ougandaises de l'époque, avec des valeurs reflétant possiblement une part de plantes en C4 plus élevée dans le régime alimentaire ou une consommation de plantes C3 caractéristiques de milieu ouvert. Certaines différences au sein des espèces fossiles analysées sont observées selon les sites étudiés. En effet, des valeurs plus enrichies en ^{18}O sont observées chez l'espèce *Bathyergoides neotertiarius,* pouvant indiquer un milieu plus sec à Langental qu'à Elisabethfeld.

Les valeurs du $\delta^{18}O$ sont plus étendues chez *Diamantomys luederitzi* à Grillental et recoupent les valeurs obtenues pour *Bathyergoides* aux sites de Langental et Elisabethfeld. Lorsque l'on regroupe les valeurs isotopiques par espèces étudiées, on constate que pour l'espèce *Bathyergoides neotertiarius*, les valeurs sont plus négatives en ^{18}O comparées à celles

de *Diamantomys luederitzi*. Cela est cohérent avec son mode de vie, puisque de par sa morphologie osseuse cette espèce est prédite en partie fouisseuse, les valeurs isotopiques plus basses pourraient être expliquées par à la mise en place d'un microclimat plus humide et/ou plus frais caractéristique de l'humidité relative du sol. L'hypothèse d'un environnement ouvert est aussi soutenue par les gammes de variations isotopiques des grands mammifères.

Chapitre 4 : Comparaisons inter-régionales, conclusions et perspectives

Les environnements du Miocène inférieur d'Afrique sub-saharienne ont beaucoup évolué au cours du temps, jusqu'à ressembler aux milieux que nous connaissons aujourd'hui. Le climat désertique du désert du Namib dans lequel se situent les sites de cette étude est complètement différent du milieu actuel ougandais de Napak, représenté par une savane herbeuse aux ilots forestiers (dambos) dénotant d'une humidité plus importante. Ce chapitre final vise à comparer les environnements du Miocène inférieur de Namibie (Langental, Grillental et Elisabethfeld) et ceux d'Ouganda (Napak), au travers des rapports isotopiques de l'oxygène et du carbone. D'après les données déjà analysées dans les chapitres précédents, les environnements du Miocène inférieur étaient plus humides et/ou à température moins élevée qu'aujourd'hui. D'un côté, les valeurs isotopiques de Napak indiquent une savane boisée hétérogène, possédant des patchs forestiers dans lesquels les rongeurs planeurs et/ou arboricoles tels que *Paranomalurus bishopi* et *Nonanomalurus soniae* ont pu évoluer, et la Namibie, un environnement probablement plus homogène, ne mettant pas en évidence la présence d'ilots forestiers, penchant vers une savane herbeuse dans laquelle *Diamantomys luederitzi* et *Bathyergoides neotertiarius* ont pu perdurer.

I. Comparaisons inter-régionales en Afrique sub-saharienne

Afin d'avoir une étude comparative quantitative entre les deux régions, des tests statistiques ont été réalisés afin de statuer sur les différences environnementales présentes durant le Miocène inférieur entre les sites ougandais et namibien. Ainsi, les comparaisons inter-sites ont été réalisées par espèce, *Bathyergoides neotertiarius* étant mise en parallèle avec l'espèce ougandaise *Renefossor songhorensis* sur la base de la similarité des caractères dentaires suggérant un même type de régime alimentaire.

1. Résultats et significativité des comparaisons isotopiques

Des tests de Kruskall-Wallis ont été réalisés afin de mettre en évidence une différence significative entre les sites. La comparaison deux à deux a été effectuée via le test de Wilcoxon-Mann Whitney, afin de mettre en évidence la significativité des résultats entre deux sites. Comme pour les tests précédents, le seuil de significativité est fixé à 5%. Les valeurs

isotopiques des sites Napak XXX et XXXI ont été rassemblées afin d'avoir une meilleure fiabilité des tests statistiques avec un échantillonnage plus conséquent. De même, les sites de Napak V et XV ont été rassemblées pour les analyses concernant l'espèce *Bathyergoides neotertiarius.*

Toutes les comparaisons entre les sites ougandais et le site de Grillental pour l'espèce *Diamantomys luederitzi* ont donné des différences significatives, avec des valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ toujours plus élevées dans la localité namibienne (Figure III.4.1) :

- Rapport isotopique $\delta^{13}C$: Kruskall-Wallis **p-value = 0,0001*****
    - Grillental/Napak IV : Wilcoxon test **p-value = 0,001*****
    - Grillental/Napak V : Wilcoxon test **p-value = 0,001*****
    - Grillental/Napak XV : Wilcoxon test **p-value = 0,0001*****
    - Grillental/Napak XXX_XXXI : Wilcoxon test **p-value = 0,001*****
- Rapport isotopique $\delta^{18}O$: Kruskall-Wallis **p-value = 0,0008*****
    - Grillental/Napak IV : Wilcoxon test **p-value = 0,0007*****
    - Grillental/Napak V : Wilcoxon test **p-value = 0,0006*****
    - Grillental/Napak XV : Wilcoxon test **p-value = 0,0006*****
    - Grillental/Napak XXX_XXXI : Wilcoxon test **p-value = 0,003*****

Concernant les comparaisons entre Elisabethfeld et les sites de Napak, une significativité est présente seulement entre le site namibien et Napak XV pour le $\delta^{13}C$. Le rapport isotopique $\delta^{18}O$ montre une p-value inférieure à 0,05 pour toutes les comparaisons entre Elisabethfeld et les sites ougandais (Figure III.4.1) :

- Rapport isotopique $\delta^{13}C$: Kruskall-Wallis **p-value = 0,0002*****
    - Elisabethfeld/Napak IV : Wilcoxon test **p-value = 0,14**
    - Elisabethfeld/Napak V : Wilcoxon test **p-value = 0,11**
    - Elisabethfeld/Napak XV : Wilcoxon test **p-value = 0,02*****
    - Elisabethfeld/Napak XXX_XXXI : Wilcoxon test **p-value = 0.07**
- Rapport isotopique $\delta^{18}O$: Kruskall-Wallis **p-value = 0,0008*****
    - Elisabethfeld/Napak IV : Wilcoxon test **p-value = 0,01*****
    - Elisabethfeld/Napak V : Wilcoxon test **p-value = 0,002*****
    - Elisabethfeld/Napak XV : Wilcoxon test **p-value = 0,003*****

- Elisabethfeld/Napak XXX_XXXI : Wilcoxon test **p-value = 0,002*****

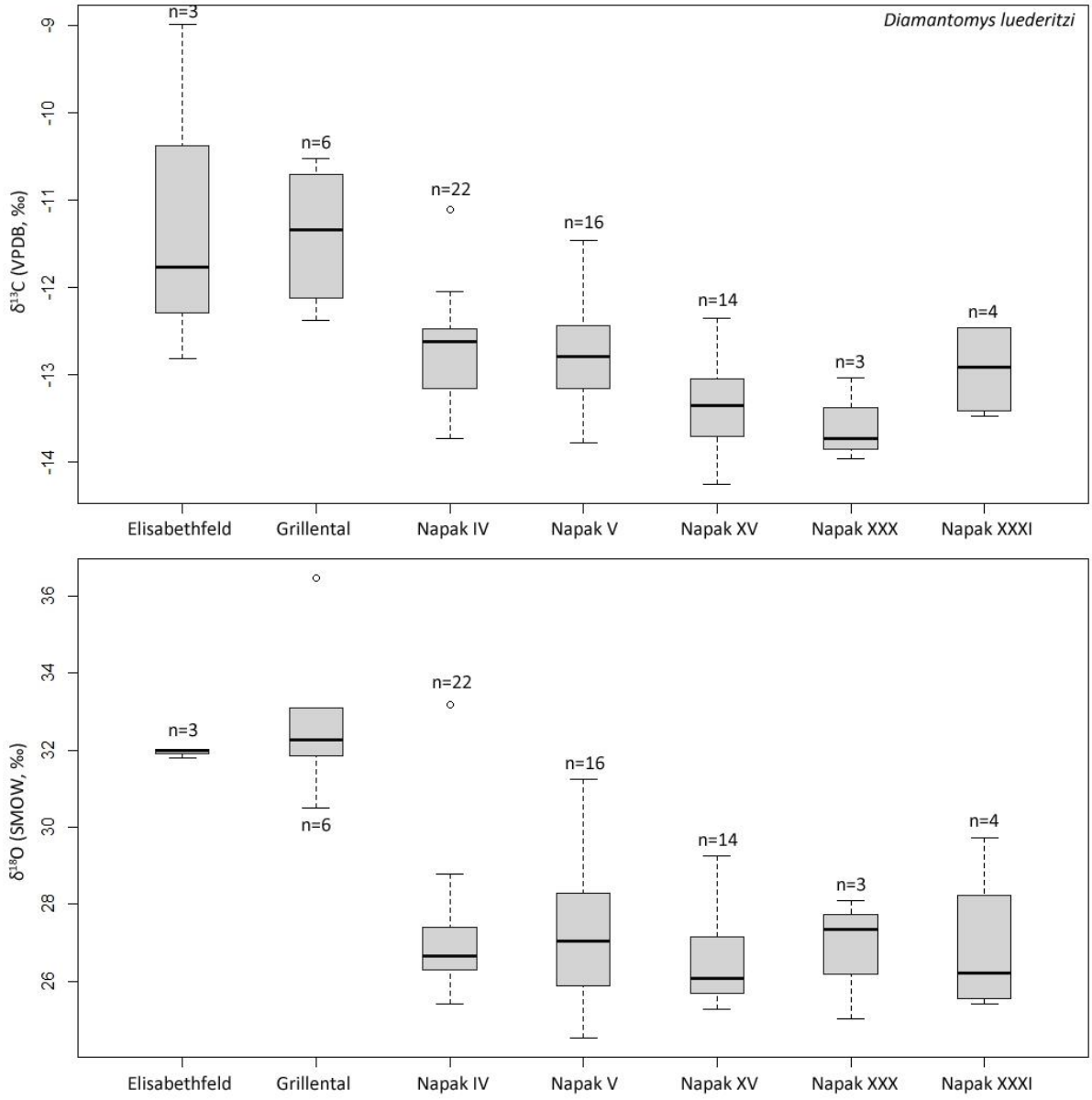


Figure III.4.1 : Comparaison inter-régionale des valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ pour l'espèce *Diamantomys luederitzi.*

Ces résultats permettent de mettre en avant un environnement plus humide et/ou à température moins élevée dans les localités ougandaises que les localités namibiennes au Miocène inférieur. Malgré l'absence de significativité entre Elisabethfeld et Napak IV, V, XXX et XXXI concernant le $\delta^{13}C$, les interprétations restent inchangées, les valeurs demeurant beaucoup plus négatives et moins élevées pour les sites ougandais.

La non significativité entre les sites d'Elisabethfeld et Napak IV, V, XXX et XXXI pour le $\delta^{13}C$ n'est pas surprenante, à la vue des valeurs extrêmes présentes pour ces sites, ainsi que la

proximité des médianes observées. De plus, la médiane d'Elisabethfeld est inférieure à celle de Grillental, et donc plus proche des sites miocènes ougandais. Par ailleurs, le nombre de spécimens provenant d'Elisabethfeld pour l'espèce *Diamantomys luederitzi* étant faible (n=3) comparé aux autres sites, les résultats des analyses pourraient être biaisé.

Les tests statistiques réalisés pour les espèces *Bathyergoides neotertiarius* et *Renefossor songhorensis* ont mis en évidence plusieurs différences significatives entre les sites namibiens et ougandais. La localité de Grillental n'a pas révélé de différence, mais cela est principalement dû à l'échantillonnage, non valable pour des tests statistiques fiables (n=1). Les valeurs des sites namibiens sont toujours supérieures à celles des sites ougandais, allant dans le même sens que les rapports isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ de *Diamantomys luederitzi* (Figure III.4.2).

- Rapport isotopique $\delta^{13}C$: Kruskall-Wallis **p-value = 0,005*****
    - Elisabethfeld/Napak IV : Wilcoxon test **p-value = 0,10**
    - Elisabethfeld/Napak V_XV : Wilcoxon test **p-value = 0,26**
    - Langental/Napak IV : Wilcoxon test **p-value = 0,009*****
    - Langental/Napak V_XV : Wilcoxon test **p-value = 0.009*****
- Rapport isotopique $\delta^{18}O$: Kruskall-Wallis **p-value = 0,007*****
    - Elisabethfeld/Napak IV : Wilcoxon test **p-value = 0,02*****
    - Elisabethfeld/Napak V_XV : Wilcoxon test **p-value = 0,02*****
    - Langental/Napak IV : Wilcoxon test **p-value = 0,003*****
    - Langental/Napak V_XV : Wilcoxon test **p-value = 0,002*****

La valeur extrême de Napak XV (NAP XV 300'08) étant rassemblée avec celles de Napak V, on pourrait penser que la médiane serait nettement influencée positivement pour le $\delta^{13}C$ et négativement pour le $\delta^{18}O$ (Figure). Cependant, cette valeur de $\delta^{13}C$ est comprise dans la gamme de variation de Napak V, rapprochant ainsi la médiane de celle d'Elisabethfeld. Ainsi, la non-significativité de l'analyse entre les sites ougandais et namibien reste supportée. Aussi, le $\delta^{18}O$ de *Renefossor songhorensis* diminue la valeur de la médiane évaluée pour l'échantillonnage de Napak V. Cette diminution induit une différence encore plus nette entre Napak V, XV et Elisabethfeld, renforçant la significativité du test statistique.

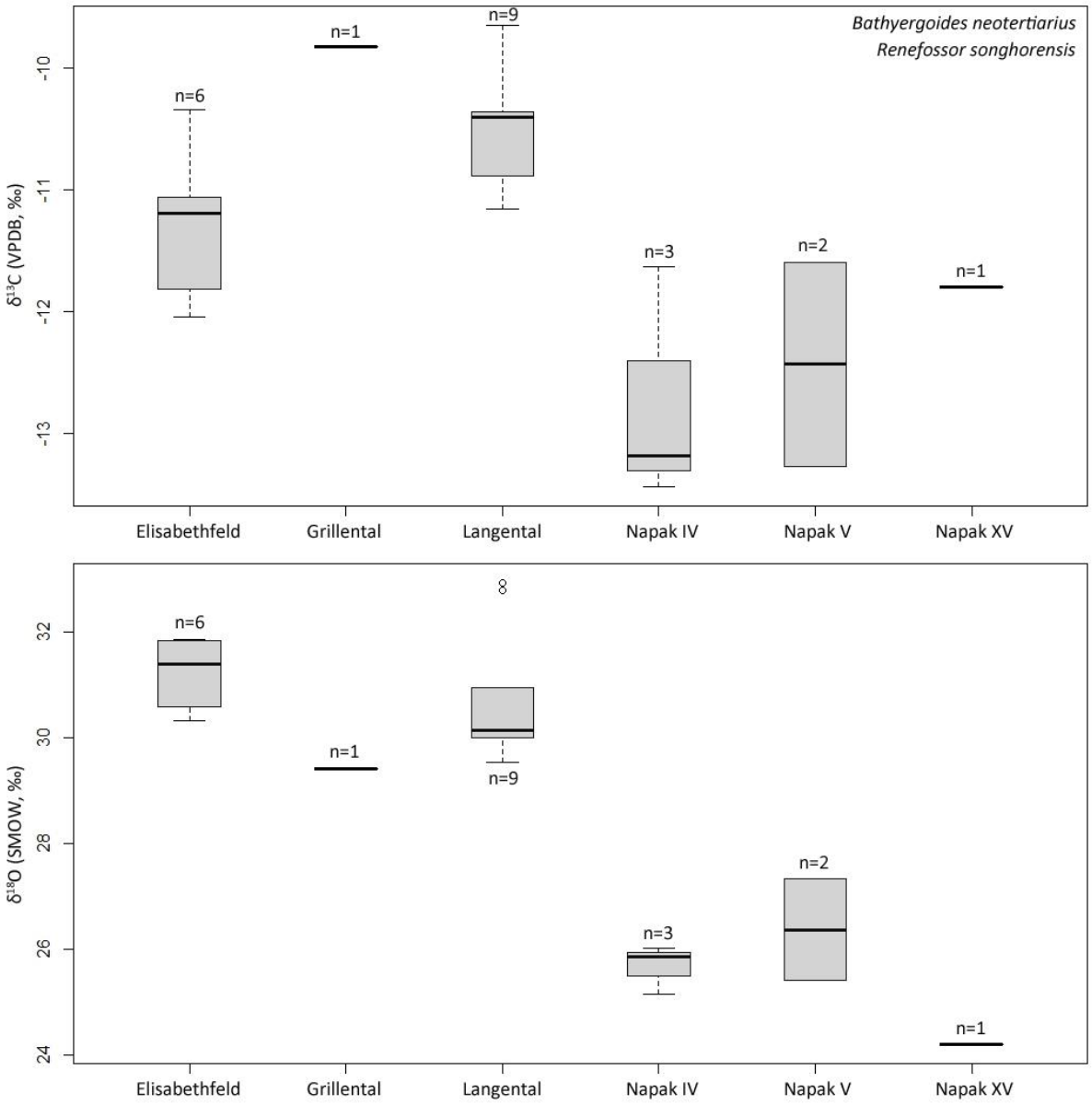


Figure III.4.2 : Comparaison inter-régionale des rapports isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ entre les espèces *Bathyergoides neotertiarius* (Namibie) et *Renefossor songhorensis* (Ouganda).

Concernant la variabilité isotopique des espèces au niveau de leur $\delta^{13}C$, on observe une plus grande variabilité chez *Diamantomys luederitzi* pour le site d'Elisabethfeld. En revanche, pour les espèces *Bathyergoides neotertiarius* et *Renefossor songhorensis*, la variabilité la plus grande est présente au sein des sites ougandais, principalement à Napak IV et V. Cette variabilité pour les espèces fouisseuses peut rejoindre l'hypothèse de la mise en place d'un microclimat au niveau de leur milieu souterrain, renforcé par une hétérogénéité de l'environnement miocène de Napak, avec une humidité du sol plus importante au niveau des ilots forestiers. L'espèce *Diamantomys luederitzi* présente la variabilité isotopique la plus

importante. Etant supposée opportuniste à la vue des différentes adaptations locomotrices qu'il porte (partie II, chapitre 1), cette espèce a pu se procurer sa nourriture au sein de différentes sources alimentaires végétales. Cependant, lorsqu'on observe les valeurs en $\delta^{13}C$ des sites namibiens, aucune n'est aussi négative que celles relevées chez les espèces arboricoles *Nonanomalurus soniae* et *Paranomalurus bishopi* présentes en Ouganda, indiquant une composante forestière moindre pour les localités namibiennes durant le Miocène inférieur. Ainsi, cela peut renforcer l'idée d'un environnement plus hétérogène en Ouganda qu'en Namibie durant cette période.

2. Faune et implications paléoenvironnementales

Que ce soit dans les localités ougandaises ou namibiennes, les valeurs isotopiques en $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ sont dans les mêmes intervalles de variation que les grands mammifères (Roche, 2012). Ainsi, l'hypothèse d'un environnement mosaïque plus humide et/ou à température moins élevée en Ouganda qu'en Namibie durant le Miocène inférieur est soutenue par l'analyse des rongeurs. Les résultats apportés par les analyses des rapports isotopiques et leur variabilité indiquent la possible présence d'un environnement plus hétérogène en Ouganda qu'en Namibie, ce dernier dénotant tout de même d'une potentielle variation à la vue de l'intervalle de valeurs en $\delta^{13}C$ montré par *Diamantomys luederitzi*. Ces analyses viennent confirmer les hypothèses paléoenvironnementales liées à la faune présente dans les deux régions sur la base des caractères morphologiques des espèces répertoriées. Plusieurs espèces appartenant aux rongeurs sont communes entre les sites ougandais et namibiens. Premièrement, *Diamantomys luederitzi* est présente dans les deux régions, et catégorisée comme terrestre opportuniste sur la base de son postcrânien (partie II, chapitre 1). De plus, ses valeurs isotopiques en $\delta^{13}C$ montrent un large intervalle de valeurs indiquant l'ingestion de diverses plantes C3 de milieu local à humidité variable. Sa morphologie dentaire (semi-hypsodonte, lophodonte) est caractéristique d'un régime alimentaire constitué de végétation abrasive, se développant dans des milieux plus ouverts et plus arides (Pickford et Mein, 2006 ; Guérin, 2008 ; Bento Da Costa *et al*., 2019). Ainsi, l'adaptation de cette espèce à plusieurs catégories locomotrices et l'étendue de ses valeurs isotopiques pourraient indiquer la présence d'un environnement hétérogène dans les deux régions. Une autre espèce de rongeur est commune entre les sites miocènes namibiens et ougandais : *Protarsomys macinnesi*. Sur la base de ses caractères dentaires, similaires à l'espèce actuelle *Macrotarsomys ingens*, cette

espèce pourrait être inféodée à un milieu plus fermé, forestier (Pickford *et al.,* 2014 ; Bento Da Costa *et al*., 2019), corroborant l'hypothèse d'un environnement mosaïque au Miocène inférieur pour les deux régions. La présence de de secteurs plus arborés dans ces sites est aussi indiquée par l'espèce *Vulcanisciurus africanus*, considérée comme arboricole, adaptée à un environnement fermé (Guérin, 2008 ; Ungar *et al*., 2012 ; Bento Da Costa *et al*., 2019). Concernant les autres groupes taxonomiques, on retrouve notamment le genre *Dorcatherium* dans les deux régions, représenté par *Dorcatherium songhorensis*, *Dorcatherium cf. moruorotensis* et *Dorcatherium cf parvum* dans les localités namibiennes, et *Dorcatherium iririensis* pour les localités ougandaises. Ces espèces sont considérées comme terrestres, adaptées à des environnements forestiers humides, dont une catégorisée comme ubiquiste (*Dorcatherium songhorensis*) (Pickford et Mein, 2006 ; Guérin, 2008 ; Ungar *et al.*, 2012). Ainsi, la présence de milieux plus arborés est de nouveau attestée dans les localités ougandaises et namibiennes. Une autre espèce de grand mammifères herbivores est présente au sein des localités du Miocène inférieur appartenant aux Anthracotheriidae : *Brachyodus aequatorialis*. Cette espèce est rapprochée d'un environnement possédant une humidité relative élevée dû à sa nécessité d'être à proximité d'une source d'eau permanente (Pickford et Mein, 2006 ; Guérin, 2008). Ainsi, durant le Miocène inférieur, les environnements des deux régions étaient plus humides qu'aujourd'hui, un fait confirmé non seulement par la faune retrouvée au sein des sites, mais aussi par les rapports isotopiques analysés, plus négatifs. Concernant l'homogénéité environnementale plus accentuée en Namibie qu'en Ouganda, on recense un nombre plus important de taxons terrestres de milieu ouvert dans les localités namibiennes que dans les sites de Napak, où les taxons forestiers sont majoritaires (Guérin, 2008 ; Bento Da Costa *et al*., 2019). Même si on note une présence d'ilots arborés au sein des plaines d'inondations des anciens réseaux de drainage Proto-Langental (Lagental) et Proto-Kaukausib (Elisabethfeld et Grillental) dans lesquels les espèces adaptées à un environnement plus fermé ont pu évoluer, ceux-ci sont tout de même moins fréquents qu'en Ouganda. Aussi, la présence des mastodontes et gomphothères, possédant une variabilité isotopique similaire aux espèces de rongeurs miocènes, met en avant l'ouverture du milieu des localités miocènes namibiennes. Cependant, la comparaison du rapport isotopique en $\delta^{18}O$ entre *Diamantomys luederitzi*, *Bathyergoides neotertiarius* et les espèces de rongeurs actuelles d'Afrique de l'Est montre un environnement plus humide et/ou à température moins élevée que le climat actuel namibien mais moins humide et/ou moins froid que les localités actuelles d'Afrique orientale.

Cet écart entre le $\delta^{18}O$ et le $\delta^{13}C$ semble surprenant, menant à différentes interprétations concernant l'environnement miocène namibien. Cependant, plusieurs choses sont à prendre en considération, comme la présence d'un système climatique variant au cours des années en Afrique de l'Est, différant du système présent en Namibie. De plus, une saisonnalité est présente dans les localités ougandaises, pouvant influer sur les valeurs isotopiques plus ou moins élevées dans la végétation mais aussi dans l'humidité relative de l'air.

II. Conclusion et perspectives

Les analyses isotopiques des rapports $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ chez les espèces de rongeurs du Miocène inférieur d'Ouganda et de Namibie ont permis de mettre en évidence des similitudes entre les environnements de ces deux régions, mais aussi par rapport à l'environnement actuel. Les deux régions possèdent au Miocène inférieur un milieu plus humide et/ou à température moins élevée qu'aujourd'hui, attesté par un rapport $\delta^{13}C$ caractéristique de l'ingestion d'une végétation en plantes C3 dominante, de milieu ouvert, contre un régime alimentaire des espèces actuelles dominé par les plantes en C4. Une des hypothèses concernant l'utilisation des rongeurs pour les analyses géochimiques portait sur la représentativité d'un environnement plus local dû à leur capacité migratoire plus faible que les grands mammifères. Cette dernière n'est pas confortée par les rapports isotopiques relevés, démontré par la gamme de variation des rapports de ce groupe aussi importante que celle des grands mammifères. Cependant, le signal isotopique hétérogène caractéristique des milieux est sauvegardé, les espèces arboricoles (*Paranomalurus bishopi*, *Nonanomalurus soniae*) étant plus négatives que les espèces terrestres ubiquistes (*Diamantomys luederitzi*) ou même fouisseuses (*Bathyergoides neotertiarius*, *Renefossor songhorensis*), ces dernières mettant en évidence une humidité accrue sûrement due à la représentation de l'humidité du sol. Ainsi, au Miocène inférieur, les deux régions sont caractérisées par un milieu hétérogène, de type savane boisée, possédant des ilots forestiers, et plus humide et/ou à température plus froide que leurs environnements respectifs actuels. Les localités namibiennes étaient plus arides et/ou à température moins élevée que les localités ougandaises à cette période, hétérogènes, mais étant probablement moins boisées que Napak, dû à la présence majoritaire d'espèces terrestres de milieu ouvert plutôt qu'adaptées à un environnement forestier.

Afin d'avoir des précisions sur les conditions climatiques de l'époque, il est nécessaire d'ajouter aux analyses plusieurs points :

- Une augmentation de l'échantillonnage est nécessaire afin de mettre en avant la variabilité isotopique des espèces, notamment pour *Renefossor songhorensis* ainsi que pour les espèces présentes dans les localités namibiennes. En effet, la gamme restreinte des valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ pourrait provenir essentiellement d'un nombre de spécimens analysés trop faible.
- Une augmentation de l'échantillonnage des espèces actuelles par localité, pour avoir une comparaison précise et adaptée aux sites d'étude, notamment pour les analyses concernant l'Afrique australe. En effet, les systèmes climatiques étant différents entre les deux régions, les valeurs isotopiques relevées peuvent être biaisées lors d'un parallèle entre les localités, apportant une interprétation des résultats ne correspondant pas à la réalité environnementale de l'époque.
- L'apport de nouveaux spécimens actuels permettrait aussi d'effectuer des prédictions sur les valeurs de $\delta^{18}O$ des eaux météoriques du Miocène inférieur, d'après Peneycad *et al*., 2019. Ayant les données des eaux de précipitations de plusieurs localités ougandaises, il serait intéressant d'obtenir les valeurs isotopiques des rongeurs présents au sein de ces dernières afin d'établir une équation linéaire permettant la prédiction du $\delta^{18}O$ des eaux de précipitations à partir de celui de l'émail dentaire des rongeurs, équation applicable par la suite sur les espèces fossiles. Ce rapport donnerait ainsi des informations climatiques plus précises sur le Miocène inférieur d'Afrique sub-saharienne.
- Enfin il serait intéressant de compléter les analyses isotopiques de l'oxygène des carbonates des dents par l'analyse isotopique de l'oxygène des groupements phosphates. En effet, plusieurs relations peuvent être établies entre le $\delta^{18}O_p$, les eaux météoriques dont celles de précipitations ainsi que la température (Grimes *et al.*, 2008 ; Royer *et al.*, 2013). L'analyse des rapports isotopiques sur les phosphates permettrait ainsi d'avoir des précisions sur la température, mais aussi sur la saisonnalité des milieux miocènes d'Afrique sub-saharienne.

Conclusion générale

L'étude des rongeurs du Miocène inférieur d'Ouganda et de Namibie a permis de préciser les données taxonomiques, mais aussi paléo écologiques et paléoenvironnementales des espèces fossiles. Grâce à l'interdisciplinarité de cette étude, les connaissances issues de la littérature ont pu être enrichies par la complémentarité des méthodes, précisant les interprétations paléontologiques des espèces et sites étudiés.

Premièrement, la description des espèces de Napak permet une actualisation des données récoltées par Lavocat, 1973, grâce aux nouveaux restes crâniodentaires et postcrâniens récoltés depuis près de trente ans. Tout d'abord, l'étude du matériel attribué à *Diamantomys luederitzi* pose la question de la présence d'une espèce unique dans les spécimens analysés. Pickford et Mein, 2006 ont séparé le genre *Diamantomys* en trois espèces, *Diamantomys luederitzi*, Stromer 1922, *Diamantomys morotoensis*, Pickford et Mein 2006 et *Diamantomys ugandensis*, Pickford et Mein 2006, essentiellement basés sur une différence de taille ainsi que la présence de crêtes accessoires au niveau des molaires. Cependant, cette dernière présente une morphologie dentaire complexe et variable. Ainsi, il serait intéressant de réaliser une révision du genre pour confirmer la systématique et statuer sur une potentielle variabilité intra-spécifique ou inter-spécifique. Au-delà de l'observation qualitative, une analyse morphométrique peut être utilisée, notamment dans l'étude de la forme des molaires par l'analyse des contours, mais aussi l'utilisation de la morphométrie 3D afin de quantifier la totalité des crêtes présentes sur les dents jugales. Les humérus distaux étudiés sont variables, notamment dans l'expansion plus ou moins importante de la trochlée. L'espèce *Diamantomys luederitzi* est prédite comme généraliste, classée dans les catégories locomotrices fouisseuse, arboricole et terrestre renforçant cette variabilité. Une étude complète du genre s'avère donc nécessaire, afin d'en compléter les connaissances.

De même, l'espèce *Paranomalurus bishopi* a révélé une variabilité morphologique des molaires avec la présence d'un mésoconide plus ou moins développé sur la m2 mais aussi la présence d'un éperon sur l'extrémité buccale du métalophulide II selon les spécimens. Par ailleurs, un ulna proximal, attribué à cette espèce, montre des différences morphologiques, notamment dans sa robustesse semblant plus forte que celle de l'espèce *Paranomalurus bishopi* mais aussi dans la morphologie de l'olécrâne. De même que pour *Diamantomys*

luederitzi, une révision du genre permettrait de statuer sur la variabilité intra ou inter-spécifique de l'espèce. Cependant, cet ulna est un spécimen isolé, rendant difficile l'attribution taxonomique à une nouvelle espèce.

Concernant l'espèce ougandaise *Renefossor songhorensis* (supposée fouisseuse) et l'espèce namibienne *Bathyergoides neotertiarius* prédite majoritairement comme fouisseuse, une question persiste sur la présence ou l'absence du métalophe, grâce à l'observation de spécimens peu usés, mais soulève aussi une discussion autour des homologies de crêtes. Ces problématiques ne peuvent être résolues que par l'étude de l'ontogénie des molaires, en proposant un modèle actuel qui pourrait s'appliquer aux Bathyergidae et Renefossoridae miocènes. Pour la première fois, un squelette partiel appartenant à l'espèce *Bathyergoides neotertiarius* a été décrit, permettant de comprendre les adaptations des Bathyergidae du Miocène inférieur namibien. Dans cette description qualitative, la comparaison avec les espèces actuelles rapprochent *Bathyergoides neotertiarius* des fouisseurs, notamment des scratch-diggers actuels mais aussi des fouisseurs utilisant leurs incisives pour creuser. Les résultats de cette étude morphologique ont été testés par les méthodes morphométriques réalisées dans la deuxième partie de cette thèse : l'hypothèse d'une locomotion adaptée au fouissage a été validée.

Deuxièmement, l'analyse des espèces du Miocène d'Ouganda et de Namibie ont permis de prédire des comportements locomoteurs liés à des adaptations morphologiques claires. Les différentes méthodes appliquées aux jeux de données morphométriques ont non seulement catégorisé les espèces spécialistes (*Paranomalurus bishopi*, *Paranomalurus walkeri*, *Nonanomalurus soniae*, *Bathyergoides neotertiarius*) mais aussi l'espèce plus généraliste *Diamantomys luederitzi*. Ces adaptations sont essentiellement liées à une augmentation de la stabilisation ou de la mobilité des membres, mais aussi une robustesse des os plus ou moins accentuée selon les catégories locomotrices, notamment au niveau du crâne et de l'humérus. Concernant les espèces arboricoles et/ou planeuses des genres *Paranomalurus* et *Nonanomalurus,* leurs adaptations privilégient une augmentation de la mobilité, importante dans le déplacement arboricole, le grimper et le vol plané, à l'instar de la stabilité. Sur les extrémités distales (humérus) et proximales (fémurs) les structures sont plutôt globuleuses, comme, par exemple, le capitulum et la tête fémorale pour une meilleure capacité de rotation et d'abduction, ainsi qu'un maintien de la posture fléchie sur leur substrat avec un *tuberculum*

majus court. A côté de ces adaptions à l'arboricolie, des variations sont présentes entre les espèces notamment sur le fémur proximal qui montre une extension de la surface articulaire de la tête fémorale chez *Paranomalurus bishopi* et *Paranomalurus walkeri*. Cette morphologie augmente la mobilité du fémur par rapport à la hanche, nécessaire pour la réception et propulsion lors du vol plané. Il serait donc intéressant de réaliser des analyses morphométriques au sein d'un même groupe locomoteur, pour mieux caractériser les morphologies associées à une locomotion spécialisée.

L'espèce namibienne *Bathyergoides neotertiarius* a été prédite principalement comme fouisseuse, avec une composante de terrestrialité. La prédiction des deux catégories est cohérente, les adaptations entre ces deux locomotions étant similaires, avec des variations liées à la robustesse et aux proportions des différentes structures. Contrairement aux espèces des genres *Paranomalurus* et *Nonanomalurus*, la stabilité des membres est privilégiée, traduite notamment par une hauteur de trochlée plus grande, mais aussi un capitulum ovoïde et allongé. Les longueurs de la trochlée et du capitulum sont équilibrées, avec une *incisura trochlearis* plus profonde permettant la limitation des mouvements dans le plan parasagittal. L'ulna montre des adaptations liées aux capacités de manipulation et à l'augmentation des forces appliquées sur le membre antérieur par le développement en longeur de l'olécrâne, permettant une augmentation du bras de levier des muscles extenseurs utilisés dans le fouissage.

Bathyergoides neotertiarius et *Diamantomys luederitzi* présentent une morphologie similaire. La seconde espèce est prédite comme fouisseuse selon les spécimens, et catégorisée comme espèce généraliste dans les prédictions variées de son comportement locomoteur. Le développement de l'*epicondylus medialis*, couplé à un capitulum ovoïde et une trochlée haute et plus longue que chez les espèces arboricoles confirme l'attribution au fouissage. De plus, les prédictions de la LDA basée sur les mesures pour cette espèce révèlent la présence de caractères morphologiques communs avec les espèces actuelles arboricoles, ce qui n'est pas incohérent quand on considère les similitudes entre les déplacements arboricoles et terrestres relevées dans la littérature. La mise en évidence de cette variabilité de prédictions locomotrices chez *Diamantomys luederitzi* indique un choix préférentiel d'une méthode analysant les spécimens individuellement plutôt qu'une méthode privilégiant une analyse de la forme moyenne d'une espèce, en particulier pour l'étude des espèces généralistes.

L'utilisation des extrémités distales (humérus) et proximales (fémurs, ulna) dans les prédictions et l'établissement de modèles actuels fiables permet de statuer sur l'utilisation de restes fragmentaires pour les études locomotrices. En effet, les prédictions réalisées sur les restes postcrâniens des rongeurs du Miocène inférieur sont cohérentes avec les observations morphologiques des spécimens. Cependant, il faut être prudent sur ces prédictions, qui peuvent varier lorsque l'os entier est pris en compte, comme le démontrent les analyses sur *Bathyergoides neotertiarius* (humérus) et *Nonanomalurus soniae* (fémur). Toutefois, la combinaison des approches permet une attribution relativement fiable des espèces fossiles.

L'utilisation du crâne dans la catégorisation du comportement locomoteur a permis de construire des modèles robustes avec les espèces actuelles. La prédiction de *Diamantomys luederitzi* en tant qu'espèce terrestre est soutenue par l'observation anatomique, cohérente avec la morphologie observée chez les espèces du modèle. Cependant, la morphométrie géométrique a révélé la présence d'un autre signal dans l'attribution de ce taxon au mode locomoteur planeur, sur la base de caractères présents sur la face ventrale. Ce signal pourrait être lié aux adaptations alimentaires, le positionnement des rangées dentaires et l'organisation du palais pouvant être contraints par la mastication. Le rapprochement de *Diamantomys luederitzi* au vol plané pourrait donc mettre en doute l'utilisation de ces caractères dans les analyses locomotrices. Il serait donc intéressant d'étudier la morphologie de la face ventrale du crâne en fonction du régime alimentaire, et de mettre en parallèle les résultats reccueillis, pour isoler les adaptations alimentaires des locomotrices.

Enfin, l'analyse des rapports isotopiques en $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ a permis de mettre en évidence des similitudes environnementales des sites du Miocène inférieur namibiens et ougandais. En effet, ces localités étaient caractérisées par des savanes boisées, munies d'ilôts plus denses dans lesquels les espèces adaptées à un environnement plus fermé ont pu s'établir. La végétation présente dans ces régions au Miocène inférieur était dominée par les plantes C3, adaptées à des conditions de milieu ouvert. Que ce soit pour les sites namibiens ou ougandais, les conditions climatiques étaient plus humides et/ou à température moins élevée que leurs régions actuelles respectives. La comparaison des rapports isotopiques des rongeurs entre les deux régions d'Afrique sub-saharienne indique une humidité relative moindre et/ou une température plus élevée en Afrique australe qu'en Afrique orientale, les rapports namibiens étant plus élevés que les rapports isotopiques des espèces ougandaises. La préservation du

signal isotopique dans l'émail dentaire des rongeurs permet la mise en évidence de l'hétérogénéité des milieux de l'époque, avec les espèces arboricoles et/ou planeuses *Paranomalurus bishopi, Paranomalurus walkeri* et *Nonanomalurus soniae* témoins d'un milieu plus fermé mis en avant par les valeurs plus négatives des plantes consommées. De plus, la grande variabilité des rapports chez l'espèce *Diamantomys luederitzi* supporte l'hypothèse d'un milieu mosaïque, renforcée par les prédictions de cette espèce fossile comme généraliste dans son comportement locomoteur. La prise en compte des rapports isotopiques de toutes les espèces de rongeurs analysées comparé à ceux des grands mammifères indique un intervalle étendu pour les deux groupes, questionnant sur l'apport d'informations plus locales des rongeurs, les grands mammifères inféodés aux environnements plus fermés possédant aussi une signature isotopique typique, plus négative. La composition des faunes de grands mammifères et rongeurs entre les sites de Napak et ceux de Grillental, Elisabethfeld et Langental indiquent une dominance d'espèces terrestres d'environnement plus ouvert dans les sites namibiens, contrairement à Napak où vivent les espèces arboricoles *Paranomalurus bishopi*, *Paranomalurus walkeri* et *Nonanomalurus soniae*. Cependant, des taxons tels que *Vulcanisciurus africanus* ou encore *Protarsomys macinnesi* sont présents en Namibie, soulignant l'hétérogénéité d'une savane boisée namibienne au Miocène inférieur.

Afin de préciser le paléoenvironnement de ces localités, plusieurs approches sont nécessaires. Premièrement, une augmentation de l'échantillonnage des espèces actuelles, notamment pour l'Afrique australe, permettrait des comparaisons plus robustes avec les espèces miocènes, comparant les environnements namibiens aux valeurs isotopiques exactes de la région. Il faut aussi accroître l'échantillon fossile (*Bathyergoides neotertiarius* et *Diamantomys luederitzi* des différents sites), ce qui permettrait non seulement de rendre compte de la variabilité isotopique réelle de ces derniers, mais aussi d'avoir un jeu de données statistiquement valable pour des comparaisons fiables entre les sites.

L'augmentation du jeu de données concernant les espèces actuelles permettrait aussi d'établir une équation de prédiction liée au $\delta^{18}O$ des eaux de précipitations selon Peneycad *et al.* 2019, évaluant le $\delta^{18}O$ des eaux météoriques de l'époque en fonction des valeurs de l'émail dentaire des espèces fossiles. En effet, la mise en parallèle de différentes populations africaines avec les valeurs des rapports isotopiques permettrait d'établir une relation linéaire entre les variables, applicable aux espèces actuelles et fossiles, en prenant en compte

notamment les taxons *Diamantomys luederitzi* et *Thryonomys swinderianus*. Ainsi, des précisions concernant les conditions climatiques de l'époque seront apportées. Cette démarche nécessite aussi la présence d'une base de données plus importante concernant les eaux de précipitations actuelles en Namibie, données fragmentaires actuellement. Enfin, l'analyse des groupements phosphates permettrait une complémentarité des interprétations réalisées grâce à cette étude des groupements carbonates, par l'apport d'informations liées à la température et saisonnalité pouvant être enregistrées dans l'émail dentaire des rongeurs du Miocène inférieur.

Références

Andrews, P. (1990). Owls, Caves and Fossils. Predation, Preservation, and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with the Analysis of the Pleistocene Cave Faunas from Westbury-sub-Mendip. *UK. The University of Chicago Press, Somerset,* 231 pp.

Ainamo, J. (1970). Morphogenetic and functional characteristics of coronal cementum in bovine molars. *European Journal of Oral Sciences* **78** (1-4) : 378-386.

Alvarez, A., Perez, S. I. et Verzi, D. H. (2011). Ecological and phylogenetic influences on mandible shape variation of South America caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Biological Journal of the Linnean Society*, **102** : 828-837.

Argot, C. (2001). Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials Mayulestes ferox and Pucadelphys andinus. *Journal of Morphology,* **247** : 51–79.

Arias-Martorell, J. (2019). The morphology and evolutionary history of the glenohumeral joint of hominoids: A review. *Ecology and evolution,* **9** (1) : 703-722.

Asibey, E. O. A. (1974). The grasscutter, Thryonomys swinderianus Temminck. In *Ghana. Symposium of the Zoological Society of London*, **34** : 161-170.

Aufort, J., Gommery, D., Gervais, C., Ségalen, L., Labourdette, N., Coehlio-Diogo, C. et Balan, E. (2019). Secondary apatite formation in fossil bones from the late Miocene and Plio-Pleistocene deposits of Kenya and South Africa. *Archaeometry,* **61** : 1129-1143.

Barham, M., Blyth, A. J., Wallwork, M. D., Joachimski, M. M., Martin, L., Evans, N. J. et McDonald, B. J. (2017). Digesting the data-Effects of predator ingestion on the oxygen isotopic signature of micro-mammal teeth. *Quaternary Science Reviews*, **176** : 71-84.

Bartholomew, G. A. et Hudson, J. W. (1961). - Desert ground squirrels. *Scientific American,* **205** (5) : 107-117.

Bosshardt, D. D. et Selvig, K. A. (1997). Dental cementum: the dynamic tissue covering of the root. *Periodontology 2000*, **13** (1) : 41-75.

Bento Da Costa, L. et Senut, B. (in press). Skeleton of Early Miocene *Bathyergoides neotertiarius* (Rodentia, Mammalia) from Namibia: behavioural implications. *Geodiversitas*.

Bento Da Costa, L., Senut, B., Gommery, D. et Pickford, M. (2019). Dental remains of Lower Miocene small rodents from Napak (Uganda): Afrocricetodontidae, Myophiomyidae, Kenyamyidae and Sciuridae. *Annales de Paléontologie*, **105** (2) : 1-13.

Bishop, W. W. (1963). The later Tertiary and Pleistocene in eastern equatorial Africa. In (F. C. Howell & F. Bourlière, Eds) *African Ecology and Human Evolution*. London, Routledge Library Editions, 246-275.

Bishop, W. W., Miller, J. A., Fitch, F. J. (1969). New Potassium-argon age determinations relevant to the Miocene fossil mammal sequence in East Africa. *American Journal of Science*, **227** (6) : 669-699.

Bhagat, R., Bertrand, O. C., et Silcox, M. T. (2020). Evolution of arboreality and fossoriality in squirrels and aplodontid rodents: Insights from the semicircular canals of fossil rodents. *Journal of Anatomy,* 1-17.

Boast, R. (1990). Dambos: a review. *Progress in physical geography*, **14** (2) : 153-177.

Boisserie, J.R. (2001). Systématique phylogénétique des Hippopotamidae fossiles d'Afrique : problèmes actuels. *Annales d'Ethiopie.* **17** : 185-204.

Bonnefille, R. (1984). Cenozoic vegetation and environments of early hominids in East Africa. *In* Whyte R. (ed.). *The evolution of the East Asian Environment. Palaeobotany, Palaeozoology and Palaeoanthropology,* **2** : 579–612.

Bonnefille, R. (1995). A reassessment of the Plio-Pleistocene pollen record of East Africa. *In* Vrba E.S., Denton G.H., Partridge T.C., Burckle L.H. (eds.), *Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins. Yale University Press, New Haven* : 299-310.

Bookstein, FL. (1991). Morphometric tools for landmark data: Geometry and Biology. *Cambridge University Press,* 455 pp.

Bowen, G. J., et Wilkinson, B. (2002). Spatial distribution of δ18O in meteoric precipitation. *Geology*, **30** (4) : 315-318.

Boyde, A. (1965). The structure of developing mammalian dental enamel. *Tooth enamel*, 163-167.

Boyde, A. (1971). Comparative histology of mammalian teeth. *Dental morphology and evolution*, 81-94.

Boyde, A. (1989). Enamel. In *Teeth*. Springer, Berlin, Heidelberg, 309-473.

Brain, C. K. (1984). Comments on the Namib's past. *South African journal of science*, **80** (4) : 158-159.

Candela, A. et Picasso, B. (2008). Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): indicators of locomotor behaviour in Miocene porcupines. *Journal of Morphology,* **269** (5) : 552–593.

Cano, A. R. G., Fernández, M. H., & Álvarez-Sierra, M. Á. (2013). Dietary ecology of Murinae (Muridae, Rodentia): a geometric morphometric approach. *PLoS One,* **8** (11) : e79080.

Carrano, T. (1997). Morphological indicators of foot posture in mammals: a statistical and biomechanical analysis. *Zoological Journal of The Linnean Society,* **121** (1) : 77–104.

Caumul, R., et Polly, P. D. (2005). Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (Marmota, Rodentia). *Evolution,* **59** (11) : 2460-2472.

Cerling, T.E. (1984). The stable isotopic composition of modern soil carbonate and its relationship to climate. *Earth and Planetary Science Letters*, **71** : 229-240.

Cerling, T.E. (1992). Development of grasslands and savannas in East Africa during the Neogene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **97** : 241-247.

Cerling, T.E. et Quade, J. (1993). Stable carbon and oxygen isotopes in soil carbonates. *In* Swart P.K., Lohmann K.C., McKenzie J., Savin S. (eds.). *Geophysical Monograph 78 : climate change in continental isotopic records*, *American Geophysical Union*, Washington D.C. : 217-231.

Cerling, T.E., Harris, J.M., Ambrose, S.H., Leakey, M.G. et Solounias, N. (1997). Dietary and environmental reconstruction with stable isotope analyses of herbivore tooth enamel from the Miocene locality of Fort Ternan, Kenya. *Journal of Human Evolution*, **33** : 635-650.

Claude, J. (2008). *Morphometrics with R*. Springer, New York, New York, USA, 317 pp.

Clauss, M. et Rössner, G. E. (2014). Old world ruminant morphophysiology, life history, and fossil record: exploring key innovations of a diversification sequence. *Annales Zoologici Fennici,* **51** (1) : 80-94.

Coplen, T. B., Kendall, C. et Hopple, J. (1983). Comparison of stable isotope reference samples. *Nature*, **302** (5905) : 236-238.

Cox, P. G., Rayfield, E. J., Fagan, M. J., Herrel, A., Pataky, T. C. et Jeffery, N. (2012). Functional evolution of the feeding system in rodents. *PLoS One,* **7** (4) : e36299.

Craig, H. et Gordon, L. (1965). Deuterium and oxygen-18 variations in the ocean and the marine atmosphere. In: *Symposium on marine geochemistry. Graduate School of Oceanography*, **3** : 277 pp.

Currie, R. (1953). Upwelling in the Benguela current. *Nature*, **171** (4351) : 497-500.

Damuth, J. et Janis, C. M. (2011). On the relationship between hypsodonty and feeding ecology in ungulate mammals, and its utility in palaeoecology. *Biological Reviews*, **86** (3) : 733-758.

Dansgaard, W. (1964). Stable isotopes in precipitation. *Tellus*, **16** (4) : 436-468.

Darbyshire, M. (1963). Computed surface currents off the Cape of Good Hope. In *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts,* **10** (5) : 623-632.

Davidovits, P. (2012). Physics in biology and medicine. *Cambridge: Academic Press,* 4–10.

Deacon, J. et Lancaster, I. N. (1988). Late Quaternary palaeoenvironments of southern Africa. *Clarendon*, 225 pp.

DeNiro, M. J. et Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, **42** (5) : 495-506.

Dixon, P. M. (2002). The gross, histological, and ultrastructural anatomy of equine teeth and their relationship to disease. In *Proceedings of the 49th Annual Convention of the American Association of Equine Practitioners*, **48** : 421-437.

Dongmann, G. (1974). The contribution of land photosynthesis to the stationary enrichment of 18 O in the atmosphere. *Radiation and environmental biophysics*, **11** (3) : 219-225.

Earth System Research Laboratory (ESRL), Etats-Unis (2011). *http://www.esrl.noaa.gov.*

Egeru, A., Osaliya, R., MacOpiyo, L., Mburu, J., Wasonga, O., Barasa, B. et Majaliwa Mwanjalolo, G. J. (2014). Assessing the spatio-temporal climate variability in semi-arid Karamoja sub-region in north-eastern Uganda. *International Journal of Environmental Studies*, **71** (4) : 490-509.

Ehleringer, J. R. (1979). Photosynthesis and photorespiration: Biochemistry, physiology, and ecological implications. *HortScience*, **14** (3) : 217-222.

Ehleringer, J. R. (1989). Carbon isotope ratios and physiological processes in aridland plants. In *Stable isotopes in ecological research,* Springer, New York, NY : 41-54.

Elissamburu, A. et De Santis, L. (2011). Forelimb proportions and fossorial adaptations in the scratch-digging rodent *Ctenomys* (Caviomorpha). *Journal of Mammalogy* **92** (3) : 683–689.

Elissamburu, A. et Vizcaíno, S. F. (2004). Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology* **262** (2) : 145-159.

Elliott, J. C. (2002). Calcium phosphate biominerals. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, **48** (1) : 427-453.

Ellis, J. et Galvin, K. A. (1994). Climate patterns and land-use practices in the dry zones of Africa. *BioScience*, **44** (5) : 340-349.

Emry, R. J. & Thorington, R. W. (1982). Descriptive and comparative osteology of the oldest fossil squirrel *Protosciurus* (Rodentia: Sciuridae). *Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press,* **47** : 21–28.

Fabre, P. H., Tilak, M. K., Denys, C., Gaubert, P., Nicolas, V., Douzery, E. J. et Marivaux, L. (2018). Flightless scaly-tailed squirrels never learned how to fly: A reappraisal of Anomaluridae phylogeny. *Zoologica Scripta,* **47** (4) : 404-417.

Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist,* **125** (1) : 1-15.

Fernandez-Jalvo, Y., Andrews, P., Sevilla, P. et Requejo, V. (2014). Digestion versus abrasion features in rodent bones. *Lethaia,* **47** : 323-336.

Fernandez-Jalvo, Y., Sanchez-Chillon, B., Andrews, P., Fernandez-Lopez, S. et Alcala Martínez, L. (2002). Morphological taphonomic transformations of fossil bones in continental environments, and repercussions on their chemical composition*. Archaeometry*, **44** : 353-361.

Fincham, A., Moradian-Oldak, J., et Simmer, J. P. (1999). The structural biology of the developing dental enamel matrix. *Journal of structural biology*, **126** (3) : 270-299.

Figueirido, B., Martín-Serra, A. et Janis, C. M. (2016). Ecomorphological determinations in the absence of living analogues: the predatory behavior of the marsupial lion (Thylacoleo carnifex) as revealed by elbow joint morphology. *Paleobiology,* **42** (3) : 508-531.

Fisher, A. (1938). The statistical utilization of multiple measurements. *Annals of Eugenics,* **8** : 376-386.

Fosse, G., Saele, P. K. et Eide, R. (1992). Numerical density and distributional pattern of dentin tubules. *Acta odontologica scandinavica*, **50** (4) : 201-210.

Francis, C. M. (2001). Photographic guide to mammals of South-East Asia. *Ralph Curtis Publishing*, 128 pp.

Gat, J. R. (1996). Oxygen and hydrogen isotopes in the hydrologic cycle. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **24** (1) : 225-262.

Gebo, D. L. et Sargis, E. J. (1994). Terrestrial adaptations in the postcranial skeletons of guenons. *American Journal of Physical Anthropology,* **93** (3) : 341-371.

Giess, W. (1971). A preliminary vegetation map of South West Africa. *Dinteria*, **4** : 5-14.

Ginot, S., Hautier, L., Marivaux, L. et Vianey-Liaud, M. (2016). Ecomorphological analysis of the astragalo-calcaneal complex in rodents and inferences of locomotor behaviours in extinct rodent species. *PeerJ* , **4** : e2393.

Ginot, S. (2017). *Morpho-anatomie crânienne chez les rongeurs murinés: aspects fonctionnels, génétiques et écologiques* (Thèse de doctorat), 309 pp.

Goldberg, M. et Smith, A. J. (2004). Cells and extracellular matrices of dentin and pulp: a biological basis for repair and tissue engineering. *Critical Reviews in Oral Biology & Medicine*, **15** (1) : 13-27.

Gomes Rodrigues, H. et Šumbera, R. (2015). Dental peculiarities in the silvery mole-rat: an original model for studying the evolutionary and biological origins of continuous dental generation in mammals. *PeerJ*, **3** : e1233.

Gower, J. C. (1975). Generalized procrustes analysis. *Psychometrika*, **40** (1) : 33-51.

Grasse, P-P. et Gabe, M. (1967). Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie. Tome 16 : Mammifères, Fasc. 1, Téguments et squelette. *Masson,* 1162 pp.

Griffiths, J. F. (1972). Eastern Africa. *Climates of Africa. World survey of climatology*, **10** : 313-348.

Grimes, S. T., Collinson, M. E., Hooker, J. J. et Mattey, D. P. (2008). Is small beautiful? A review of the advantages and limitations of using small mammal teeth and the direct laser fluorination analysis technique in the isotope reconstruction of past continental climate change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **266** (1-2) : 39-50.

Guérin, C. (2008). The Miocene Rhinocerotidae (Mammalia) of the Northern Sperrgebiet, Namibia. *Memoirs of the Geological Survey of Namibia*, **20** : 331-341.

Hamilton W. J. et Heppner, F. H. (1967). Radiant solar energy and the function of black homeotherm pigmentation: an hypothesis. *Science,* **155** : 196-197.

Happold, M., Kingdon, J., Happold, D., Butynski, T., Hoffmann, M. et Kalina, J. (2013). Rodentia. *In Mammals of Africa*. *A&C Black,* **3** : 784 pp.

Harmon, E. H. (2007). The shape of the hominoid proximal femur: a geometric morphometric analysis. *Journal of anatomy* **210** (2) : 170-185.

Harrison, J. W. et Roda, R. S. (1995). Intermediate cementum: Development, structure, composition, and potential functions. *Oral Surgery, Oral Medicine, Oral Pathology, Oral Radiology, and Endodontology*, **79** (5) : 624-633.

Hastie, T., Tibshirani, R. et Buja, A. (1994). Flexible discriminant analysis by optimal scoring. *Journal of the American statistical association* **89** (428) : 1255-1270.

Hatch, M. D. et Slack, C. R. (1966). Photosynthesis by sugar-cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochemical Journal*, **101** (1) : 103-111.

Hayssen, V. (2008). Patterns of body and tail length and body mass in Sciuridae. *Journal of Mammalogy,* **89** (4) : 852-873.

Hedges, S. B., Marin, J., Suleski, M., Paymer, M. et Kumar, S. (2015). Tree of life reveals clock-like speciation and diversification. *Molecular biology and evolution*, **32** (4) : 835-845.

Heinrich, R. E. et Rose, K. D. (1997). Postcranial morphology and locomotor behaviour of two early Eocene miacoid carnivorans, Vulpavus and Didymictis. *Palaeontology,* **40** (2) : 279-305.

Heppner, F. (1970). The metabolic significance of differential absorption of radiant energy by black and white birds. *The Condor,* **72** (1) : 50-59.

Hildebrand, M. (1985). Digging in quadrupeds, *in* Hildebrand, M., Bramble, D. M., Liem, K. F. & Wake, D. B. (eds), *Functional Vertebrate Morphology. Cambridge: Harvard University Press,* 89–109.

Hillson, S. (2005). Teeth. *Cambridge*, *Cambridge university press,* 373 pp.

Hulme, M. (1990). The changing rainfall resources of Sudan. *Transactions of the Institute of British Geographers*, 21-34.

Iacumin, P., Bocherens, H., Mariotti, A. et Longinelli A. (1996). Oxygen isotope analyses of co-existing carbonate and phosphate in biogenic apatite: a way to monitor diagenetic alteration of bone phosphate? *Earth and Planetary Sciences Letters,* **142** : 1-6.

IAEA/WMO (current Year). Global Network of Isotopes in Precipitation. The GNIP Database. Accessible at: https://nucleus.iaea.org/wiser.

Jacobson, P. J., Jacobson, K. N. et Seely, M. K. (1995). Ephemeral rivers and their catchments: sustaining people and development in western Namibia. *Desert Research Foundation of Namibia*, 160 pp.

Janis, C. M. et Martín-Serra, A. (2020). Postcranial elements of small mammals as indicators of locomotion and habitat. *PeerJ*, **8** : e9634.

Jarvis, J. U. M. et Sale, J. B. (1971). Burrowing and burrow patterns of East African mole-rats *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. *Journal of Zoology, London,* **163** : 451-479.

Jeffrey, A., Denys, C., Stoetzel, E. et Lee-Thorp, J. A. (2015). Influences on the stable oxygen and carbon isotopes in gerbillid rodent teeth in semi-arid and arid environments: Implications for past climate and environmental reconstruction. *Earth and Planetary Science Letters*, **428** : 84-96.

Jenkins, F. A. (1974). Tree shrew locomotion and the origins of primate arborealism. *Primate locomotion,* 85-115.

Jones, S. J. et Boyde, A. (1984). Dentin and dentinogenesis. *Dentin and dentinogenesis*, 81-134.

Julliot, C., Cajani, S. et Gautier-Hion, A. (1998). Anomalures (Rodentia, Anomaluridae) in central Gabon: species composition, population densities and ecology. *Mammalia, De Gruyter*, **62** (1) : 9-21.

Kahle, W., Leonhardt, H. et Platzer, W. (1992). Anatomie. 1. Appareil locomoteur. *Flammarion Medecine-Sciences,* 434 pp.

Kaseke, K. F., Tian, C., Wang, L., Seely, M., Vogt, R., Wassenaar, T. et Mushi, R. (2018). Fog spatial distributions over the Central Namib Desert-an isotope approach. *Aerosol and Air Quality Research*, **18** : 49–61.

Kaseke, K. F., Wang, L., & Seely, M. K. (2017). Nonrainfall water origins and formation mechanisms. *Science Advances*, **3** (3) : e1603131.

Kingdon, J. (2015). The Kingdon field guide to African mammals. *Bloomsbury Publishing*, 640 pp.

Klein, R. G. (1980). Environmental and Ecological Implications of Large Mammals from Upper Pleistocene and Holocene Sites in Southern Africa. *Annals of the South African Museum* **81**: 223-283.

Koch, P.L., Tuross, N. et Fogel, M.L. (1997). The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite. *Journal of Archaeological Science*, **24** : 417–429.

Koenigswald, W. V. et Clemens, W. A. (1992). Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. *Scanning microscopy*, **6** (1) : 195-217.

Kohn, M.J. et Cerling, T.E. (2002). Stable isotope compositions of biological apatite. *In* Kohn M.J., Rakovan J., Hughes J.M. (eds.). *Phosphates. Geochemical, geobiological, and materiel importance*. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, *Mineralogical Society of America*, Washington D.C., **48** : 455-488.

Kohn, M. J., Schoeninger, M. J. et Valley, J. W. (1996). Herbivore tooth oxygen isotope compositions: effects of diet and physiology. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **60** (20) : 3889-3896.

Köppen, W. P. et Wegener, A. (1924). Die klimate der geologischen vorzeit. *Gebrüder Borntraeger*.

Kroopnick, P. et Craig, H. (1972). Atmospheric oxygen: isotopic composition and solubility fractionation. *Science*, **175** (4017) : 54-55.

Kumar, S., Stecher, G., Suleski, M. et Hedges, S. B. (2017). TimeTree: a resource for timelines, timetrees, and divergence times. *Molecular biology and evolution* **34** (7) : 1812-1819.

Lagaria, A. (2004). Morphological adaptations of the forelimb of sousliks, *Spermophilus citellus* (Rodentia, Mammalia) to scratchdigging. *B.S. thesis*, *University of Thessaloniki*, *Thessaloniki*, *Greece* (in Greek).

Lagaria, A. et Youlatos, D. (2006). Anatomical correlates to scratch digging in the forelimb of European Ground Squirrels (*Spermophilus citellus). Journal of Mammalogy*, **87** (3) : 563–570.

Lavocat, R. (1973). Les rongeurs du Miocène d'Afrique Orientale : 1. Miocène inférieur. *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier*, **1** : 1-284.

Lécuyer, C., Grandjean, P. et Emig C.C. (1996). Determination of oxygen isotope fractionation between water and phosphate from living lingulids: potential application to palaeoenvironmental studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* **126** : 101-108.

Lecuyer, C., Grandjean, P. et Sheppard, S. M. (1999). Oxygen isotope exchange between dissolved phosphate and water at temperatures≤ 135 C: inorganic versus biological fractionations. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **63** (6) : 855-862.

Lee-Thorp, J. A., Sealy, J. C. et Van der Merwe, N. J. (1989). Stable carbon isotope ratio differences between bone collagen and bone apatite, and their relationship to diet. *Journal of archaeological science*, **16** (6) : 585-599.

LeGeros, R. Z. et Legeros, J. P. (1984). Phosphate minerals in human tissues. In *Phosphate minerals*. *Springer, Berlin, Heidelberg*, 351-385.

Longinelli, A. (1984). Oxygen isotopes in mammal bone phosphate: a new tool for paleohydrological and paleoclimatological research? *Geochimica et Cosmochimica Acta,* **48** : 385-390.

Lutjeharms, J. R. E. et Meeuwis, J. M. (1987). The extent and variability of South-East Atlantic upwelling. *South African Journal of Marine Science*, **5** (1) : 51-62.

Maas, M. C. et Dumont, E. R. (1999). Built to last: the structure, function, and evolution of primate dental enamel. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, **8** (4) : 133-152.

Madden, R. H. (2014). Hypsodonty in mammals. *Cambridge University Press*, 423 pp.

Maestri, R., Patterson, B. D., Fornel, R., Monteiro, L. R. et De Freitas, T. R. O. (2016). Diet, bite force and skull morphology in the generalist rodent morphotype. *Journal of Evolutionary Biology,* **29** (11) : 2191-2204.

Mäckel, R. (1974). Dambos a study in morphodynamic activity on plateau regions of Zambia. *Catena,* **1** : 327-365.

Marivaux, L., Ducrocq, S., Jaeger, J-J., Marandat, B., Sudre, J., Chaimanee, Y., Tun,S. T., Htoon, W. et Soe, A. N. (2005). New remains of *Pondaungimys anomaluropsis* (Rodentia, Anomaluroidea) from the latest middle Eocene Pondaung Formation of Central Myanmar. *Journal of Vertebrate Palaeontology,* **25** (1) : 214-227.

Marivaux, L., Vianey-Liaud, M. et Jaeger, J. J. (2004). High-level phylogeny of early Tertiary rodents: dental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society,* **142** (1) : 105-134.

McEvoy, J. S. (1982). Comparative myology of the pectoral and pelvic appendages of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) and the prehensile-tailed porcupine (*Coendou prehensilis*). *Bulletin of the American Museum of Natural History,* **173** (4) : 337-421.

McKinney, C. R., McCrea, J. M., Epstein, S., Allen, H. A. et Urey, H. C. (1950). Improvements in mass spectrometers for the measurement of small differences in isotope abundance ratios. *Review of Scientific Instruments*, **21** (8) : 724-730.

Mein, P. et Freudenthal, M. (1971). Les Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Néogène Moyen de Vieux-Collonges. Partie 2 : Cricetodontidae *incertae sedis*, Melissiodontinae, Platacanthomyinae, et Anomalomyinae. *Scripta Geologica,* **60** : 1-11.

Mein, P. et Pickford, M. (2003). Rodentia (other than Pedetidae) from the Orange River deposits, Namibia. *Memoirs of the Geological Survey of Namibia,* **19** : 147-160.

Mein, P. et Pickford, M. (2008). Early Miocene rodentia from the northern Sperrgebiet, Namibia. *Memoir of the Geological Survey of Namibia*, **20** : 235-290.

Mein, P. et Senut, B. (2003). The Pedetidae from the Miocene site of Arrisdrift (Namibia). *Memoir of the Geological Survey of Namibia,* **19** : 161-170.

Meloro, C., Elton, S., Louys, J., Bishop, L. C. et Ditchfield, P. (2013). Cats in the forest: predicting habitat adaptations from humerus morphometry in extant and fossil Felidae (Carnivora) MORPHOMETRIC HABITAT-ADAPTATION. *Paleobiology,* **39** (3) : 323-344.

Mones, A. (1982). An equivocal nomenclature: what means hypsodonty? *Paläontologische Zeitschrift,* **56** (1-2) : 107-111.

Morgan, C. C. (2009). Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): form, function and phylogeny. *Mammalian Biology,* **74** (6) : 497-506.

Moroshkin, K. V., Bubnov, V. A. et Bulatov, R. P. (1970). Water circulation in the eastern South Atlantic Ocean. *Oceanology,* **10** (1) : 27-34.

Motani, R. et Schmitz, L. (2011). Phylogenetic versus functional signals in the evolution of form–function relationships in terrestrial vision. *Evolution: International Journal of Organic Evolution,* **65** (8) : 2245-2257.

Muchlinski, A. E. et Shump, K. A. (1979). The sciurid tail: a possible thermoregulatory mechanism. *Journal of Mammalogy,* **60** (3) : 652-654.

Nelson, G. et Hutchings, L. (1983). The Benguela upwelling area. *Progress in Oceanography*, **12** (3) : 333-356.

Nevo, E. (1995). Mammalian evolution underground. The ecological-genetic-phenetic interfaces. *Acta Theriologica,* **3** : 9-31.

Nicholls, N. et Wong, K. K. (1990). Dependence of rainfall variability on mean rainfall, latitude, and the Southern Oscillation. *Journal of climate*, **3** (1) : 163-170.

Nicholson, S.E. (1996). A review of climate dynamics and climate variability in eastern Africa. In: Johnson T.C., Odada E.O. (eds.). *The Limnology, Climatology and Paleoclimatology of the East African Lakes. Gordon and Breach Publishers, Amsterdam*, 25-56.

Nicholson, S. E. (2016). An analysis of recent rainfall conditions in eastern Africa. *International Journal of Climatology*, **36** (1) : 526-532.

Nicholson, S. E. (2017). Climate and climatic variability of rainfall over eastern Africa. *Reviews of Geophysics*, **55** (3) : 590-635.

O'Higgins, P. et Milne, N. (2013). Applying geometric morphometrics to compare changes in size and shape arising from finite elements analyses. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy,* **24** (1) : 126-132.

O'Leary, M. H. (1981). Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, **20** (4) : 553-567.

Olivier, J. (1995). Spatial distribution of fog in the Namib. *Journal of Arid Environments*, **29** (2) : 129-138.

Osborn, J. W. (1965). The nature of the Hunter-Schreger bands in enamel. *Archives of oral Biology*, **10** (6) : 929-1030.

Osborn, J. W. et Ten Cate, A. R. (1983). Hard tissue genesis. *Advanced Dental Histology, Dental Practitioner Hand Book*, (6) : 75-88.

Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, **401** : 877- 884.

Panyutina, A. A., Chernova, O. F. et Soldatova, I. B. (2020). Morphological peculiarities in the integument of enigmatic anomalurid gliders (Anomaluridae, Rodentia). *Journal of Anatomy,* **237** : 404–426.

Parmenter, M. D., Nelson, J. P., Weigel, S. E., Gray, M. M., Payseur, B. A. et Vinyard, C. J. (2020). Masticatory apparatus performance and functional morphology in the extremely large mice from Gough Island. *The Anatomical Record,* **303** (1) : 167-179.

Parsons, F. G. (1896). Myology of rodents. Part II. An account of the myology of the myomorpha, together with a comparison of the muscles of the various suborders of rodents. *Proceedings of the Zoological Society of London,* 159-192.

Passey, B.H., Robinson, T.F., Ayliffe, L.K., Cerling, T.E., Sponheimer, M., Dearing, M.D., Roeder, B.L. et Ehleringer, J.R. (2005). Carbon isotope fractionation between diet, breath CO_2, and bioapatite in different mammals. *Journal of Archaeological Science,* **32** : 1459-1470.

Peneycad, E., Candy, I. et Schreve, D. C. (2019). Variability in the oxygen isotope compositions of modern rodent tooth carbonate: Implications for palaeoclimate reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **514** : 695-705.

Pfretzschner, H. U. (1988). Structural reinforcement and crack propagation in enamel. In *Teeth Revisited. Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology, Museum d'Histoire Naturelle, Paris 1986*, **53** : 133-143.

Pickford, M. (1981). Preliminary Miocene mammalian biostratigraphy for Western Kenya. *Journal of Human Evolution,* **10** : 73-97.

Pickford, M. (1983). On the origins of Hippopotamidae together with descriptions of two new species, a new genus and a new subfamily from the Miocene of Kenya. *Geobios,* **16** (2) : 193-217.

Pickford, M. (1995). Fossil land snails of East Africa and their palaeoecological significance. Journal of African Earth Sciences, **20** (3) : 167-226.

Pickford, M. (2000). Neogene and Quaternary vertebrate biochronology of the Sperrgebiet and Otavi Mountainland, Namibia. *Communications Geological Survey of Namibia*, **12** : 359-365.

Pickford, M. (2004). Palaeoenvironments of Early Miocene hominoid-bearing deposits at Napak, Uganda, based on terrestrial molluscs. *Annales de paléontologie*, **90** (1) : 1-12.

Pickford, M. (2008). Geology, stratigraphy and age of the Miocene fluvio-paludal and pedogenic deposits of the Northern Sperrgebiet, Namibia. *Memoir of the Geological Survey of Namibia,* **20** : 11-23.

Pickford, M. et Mein, P. (2006). Middle Miocene Mammals from Moroto II, Uganda. *Beiträge der Paläontologie*, **30** : 361-386.

Pickford, M., Musalizi, S., Senut, B., Gommery, D. et Musiime, E. (2010). Small Apes from the Early Miocene of Napak, Uganda. *Geo-Pal Uganda*, **3** : 1-111.

Pickford, M. et Senut, B. (1999). Geology and Palaeobiology of the Namib Desert, Southwestern Africa: Geology and History of Study. *Geological Survey Namibia,* **1** : 155 pp.

Pickford, M. et Senut, B. (2000). Geology and palaeobiology of the Namib Desert, southwestern Africa. *Geological Survey of Namibia,* **18** : 155 pp.

Pickford, M. et Senut, B. (2001). The geological and faunal context of Late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences « Sciences de la Terre et des planètes »,* **332** : 145-152.

Pickford, M. et Senut, B. (2003). Miocene Palaeobiology of the Orange River Valley, Namibia. *Memoir of the Geological Survey of Namibia,* **19** : 1-22.

Pickford, M., Senut, B., Gommery, D. et Musiime, E. (2009). Distinctiveness of Ugandapithecus from Proconsul. *Estudios geologicos*, **65** (2) : 183-241.

Pickford, M., Senut, B., Gommery, D., Musalizi, S. et Ssebuyungo, C. (2020). Descriptive catalogue of large ape dento-gnathic remains from the early and middle Miocene of Napak, Uganda: 2010-2020 collections. *Geo-Pal Uganda*, **17** : 64pp.

Pickford, M., Senut, B., Hadoto, D., Musisi, J. et Kariira, C. (1986). Nouvelles découvertes dans le Miocène inférieur de Napak, Ouganda Oriental. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, **302** (1) : 47-52.

Pickford, M., Senut, B., Musalizi, S. et Musiime, E. (2013). The osteology of *Nonanomalurus soniae*, a non-volant arboreal rodent (Mammalia) from the Early Miocene of Napak, Uganda. *Geo-Pal Uganda*, **7** : 1-33.

Pickford, M., Senut, B., Musalizi, S. et Musiime, E. (2014). Osteology of *Afrocricetodon songhori* Lavocat, 1973, from Napak, Early Miocene, Uganda: Keeping a low profile. *Geo-Pal Uganda*, **9** : 1-22.

Price, M. V. (1993). A functional–morphometric analysis of forelimbs in bipedal and quadrupedal heteromyid rodents. *Biological Journal of the Linnean Society,* **50** : 339–360.

R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing [Internet]. *Vienna, Austria.*

Roche, D. (2012). Apport de l'étude isotopique de l'émail dentaire des grands mammifères herbivores pour la reconstitution des environnements néogènes d'Afrique austral et orientale. *Thèse de doctorat*. *Paris 6*, 256 pp.

Roche, D., Ségalen, L., Senut, B. et Pickford, M. (2013). Stable isotope analyses of tooth enamel carbonate of large herbivores from the Tugen Hills deposits: Palaeoenvironmental context of the earliest Kenyan hominids. *Earth and Planetary Science Letters*, **381** : 39-51.

Rohlf, F. J. (2018). TpsDig, Digitize Landmarks and Outlines, Version 232. *Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution*, *State University of New York*.

Rohlf, F. J. et Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology,* **39** (1) : 40-59.

Ropelewski, C. F. et Halpert, M. S. (1987). Global and regional scale precipitation patterns associated with the El Niño/Southern Oscillation. *Monthly weather review*, **115** (8) : 1606-1626.

Rössner, G. E. et Heissig, K. (2013). New records of Dorcatherium guntianum (Tragulidae), stratigraphical framework, and diphyletic origin of Miocene European tragulids. *Swiss Journal of Geosciences*, **106** (2) : 335-347.

Royer, A., Lécuyer, C., Montuire, S., Amiot, R., Legendre, S., Cuenca-Bescos, G., Jeannet, M. et Martineau, F. (2013). What does the oxygen isotope composition of rodent teeth record? *Earth Planetary Science Letters*, **361** : 258-271.

Sage, R.F., Wedin D.A. et Li, M. (1999). The biogeography of C4 photosynthesis: patterns and controlling factors. *In* Sage R.F., Monson R.K. (eds.). *C_4 plant biology*. *Academic Press, San Diego*, 313-373.

Salton, J.A. et Sargis, E.J. (2008). Evolutionary morphology of the Tenrecoidea (Mammalia) forelimb skeleton. In: Sargis EF, Dagosto M, eds. *Mammalian Evolutionary Morphology: A Tribute to Frederick S. Szalay. New York: Springer*, 51–71.

Samuels, J. X. (2009). Cranial morphology and dietary habits of rodents. *Zoological Journal of the Linnean Society,* **156** (4) : 864-888.

Samuels, J. X. et Van Valkenburgh, B. (2008). Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology,* **269** (11) : 1387–1411.

Samuels, J. X. et Valkenburgh, B. V. (2009). Craniodental adaptations for digging in extinct burrowing beavers. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29** (1) : 254-268.

Samuels, J. X., Meachen, J. A. et Sakai, S. A. (2013). Postcranial morphology and the locomotor habits of living and extinct carnivorans. *Journal of Morphology,* **274** : 121–146.

Sargis, E. J. (2002). Functional morphology of the hindlimb of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications. *Journal of Morphology,* **254** (2) : 149-185.

Schilke, R., Lisson, J. A., Bauß, O. et Geurtsen, W. (2000). Comparison of the number and diameter of dentinal tubules in human and bovine dentine by scanning electron microscopic investigation. *Archives of oral biology*, **45** (5) : 355-361.

Schmidt, W. J. et Keil, A. (1971). Polarizing microscopy of dental tissues. *Pergamon press*, 584 pp.

Segalen, L. (2003). Evolution environnementale du Désert du Namib depuis le Miocène: apports de la sédimentologie et des rapports isotopiques (13C, 18O) mesurés sur des coquilles d'oeufs de ratites. (Thèse de doctorat, Paris 6), 275 pp.

Ségalen, L., Renard, M., Lee-Thorp, J. A., Emmanuel, L., Le Callonnec, L., De Rafélis, M. et Melice, J. L. (2006). Neogene climate change and emergence of C4 grasses in the Namib, southwestern Africa, as reflected in ratite 13C and 18O. *Earth and Planetary Science Letters*, **244** (3-4) : 725-734.

Ségalen, L., Renard, M., Pickford, M., Senut, B., Cojan, I., Le Callonnec, L. et Rognon, P. (2002). Environmental and climatic evolution of the Namib Desert since the Middle Miocene: the contribution of carbon isotope ratios in ratite eggshells. *Comptes Rendus Geoscience,* **334** (12) : 917-924.

Ségalen, L., Rognon, P., Pickford, M., Senut, B., Emmanuel, L., Renard, M. et Ward, J. (2004). Reconstitution des morphologies dunaires et du régime des paléovents dans le Proto-Namib au cours du Miocène. *Bulletin de la Société Géologique de France,* **175** : 537-546.

Selby, M. J. (1977). Paleowind directions in the Central Namib Desert, as indicated by ventifacts. *Madoqua*, **10** (3) : 195-198.

Senut, B. (1997). Postcranial morphology and springing adaptations in Pedetidae from Arrisdrift, middle Miocene (Namibia). *Palaeontologica africana,* **34** : 101-109.

Senut, B. (2015). Morphology and environment in some fossil Hominoids and Pedetids (Mammalia). Journal of Anatomy, **228** (4) : 700-715.

Senut, B. (2016). Morphology and environment in some fossil Hominoids and Pedetids (Mammalia). *Journal of Anatomy*, **228** (4) : 700-715.

Senut, B. (2017). Paléontologie d'Afrique Sub-Saharienne. *MAEDI. Unpublished report*, 47 pp.

Senut, B., Pickford, M. et Ségalen, L. (2009). Neogene desertification of Africa. *Comptes Rendus Geoscience*, **341** (8-9) : 591-602.

Senut, B., Pickford, M., Segalen, L. et Roche, D. (2010). Paléoenvironnements néogènes et évolution des hominoïdes. Barbault R. et Foucault A. *Changement climatique et biodiversité*, 125-144.

Sharp, Z. (2017). Principles of stable isotope geochemistry. 385 pp.

Shepherd, C. R. et Shepherd, L. A. (2012). A naturalist's Guide to the Mammals of Thailand and Southeast Asia. *Asia book, Bangkok,* 177 pp.

Shimmer, H.W. (1903). Adaptations to aquatic, arboreal, fossorial and cursorial habits in mammals. III. Fossorial adaptations. *The American Naturalist,* **444** : 819-825.

Sponheimer, M. (1999). Isotopic ecology of the Makapansgat Limeworks fauna. *University Microfilms International, Ann Arbor*.

Ssentongo, P., Muwanguzi, A. J., Eden, U., Sauer, T., Bwanga, G., Kateregga, G. et Schiff, S. J. (2018). Changes in Ugandan climate rainfall at the village and forest level. *Scientific reports*, **8** (1) : 1-10.

Stromer, E. (1922). Erste Mitteilung uber tertiare Wirbeltierreste aus Deutsch-Sudwest Afrika. *Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Physikalische Klasse*, 331-340.

Stromer, E. (1923). Bemerkungen über die ersten Landwirbeltier-Reste aus dem Tertiär Deutsch-Südwestafrikas. *Paläontologisches Zeitschrift,* **5** : 226-228.

Stromer, E., (1926). Reste Land-und Süsswasser-bewohnender Wirbeltiere aus den Diamantfeldern Deutsch-Südwestafrikas. *In Kaiser, E. (ed.). Die Diamantenwuste Südwest-Afrikas*, **2** : 107-153.

Stuart, C. et Stuart, M. (2015). Stuarts' Field Guide to Mammals of Southern Africa: including Angola, Zambia & Malawi*. Random House Struik*, 456 pp.

Suga, S. (1989). Enamel hypomineralization viewed from the pattern of progressive mineralization of human and monkey developing enamel. *Advances in Dental Research,* **3** : 188-198.

Szalay, FS. et Sargis, EJ. (2001). Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials of Palaeocene of Itaboraí (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas,* **23** : 139–302.

Taylor, ME. (1974). The functional anatomy of the forelimb of some African Viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology,* **143** (3) : 307-336.

Tidwell, W. D. et Nambudiri, E. M. V. (1989). Tomlisonia thomassonii, *gen*. et *sp. nov*., a permineralized grass from the upper Miocene Ricardo Formation, California. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **60** (1-2) : 165-177.

Tipple, B.J., Meyers, S.R. et Pagani, M. (2010). Carbon isotope ratio of Cenozoic CO_2: a comparative evaluation of available geochemical proxies. *Paleoceanography,* **25** : 11pp.

Tipple, B.J. et Pagani, M. (2007). The early origins of terrestrial C4 photosynthesis. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **35** : 435-461.

Tucker, C. J., Vanpraet, C. L., Sharman, M. J. et Van Ittersum, G. (1985). Satellite remote sensing of total herbaceous biomass production in the Senegalese Sahel: 1980-1984. *Remote Sensing of Environment*, **17** : 233-249.

Tulli, M. J., Carrizo, L. V., et Samuels, J. X. (2016). Morphological variation of the forelimb and claw in Neotropical sigmodontine rodents (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalian Evolution*, **23** (1) : 81-91.

Tyson, P. D. (1986). Climatic change and variability in southern Africa. *Oxford University Press, USA.*

Ungar, P. S. (2010). Mammal teeth: origin, evolution, and diversity*. The Johns Hopkins University Press,* 320 pp.

Ungar, P.S., Scott, J.R., Curran, S.C., Dunsworth, H.M., Harcourt-Smith, W.E.H., Lehmann, T., Manthi, F.K. et McNulty, K.P. (2012). Early Neogene environments in East Africa: Evidence from dental microwear of tragulids. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **342** : 84-96.

Van Dam, J. A. (1997). The small mammals from the Upper Miocene of the Teruel-Alfambra region (Spain): paleobiology and paleoclimatic reconstructions, *Utrecht University*, **156** : 1-204.

Van der Merwe, M. (2000). Tooth succession in the greater cane rat Thryonomys swinderianus (Temminck, 1827). *Journal of Zoology*, **251** (4) : 541-545.

Van der Merwe, N.J. et Medina, E. (1991). The canopy effect, carbon isotope ratios and foodwebs in Amazonia. *Journal of Archaeological Science,* **18** : 249-259.

Van Heteren, A. H., MacLarnon, A., Soligo, C. et Rae, T. C. (2016). Functional morphology of the cave bear (Ursus spelaeus) mandible: a 3D geometric morphometric analysis. *Organisms Diversity & Evolution,* **16** (1) : 299-314.

Vianey-Liaud, M., Hautier, L. et Marivaux, L. (2015). Morphological disparity of the postcranial skeleton in rodents and its implications for paleobiological inferences: the case of the extinct Theridomyidae

(Rodentia, Mammalia). In *Evolution of the rodents: advances in phylogeny, functionalmorphology and development* (eds PG Cox, L Hautier), *Cambridge, UK: Cambridge University Press*, 539–588.

Viljoen, S. (1978). Notes on the western striped squirrel Funisciurus congicus (Kuhl 1820). *Madoqua*, **II** (2) : 119-128.

Vinyard, C. J., Williams, S. H., Wall, C. E., Doherty, A. H., Crompton, A. W. et Hylander, W. L. (2011). A preliminary analysis of correlations between chewing motor patterns and mandibular morphology across mammals. *Integrative and comparative biology,* **51** (2) : 260-270.

Walter, H. (1971). Ecology of tropical and subtropical vegetation. *In Burnell J. H. (ed), Van Nostrand Reinhold, New York*, 539 pp.

Waters, N. E. (1980). Some mechanical and physical properties of teeth. *The mechanical properties of biological materials,* 99-134.

Whitaker, A. (1984). Dust transport by Bergwinds of the coast of South West Africa. *Unpubl. B.Sc. (Hons.) Thesis, University of Cape Town*, 31 pp.

White, F. (1986). La végétation de l'Afrique: mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique. *Unesco/AETFAT/UNSO*, **20** : 384 pp.

Wilson, D. E. et Reeder, D. M. (Eds.) (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, JHU Press*, **1** : 2142 pp.

Winkler, A. J. (1997). Systematics, paleobiogeography, and p366alaeoenvironmental significance of rodents from the Ibole Member, Manonga Valley, Tanzania. In *Neogene paleontology of the Manonga valley, Tanzania. Springer, Boston,* 311-332.

Winkler, A. J. (2002). Neogene paleobiogeography and East African paleoenvironments: contributions from the Tugen Hills rodents and lagomorphs. *Journal of Human Evolution*, **42** (1-2) : 237-256.

Wood, A.E. (1968). Early Cenozoic Mammalian Faunas, Fayum Province, Egypt. Part II. The African Oligocene Rodentia. *Peabody Museum National History*, **28** : 23-105.

Wood, A. E. et Wilson, R. W. (1936). A suggested nomenclature for the cusps of the cheek teeth of rodents. *Journal of Paleontology*, 388-391.

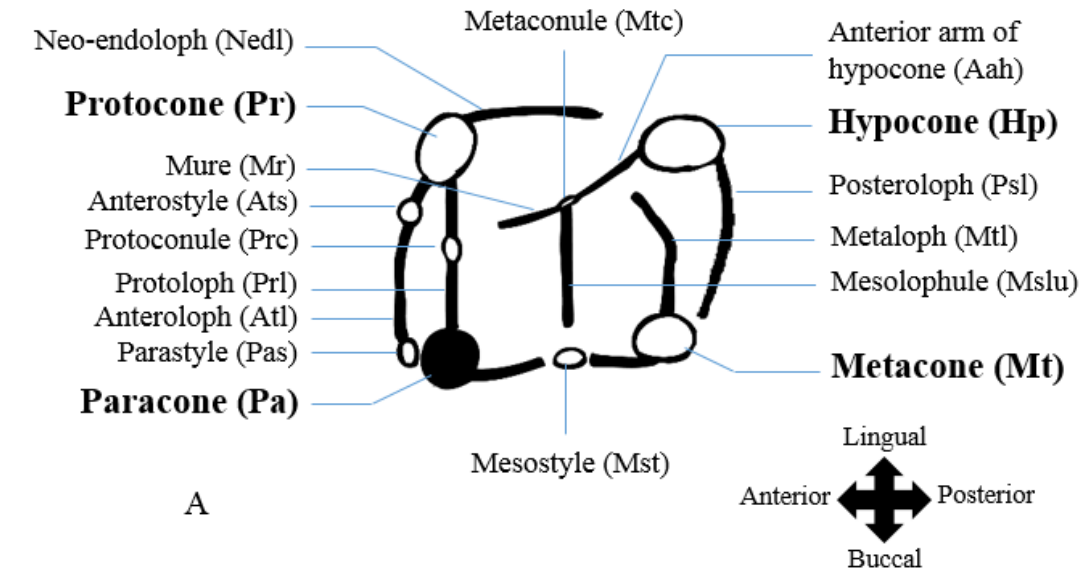
Yalden, D. W. (1966). The anatomy of mole locomotion. *Journal of Zoology,* **149** (1) : 55-64. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1966.tb02983.x

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. et Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, **292** : 686-693.

Zihlman, A., Bolter, D. et Boesch, C. (2004). Wild chimpanzee dentition and its implications for assessing life history in immature hominin fossils. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101** (29) : 10541-10543.

Annexe 1 : Nomenclatures dentaires

Nomenclature des structures dentaires modifiée d'après Marivaux *et al.*, 2005 (Bento Da Costa *et al.*, 2019)



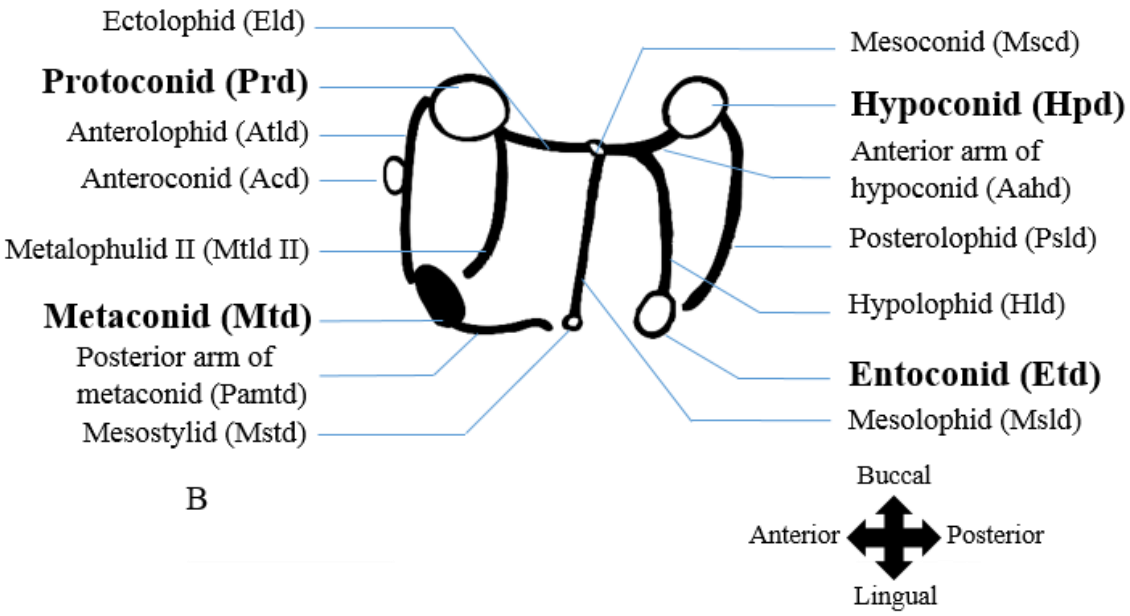
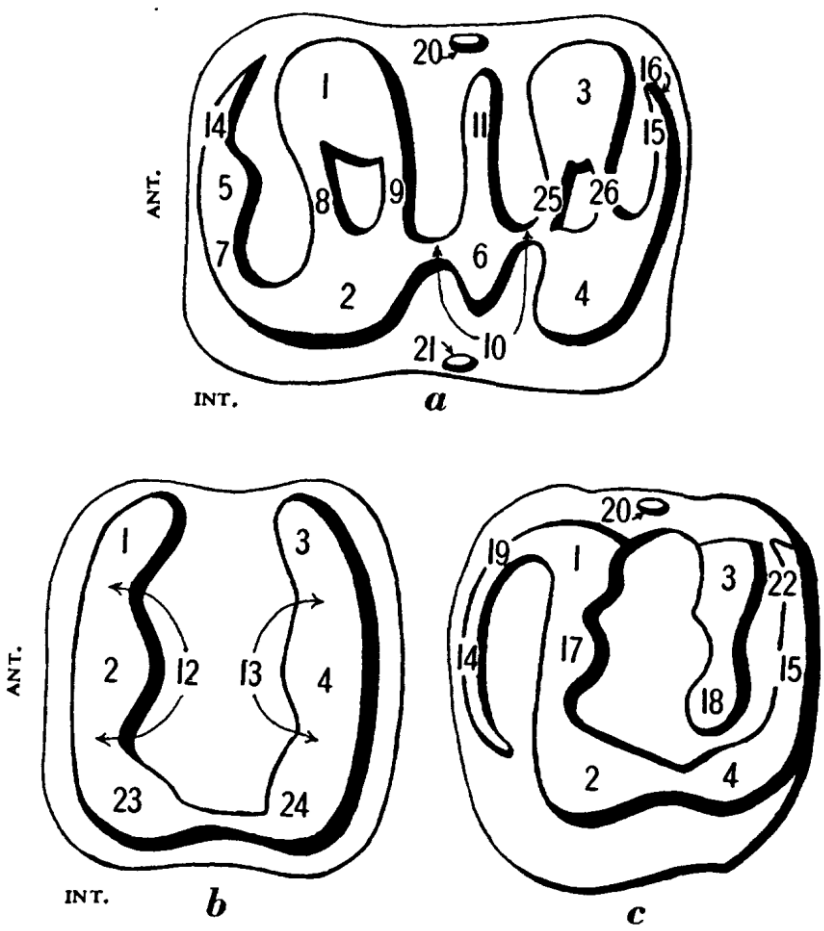
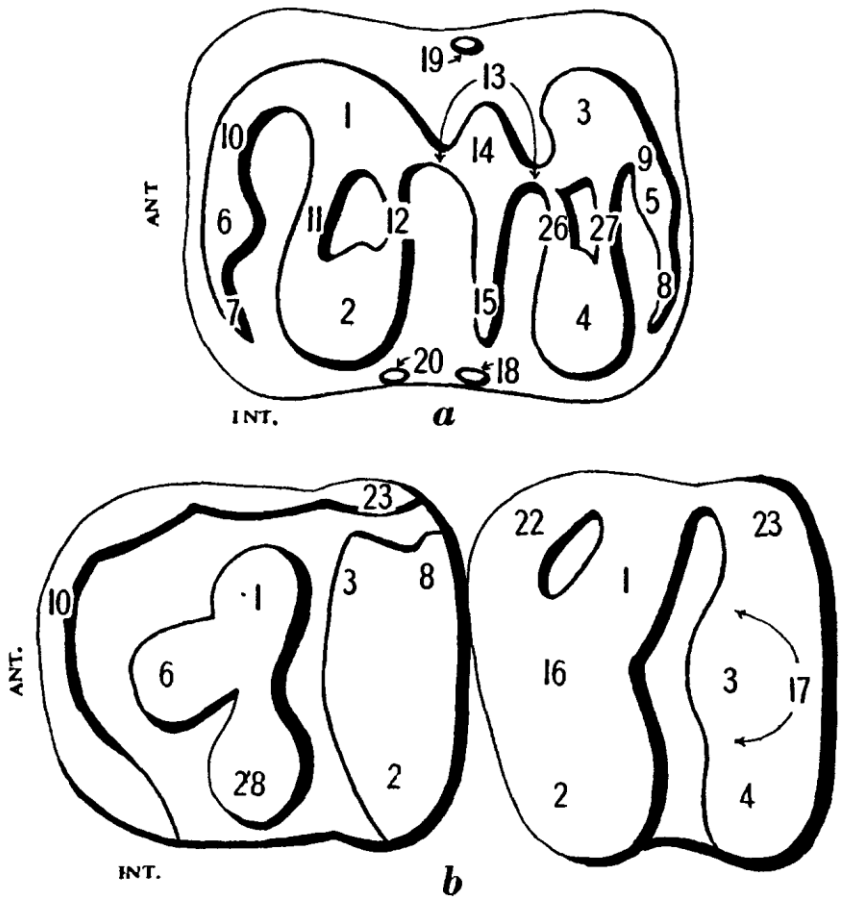


Diagramme des dents jugales supérieures gauches chez les rongeurs. a – Cricetidae, b- Heteromyidae, c – Sciuravidae. Ant = Anterieur, Int = Lingual (Wood et Wilson, 1936).



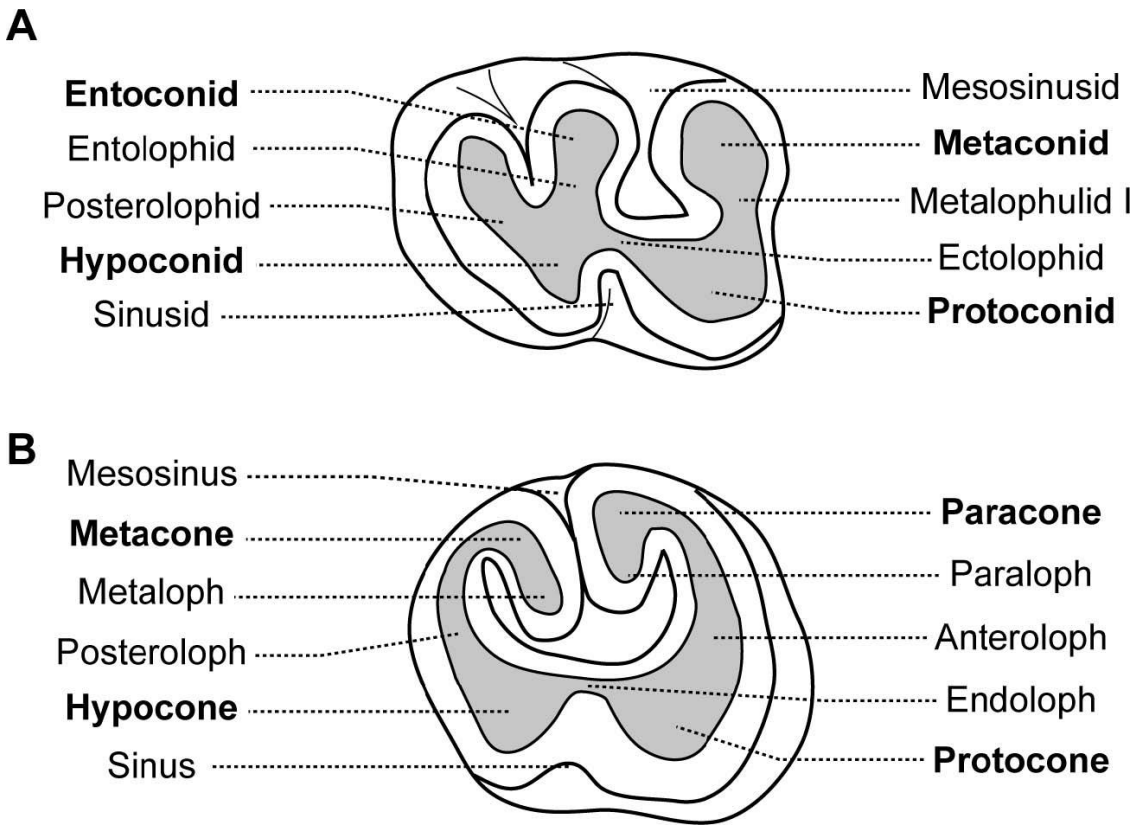
1. Paracône
2. Protocône
3. Métacône
4. Hypocône
5. Antérocône
6. Mésocône
7. Antérolophe
8. Protolophule I
9. Protolophule II
10. Mure
11. Mésolophe
12. Protolophe
13. Métalophe
14. Cingulum antérieur
15. Cingulum postérieur
16. Postérolophe
17. Protoconule
18. Métaconule
19. Parastyle
20. Mésostyle
21. Entérostyle
22. Métastyle
23. Protostyle
24. Entostyle
25. Métalophule I
26. Métalophule II

Diagramme des dents jugales inférieures droites chez les rongeurs. a – Cricetidae, b- Heteromyidae. Ant = Anterieur, Int = Lingual (Wood et Wilson, 1936).



1. Protoconide
2. Métaconide
3. Hypoconide
4. Entoconide
5. Hypoconulide
6. Antéroconide
7. Cingulum antérieur
8. Cingulum postérieur
9. Postérolophide
10. Antérolophide
11. Métalophulide I
12. Métalophulide II
13. Ectolophide
14. Mésoconide
15. Mésolophide
16. Métalophide
17. Hypolophide
18. Mésostylide
19. Ectostylide
20. Métastylide
22. Protostylide
23. Hypostylide
26. Hypolophulide I
27. Hypolophulide II
28. Cuspides d'homologie incertaine

Nomenclature des dents jugales des Bathyergidae. A – Dent jugale inférieure droite, B – Dent jugale supérieure droite. (Gomes Rodrigues et Sumbera, 2015 modifiée d'après Mein et Pickford 2008).



Annexe 2 : Liste des spécimens actuels et fossiles utilisés (Systématique et analyses morphométriques)

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France)

RMCA : Royal Museum of Central Africa (Tervuren, Belgique)

Numéro de spécimen	Espèce	Collection
73 018 M 0137	*Anomalurus derbianus*	RMCA
RG 1931	*Anomalurus jacksoni*	RMCA
RG 12720	*Anomalurus jacksoni*	RMCA
RG 22253	*Anomalurus derbianus*	RMCA
RG 12672	*Anomalurus jacksoni*	RMCA
RG 28797	*Anomalurus sp.*	RMCA
RG 14926	*Thryonomys swinderianus*	RMCA
RG 1926	*Thryonomys swinderianus*	RMCA
RG 1928	*Thryonomys swinderianus*	RMCA
RG 1927	*Thryonomys swinderianus*	RMCA
RG 37043	*Thryonomys swinderianus*	RMCA
82 011 M 0522	*Idiurus macrotis*	RMCA
82 038 M 0001	*Tachyoryctes splendens*	RMCA
82 038 M 0002	*Tachyoryctes splendens*	RMCA
RG 16569	*Cryptomys mellandi*	RMCA
RG 6428	*Anomalurus beecrofti*	RMCA
RG 34205	*Anomalurus beecrofti*	RMCA
RG 34909	*Anomalurus beecrofti*	RMCA
90 042 M 209	*Anomalurus beecrofti*	RMCA
RG 21930	*Anomalurus beecrofti*	RMCA
RG 12439	*Anomalurus beecrofti*	RMCA
RG 22349	*Anomalurus beecrofti*	RMCA
RG 12434	*Anomalurus jacksoni*	RMCA
RG 3785	*Anomalurus jacksoni*	RMCA
RG 8786	*Anomalurus jacksoni*	RMCA
RG 8788	*Anomalurus jacksoni*	RMCA
RG 8789	*Anomalurus jacksoni*	RMCA
RG 3223	*Anomalurus jacksoni*	RMCA
RG 8792	*Anomalurus jacksoni*	RMCA
RG 9938	*Anomalurus neavei*	RMCA
RG 13312	*Anomalurus neavei*	RMCA
RG 19321	*Anomalurus neavei*	RMCA
RG 19322	*Anomalurus neavei*	RMCA
RG 27897	*Anomalurus neavei*	RMCA
RG 6421	*Anomalurus beldeni*	RMCA
RG 16069	*Anomalurus beldeni*	RMCA

820 11 M 719	*Anomalurus derbianus*	RMCA
90 042 M 212	*Anomalurus derbianus*	RMCA
RG 18621	*Anomalurus pusillus*	RMCA
RG 4368	*Anomalurus pusillus*	RMCA
82 011 M 1213	*Thryonomys gregorianus*	RMCA
820 11 M 816	*Thryonomys gregorianus*	RMCA
RG 31469	*Thryonomys gregorianus*	RMCA
RG 13465	*Cryptomys mellandi*	RMCA
RG 13464	*Cryptomys mellandi*	RMCA
96 037 M 5373	*Cryptomys hottentotus*	RMCA
96 037 M 5374	*Cryptomys hottentotus*	RMCA
RG 11108	*Cryptomys amatus*	RMCA
RG 11124	*Cryptomys amatus*	RMCA
96 037 M 5694	*Heliophobius argenteocinereus*	RMCA
96 037 M 5600	*Heliophobius argenteocinereus*	RMCA
RG 13487	*Heliophobius robustus*	RMCA
RG 10799	*Heliophobius mottoulei*	RMCA
97 021 M 1313	*Funisciurus congicus*	RMCA
97 021 M 1314	*Funisciurus congicus*	RMCA
RG 26547	*Funisciurus congicus*	RMCA
73 011 M 0350	*Funisciurus substriatus*	RMCA
73 009 M 0180	*Funisciurus substriatus*	RMCA
73 011 M 0348	*Funisciurus substriatus*	RMCA
92 149 M 0017	*Cricetomys gambianus*	RMCA
92 149 M 0018	*Cricetomys gambianus*	RMCA
92 149 M 0028	*Cricetomys gambianus*	RMCA
820 11 M 12	*Cricetomys emini*	RMCA
820 11 M 9	*Cricetomys emini*	RMCA
820 11 M 3	*Cricetomys emini*	RMCA
CG 1985 220	*Idiurus macrotis*	MNHN
CG 1999 463	*Idiurus macrotis*	MNHN
CG 1908 61	*Idiurus macrotis*	MNHN
MNHN 1946 57	*Cricetomys gambianus*	MNHN
CG 1956 578	*Cricetomys emini*	MNHN
CG 2001 1611	*Cricetomys emini*	MNHN
CG 1994 971	*Cricetomys gambianus*	MNHN
CG 1994 972	*Cricetomys gambianus*	MNHN
CG 1994 970	*Cricetomys gambianus*	MNHN
CG 2000 643	*Beamys hindei*	MNHN
CG 1965 113	*Protoxerus stangeri*	MNHN
CG 1965 112	*Protoxerus stangeri*	MNHN
CG 1965 119	*Protoxerus stangeri*	MNHN
CG 1965 118	*Protoxerus stangeri*	MNHN
CG 1959 223	*Ratufa affinis*	MNHN
CG 1960 3677	*Ratufa indica*	MNHN
CG 1982 843	*Petaurista petaurista*	MNHN

CG 1981 208	*Petaurista petaurista*	MNHN
CG 1988 166	*Petaurista petaurista*	MNHN
CG 1960 3676	*Petaurista philippensis*	MNHN
CG 1958 723	*Petaurista philippensis*	MNHN
CG 1981 207	*Petaurista elegans*	MNHN
TM 45 578	*Cryptomys damarensis*	Ditsong Museum
TM 38 340	*Cryptomys damarensis*	Ditsong Museum
TM 45 473	*Cryptomys damarensis*	Ditsong Museum
AZ 833	*Cryptomys hottentotus*	Ditsong Museum
AZ 834	*Cryptomys hottentotus*	Ditsong Museum
TM 39 332	*Bathyergus janetta*	Ditsong Museum
TM 39 306	*Bathyergus janetta*	Ditsong Museum
TM 39 404	*Bathyergus suillus*	Ditsong Museum
TM 40 578	*Bathyergus suillus*	Ditsong Museum
TM 39 393	*Bathyergus suillus*	Ditsong Museum
TM 39 392	*Bathyergus suillus*	Ditsong Museum
CG 1981 1229	*Galago senegalensis*	MNHN
CG 1961 1016	*Galago senegalensis*	MNHN
CG 1964 1613	*Galago senegalensis*	MNHN
CG 2002 81	*Galago senegalensis*	MNHN
CG 1971 18	*Galago senegalensis*	MNHN
JAC 1952 238	*Otolemur crassicaudatus*	MNHN
JAC 1952 236	*Otolemur crassicaudatus*	MNHN
CG 1998 2085	*Galago alleni*	MNHN
CG 1998 2084	*Galago alleni*	MNHN
CG 2000 466	*Galago alleni*	MNHN
CG 2005 253	*Nycticebus pygmaeus*	MNHN
CG 1990 428	*Nycticebus pygmaeus*	MNHN
JAC 1888 840	*Nycticebus bengalensis*	MNHN
JAC 1888 470	*Nycticebus bengalensis*	MNHN
JAC 1903 297	*Cheirogaleus milii*	MNHN
JAC 1884 2442	*Cheirogaleus milii*	MNHN
JAC 1953 33	*Leontopithecus rosalia*	MNHN
JAC 1962 1	*Leontopithecus rosalia*	MNHN
A 13374	*Leontopithecus rosalia*	MNHN
CG 1998 229	*Saguinus midas*	MNHN
CG 2000 644	*Saguinus midas*	MNHN
CG 1998 231	*Saguinus midas*	MNHN
NAP I 137’02	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP I 143’02	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 64	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 65	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 1965	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 4’03	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 88’05	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum

NAP IV 3’06	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 8’06	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 13’06	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 26’07	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 46’07	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 125’08	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 126’08	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 195’08	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 37’09	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 39’09	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 91’09	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 105’09	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 220’09	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 28’11	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 29’11	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 181’11	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 12’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 45’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 60’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 62’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 181’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 37’13	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 56’13	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 70’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 64’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 136’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 14’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 18’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 144’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 119’16	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 136’16	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 4’17	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 128’17	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 16’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 102’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 161’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP IV 171’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 51’04	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 96’04	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 85’06	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 46’07	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 50’10	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 58’10	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 72’10	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 76’10	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 142’10	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum

NAP V 143’10	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 170’10	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 19’11	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 34’11	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 160’11	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 214’11	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 42’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 73’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 156’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 157’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 158’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 160’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 191’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 194’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 216’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 217’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 235’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 31’13	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 32’13	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 33’13	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 98’13	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 115’13	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 138’13	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 131’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 132’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 6’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 57’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 95’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 103’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 115’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 185'15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 122’16	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 23’17	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 41’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 60’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 73’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP V 19’19	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XII 23’10	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XII 24’10	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XII 20’13	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XII 21’13	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XII 22’13	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XII 7’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XII 11’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XII 29’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XII 30’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum

NAP XII 15’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XIII 20’07	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XIII 24’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XIII 26’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XIII 27’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XIII 28’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XIII 39’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XIII 23’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XIII 24’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XIII 26’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XIII 63’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XIII 20’17	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XIII 45’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 45’07	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 157’07	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 67’08	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 49’08	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 143’08	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 198’08	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 268’08	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 269’08	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 299’08	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 313’08	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 10’09	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 14’09	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 85’11	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 158’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 93’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 159’12	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 46’13	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 49’13	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 36’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 37’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 33’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 52’16	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 24’17	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 25’17	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 30’17	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XV 25’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXVI 19’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXVI 18’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 199’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 236’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 237’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 18’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 15’16	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum

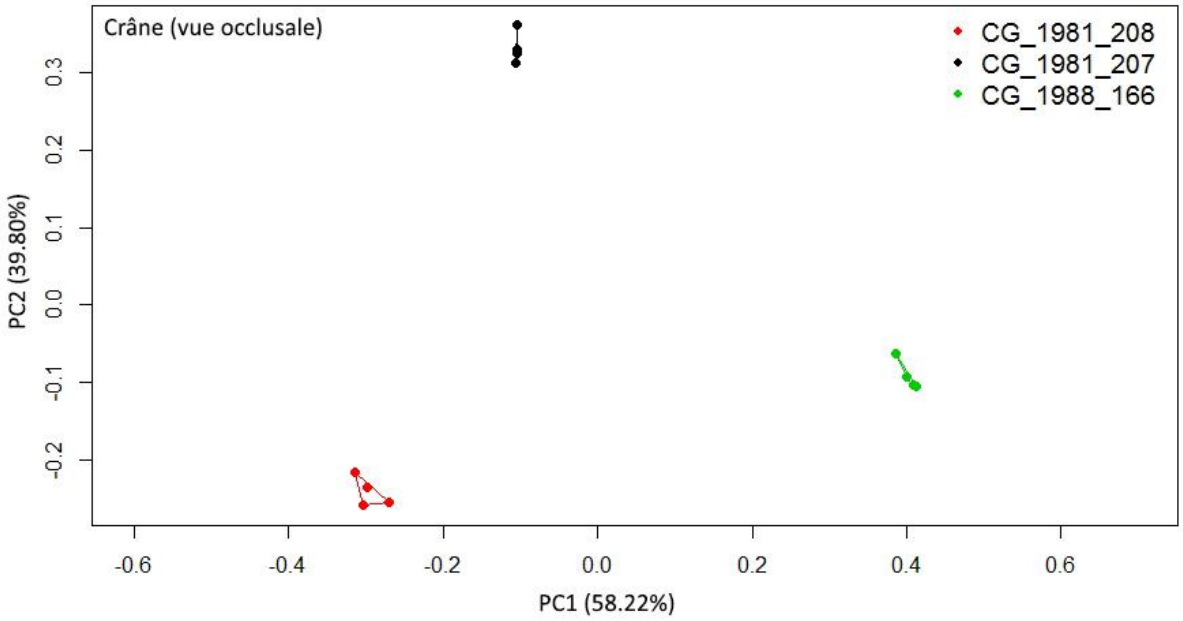
NAP XXX 21’16	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 22’16	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 39’16	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 46’16	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 1’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 22’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 24’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 25’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 50’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXX 51’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXXI 23’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXXI 34’14	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXXI 31’15	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXXI 52’16	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXXI 60’16	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXXI 10’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXXI 21’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXXII 44’16	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP XXXII 19’18	*Diamantomys luederitzi*	Uganda Museum
NAP I 308	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP I 42’99	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP IV 50’06	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP IV 58’08	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP IV 76’09	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP IV 78’10	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP IV 185’11	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP IV 5’12	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP IV 165’12	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP IV 185’12	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP IV_{lower} 210’12	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP IV 25’18	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP IV 95’18	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP V 65S	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP V 24’02	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP V 51’03	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP V 9’04	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP V 36’06	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP V 191’08	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP V 25’10	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP V 246’11	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP V 146’13	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP V 7’15	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP V 98’15	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP V 49’16	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP V 83’16	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP IX AUG 62	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum

NAP XV 113’07	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 171’07	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 172’07	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 165’08	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 53’09	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 97’09	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 142’09	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 155’09	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 43’10	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 64’12	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 152’12	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 33’14	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 57’14	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 16’15	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 25’16	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XV 73’16	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP XXX 196’14	*Paranomalurus bishopi*	Uganda Museum
NAP IV 64 428	*Paranomalurus walkeri*	Uganda Museum
NAP IV 108’13	*Paranomalurus walkeri*	Uganda Museum
NAP IV 68’14	*Paranomalurus walkeri*	Uganda Museum
NAP V 145’13	*Paranomalurus walkeri*	Uganda Museum
NAP V 172’15	*Paranomalurus walkeri*	Uganda Museum
NAP XV 375’08	*Paranomalurus walkeri*	Uganda Museum
NAP XV 99’09	*Paranomalurus walkeri*	Uganda Museum
NAP XV 146’09	*Paranomalurus walkeri*	Uganda Museum
NAP XV 6’12	*Paranomalurus walkeri*	Uganda Museum
NAP XV 36’18	*Paranomalurus walkeri*	Uganda Museum
NAP XXXI 56’16	*Paranomalurus walkeri*	Uganda Museum
NAP I 58 308	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP I 135’99	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP IV 52’07	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP IV 60’09	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP IV 14’18	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP V 20’98	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP V 6’01	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP V 8’04	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP V 49’10	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP V 140’11	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP V 245’11	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP V 83’12	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP V 155’14	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP XIII 8’14	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP XV 170’07	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP XV 201’08	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP XV 36’11	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP XV 59’16	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum

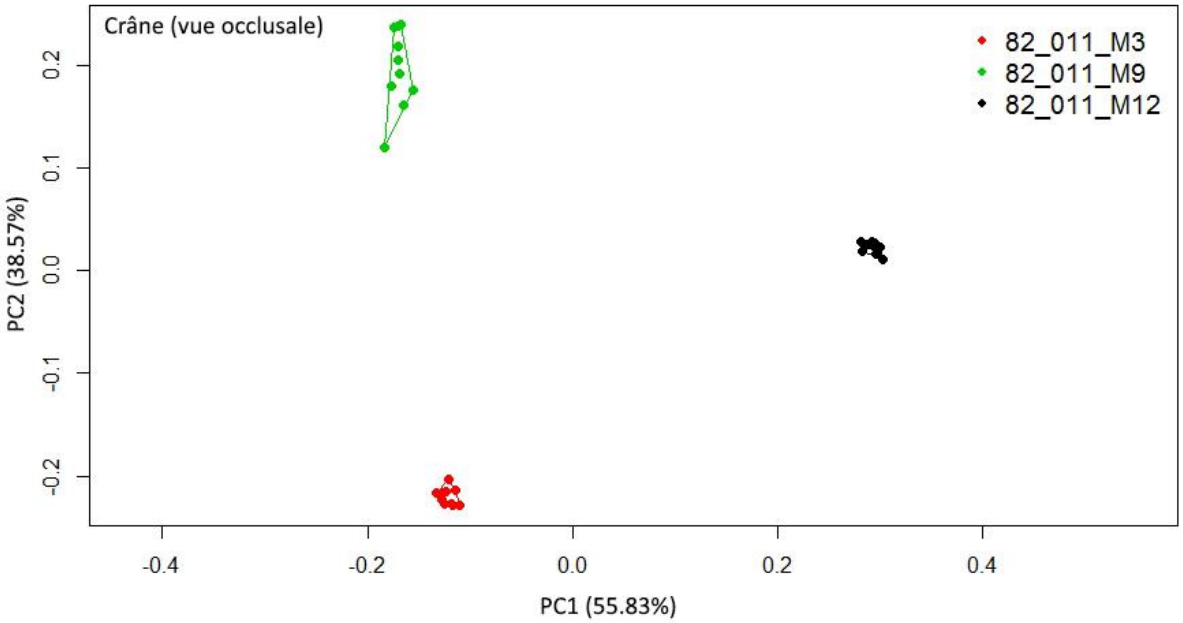
NAP XXX 23’15	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP XXXI 50’14	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP XXXI 58’18	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP XXXII 6’16	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP XXXII 25’16	*Nonanomalurus soniae*	Uganda Museum
NAP IV 121’09	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
NAP IV 124’17	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
NAP IV 127’17	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
NAP V 61 372	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
NAP V 4’07	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
NAP V 99’10	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
NAP V 68’11	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
NAP V 94’14	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
NAP IX 17’98	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
NAP IX 20’99	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
NAP XIII 7’14	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
NAP XV 143’12	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
NAP XXX 12’18	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
NAP XXXII 20’18	*Renefossor songhorensis*	Uganda Museum
LT 449’96	*Bathyergoides neotertiarius*	Geological survey of Namibia
LT 200’98	*Bathyergoides neotertiarius*	Geological survey of Namibia
LT 38’04	*Bathyergoides neotertiarius*	Geological survey of Namibia
LT 42’07	*Bathyergoides neotertiarius*	Geological survey of Namibia
LT 58’08	*Bathyergoides neotertiarius*	Geological survey of Namibia
LT 60’16	*Bathyergoides neotertiarius*	Geological survey of Namibia
LT 50’19	*Bathyergoides neotertiarius*	Geological survey of Namibia
GT 34’03	*Bathyergoides neotertiarius*	Geological survey of Namibia
GT 50’06	*Bathyergoides neotertiarius*	Geological survey of Namibia
GT 28’17	*Bathyergoides neotertiarius*	Geological survey of Namibia
GT 22’13	*Diamantomys luederitzi*	Geological survey of Namibia
GT 15’17	*Diamantomys luederitzi*	Geological survey of Namibia
GT 50’17	*Diamantomys luederitzi*	Geological survey of Namibia
GT 32’18	*Diamantomys luederitzi*	Geological survey of Namibia
GT 33’18	*Diamantomys luederitzi*	Geological survey of Namibia

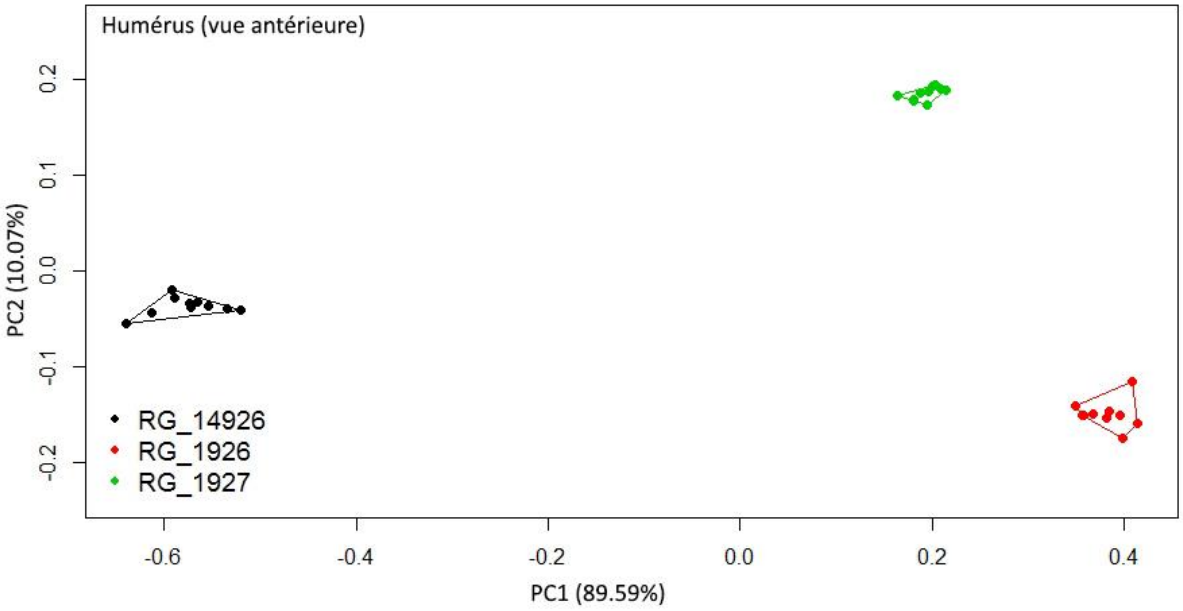
Annexe 3 : tests de répétabilité

Test de l'effet opérateur : une bonne discrimination entre les spécimens indique que l'effet opérateur est négligeable.



Test du choix des landmarks : la séparation entre les groupes valide les landmarks choisis, permettant une bonne discrimination entre les groupes.




Humérus (vue antérieure)
PC2 (10.07%)
0.2
0.1
0.0
-0.1
-0.2
RG_14926
RG_1926
RG_1927
-0.6
-0.4
-0.2
0.0
0.2
0.4
PC1 (89.59%)

Annexe 4 : Poids des échantillons et perte liée au traitement

Specimens	Poids après ultrasons (mg)	Poids tubes (mg)	Poids tubes après broyage (mg)	Poids échantillon après broyage (mg)	Prélèv. (mg)	Poids tubes post-prélèvement (mg)	Poids tubes après trait. (mg)	Poids échantillon après traitement (mg)	Perte globale (mg)	Perte broyage (mg)	Perte trait. (mg)
NAP IV 116'14i	70,2	1094	1143,7	49,7	0,779	1136,7	1137,48	43,5	26,7	20,5	6,2
NAP IV 116'14b	55	1095	1135,2	40,2		1124,4		29,4	25,6	14,8	10,8
NAP IV 116'14c	51	1100	1134,8	34,8		1129		29	22	16,2	5,8
NAP IV 116'14h	49	1094	1119,7	25,7		1114,2		20,2	28,8	23,3	5,5
NAP IV 118'16	45	1105	1133,8	28,8		1128,9		23,9	21,1	16,2	4,9
NAP IV 95'13b	37	1094	1115,2	21,2		1111		17	20	15,8	4,2
NAP IV 97'13b	84	1090				1158,6		68,6	15,4		
NAP IV 116'14a	81	1099	1158	59		1150		51	30	22	8
NAP IV 94'13	51,1	1095,9	1134,1	38,2	0,732	1127,6	1128,3	32,4	18,7	12,9	5,8
NAP IV 26'09	52,4	1099,8	1140,2	40,4	0,732	1134,6	1135,3	35,5	16,9	12	4,9
NAP IV 71'11	45,3	1099,6	1124,5	24,9	0,729	1119,5	1120,2	20,6	24,7	20,4	4,3
NAP IV 127'13	104,3	1092,6	1187,9	95,3	0,756	1177,6	1178,4	85,8	18,5	9	9,5
NAP IV 152'08	54	1092,7	1133,3	40,6	0,796	1126,4	1127,2	34,5	19,5	13,4	6,1
NAP IV 59'09	27,5	1094	1115	21	0,789	1110,6	1111,4	17,4	10,1	6,5	3,6
NAP IV 100'18	68,6	1094,6	1152,1	57,5	0,706	1145,9	1146,6	52,0	16,6	11,1	5,5
NAP IV 100'18b	65	1095,8	1154	58,2	0,732	1147,8	1148,5	52,7	12,3	6,8	5,5
NAP IV 76'18	77,2	1090,2	1157,2	67	0,739	1149,3	1150,0	59,8	17,4	10,2	7,2
NAP IV 69'10b	70	1094	1155,6	61,6	0,715	1148,9	1149,6	55,6	14,4	8,4	6,0
NAP IV 69'10c	43,8	1096	1132,1	36,1	0,71	1127,3	1128,0	32,0	11,8	7,7	4,1
NAP IV 56'18	31,2	1092,6	1117,4	24,8	0,682	1113,3	1114,0	21,4	9,8	6,4	3,4
NAP IV 28'05	76,1	1095,6	1162,7	67,1	0,756	1155,8	1156,6	61,0	15,1	9	6,1
NAP IV 116'14j	66,3	1102,9	1161,4	58,5	0,747	1156,1	1156,8	53,9	12,4	7,8	4,6

Specimens	Poids après ultrasons (mg)	Poids tubes (mg)	Poids tubes après broyage (mg)	Poids échantillon après broyage (mg)	Prélèv. (mg)	Poids tubes post-prélèv. (mg)	Poids tubes après traitement (mg)	Poids échantillon après traitement (mg)	Perte globale (mg)	Perte broyage (mg)	Perte trait. (mg)
NAP IV 36'09b	44,2	1090,4	1126,6	36,2	0,743	1119,5	1120,2	29,8	14,4	8	6,4
NAP IV 36'09c	41	1098,1	1132,5	34,4	0,737	1127,6	1128,3	30,2	10,8	6,6	4,2
NAP IV 36'09d	70,6	1098,5	1162,5	64	0,754	1155,3	1156,1	57,6	13,0	6,6	6,4
NAP IV 36'09e	38,1	1093,8	1120,6	26,8	2,184	1113,8	1116,0	22,2	15,9	11,3	4,6
NAP IV 36'09f	76	1096,2	1161,5	65,3	0,703	1154,9	1155,6	59,4	16,6	10,7	5,9
NAP IV 111'18	22,6	1100,3	1116,6	16,3	0,712	1113	1113,7	13,4	9,2	6,3	2,9
NAP V 131'14a	50	1092	1129,2	37,2		1124,1				12,8	
NAP V 131'14b	42	1096	1119,1	23,1		1114,4				18,9	
NAP V 149'10	82	1093	1153,5	60,5		1141,5				21,5	
NAP V 158'12a	77	1105	1164,4	59,4		1157,8				17,6	
NAP V 158'12b	54	1094	1135,4	41,4		1126,6				12,6	
NAP V 216'12	63	1094	1141,3	47,3		1135,9				15,7	
NAP V 213'12	30,7	1094,7	1118,2	23,5	0,754	1113,2	1114,0	19,3	11,4	7,2	4,2
NAP V 67'06	50,1	1097,8	1141,8	44	0,775	1134,6	1135,4	37,6	12,5	6,1	6,4
NAP V 251'11b	70,4	1096	1158,8	62,8	0,798	1152,4	1153,2	57,2	13,2	7,6	5,6
NAP V 251'11c	80,2	1093,9	1163,8	69,9	0,713	1154,4	1155,1	61,2	19,0	10,3	8,7
NAP V 251'11d	42,6	1094,3	1129	34,7	0,752	1124,1	1124,9	30,6	12,0	7,9	4,1
NAP V 123'12	44,6	1100	1137,3	37,3	0,71	1131,3	1132,0	32,0	12,6	7,3	5,3
NAP V 123'12b	97,3	1094,8	1181,4	86,6	0,72	1171,4	1172,1	77,3	20,0	10,7	9,3
NAP V 10'12	70	1099,8	1162,2	62,4	0,723	1153,8	1154,5	54,7	15,3	7,6	7,7
NAP V 43'18	31,3	1101,9	1125	23,1	0,747	1119,9	1120,6	18,7	12,6	8,2	4,4
NAP V 43'18b	82,8	1094	1166,4	72,4	0,736	1160,2	1160,9	66,9	15,9	10,4	5,5
NAP V 43'18c	93,1	1093,9	1177,6	83,7	0,732	1170,3	1171,0	77,1	16,0	9,4	6,6

Specimens	Poids après ultrasons (mg)	Poids tubes (mg)	Poids tubes après broyage (mg)	Poids échantillons après broyage (mg)	Prélèv. (mg)	Poids tubes post-prélèvement (mg)	Poids tubes après trait. (mg)	Poids échantillons après traitement (mg)	Perte globale (mg)	Perte broyage (mg)	Perte trait. (mg)
NAP V 43'18d	57,3	1096,6	1144,5	47,9	0,793	1138,5	1139,3	42,7	14,6	9,4	5,2
NAP V 43'18e	74,2	1092,9	1159,6	66,7	0,771	1152,4	1153,2	60,3	13,9	7,5	6,4
NAP V 214'12b	29,4	1098,1	1119,2	21,1	0,75	1114,9	1115,7	17,6	11,8	8,3	3,5
NAP V 18'18	43,3	1093	1126,3	33,3	0,761	1121,1	1121,9	28,9	14,4	10	4,4
NAP V 18'18b	29,7	1100	1123,2	23,2	0,771	1118,1	1118,9	18,9	10,8	6,5	4,3
NAP V 35'18b	41,2	1094	1128,2	34,2	0,723	1122,7	1123,4	29,4	11,8	7	4,8
NAP XV 159'12	48	1096	1130,4	34,4		1125,5				13,6	
NAP XV 68'12	37	1100	1123,2	23,2		1117,6				13,8	
NAP XV 28'17b	61	1096	1138	42		1131,1				19	
NAP XV 28'17c	40	1095	1123,1	28,1		1117,2				11,9	
NAP XV 28'17a	42,9	1095,5	1130	34,5	0,729	1125,7	1126,4	30,9	12,0	8,4	3,6
NAP XV 300'08	152,6	1099,7	1242,4	142,7	0,71	1230,5	1231,2	131,5	21,1	9,9	11,2
NAP XV 143'09b	42,6	1099,6	1131,5	31,9	0,72	1126,2	1126,9	27,3	15,3	10,7	4,6
NAP XV 143'09c	62,7	1097	1149	52	0,704	1140,5	1141,2	44,2	18,5	10,7	7,8
NAP XV 143'09d	59,5	1096,6	1147,8	51,2	0,717	1141,1	1141,8	45,2	14,3	8,3	6,0
NAP XV 37'18b	33	1099,2	1124,1	24,9	0,701	1113,9	1114,6	15,4	17,6	8,1	9,5
NAP XV 37'18c	32,1	1092,8	1118,3	25,5	0,717	1112,6	1113,3	20,5	11,6	6,6	5,0
NAP XV 37'18d	37,9	1094,8	1124	29,2	0,747	1118,4	1119,1	24,3	13,6	8,7	4,9
NAP XV 37'18e	52,2	1102,1	1148,3	46,2	0,786	1142	1142,8	40,7	11,5	6	5,5
NAP XV 20'18	30,6	1100,3	1122,9	22,6	0,773	1118,5	1119,3	19,0	11,6	8	3,6

Specimens	Poids après ultrasons (mg)	Poids tubes (mg)	Poids tubes après broyage (mg)	Poids échantillons après broyage (mg)	Prélèv. (mg)	Poids tubes post-prélèvement (mg)	Poids tubes après traitement (mg)	Poids échantillons après traitement (mg)	Perte globale (mg)	Perte broyage (mg)	Perte trait. (mg)
NAP XV 51'18	29,8	1102,2	1124,6	22,4	0,762	1119,9	1120,7	18,5	11,3	7,4	3,9
NAP XV 62'10	35,7	1099,6	1126,7	27,1	0,777	1121,1	1121,9	22,3	13,4	8,6	4,8
NAP XV 38'18	14,3	1095,5	1106,3	10,8	0,705	1102,3	1103,0	7,5	6,8	3,5	3,3
NAP XXX 30'18b	73,5	1099,4	1164,3	64,9	0,72	1154,3	1155,0	55,6	17,9	8,6	9,3
NAP XXX 30'18	46,5	1095,4	1136,1	40,7	0,712	1130,3	1131,0	35,6	10,9	5,8	5,1
NAP XXX 31'18	35,1	1099,8	1128,4	28,6	0,728	1123	1123,7	23,9	11,2	6,5	4,7
NAP XXXI 64'18	37,2	1095,1	1128	32,9	0,758	1123	1123,8	28,7	8,5	4,3	4,2
NAP XXXI 64'18b	46,2	1100,3	1139,1	38,8	0,718	1134	1134,7	34,4	11,8	7,4	4,4
NAP XXXI 64'18c	54,5	1093,7	1140,3	46,6	0,736	1135,1	1135,8	42,1	12,4	7,9	4,5
NAP XXXI 60'18	44,9	1092,9	1131	38,1	0,72	1125,3	1126,0	33,1	11,8	6,8	5,0

Les cases grises représentent les catégories pour lesquelles les données sont manquantes.

Annexe 5 : Rapports isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ des rongeurs fossiles et des plantes ingérées

Specimens	Espece	Site	∂13C (‰VPDB)	∂13Ccor (‰VPDB)	∂13CCor (‰VPDB) Plantes	∂18O (‰SMOW)
NAP IV 36'09d	*D. luederitzi*	Napak IV	-9,97	-12,47	-23,97	26,50
NAP IV 36'09f	*D. luederitzi*	Napak IV	-9,55	-12,05	-23,55	26,10
NAP IV 36'09f	*D. luederitzi*	Napak IV	-10,14	-12,64	-24,14	25,41
NAP IV 69'10c	*D. luederitzi*	Napak IV	-10,05	-12,55	-24,05	28,79
NAP IV 69'10b	*D. luederitzi*	Napak IV	-9,72	-12,22	-23,72	26,29
NAP IV 69'10d	*D. luederitzi*	Napak IV	-8,61	-11,11	-22,61	33,19
NAP IV 69'10e	*D. luederitzi*	Napak IV	-9,70	-12,20	-23,70	26,93
NAP IV 43'13a	*D. luederitzi*	Napak IV	-11,22	-13,72	-25,22	26,71
NAP IV 43'13b	*D. luederitzi*	Napak IV	-10,72	-13,22	-24,72	26,41
NAP IV 43'13c	*D. luederitzi*	Napak IV	-9,77	-12,27	-23,77	26,35
NAP IV 95'13	*D. luederitzi*	Napak IV	-10,09	-12,59	-24,09	28,54
NAP IV 95'13 b	*D. luederitzi*	Napak IV	-10,49	-12,99	-24,49	27,43
NAP IV 97'13 b	*D. luederitzi*	Napak IV	-10,06	-12,56	-24,06	27,31
NAP IV 97'13c	*D. luederitzi*	Napak IV	-10,78	-12,56	-24,78	25,53
NAP IV 116'14a	*D. luederitzi*	Napak IV	-11,05	-13,55	-25,05	27,40
NAP IV 116'14b	*D. luederitzi*	Napak IV	-10,13	-12,63	-24,13	25,49
NAP IV 116'14c	*D. luederitzi*	Napak IV	-11,19	-13,69	-25,19	26,51
NAP IV 116'14h	*D. luederitzi*	Napak IV	-9,99	-12,49	-23,99	26,60
NAP IV 116'14j	*D. luederitzi*	Napak IV	-10,24	-12,74	-24,24	27,12
NAP IV 116'14k	*D. luederitzi*	Napak IV	-10,66	-13,16	-24,66	26,71
NAP IV 76'18	*D. luederitzi*	Napak IV	-10,73	-13,23	-24,73	27,74
NAP IV 100'18b	*D. luederitzi*	Napak IV	-10,36	-12,86	-24,36	26,03
NAP V 67'06	*D. luederitzi*	Napak V	-10,02	-12,52	-24,02	31,24
NAP V 149'10	*D. luederitzi*	Napak V	-10,09	-12,58	-24,09	27,45
NAP V 251'11d	*D. luederitzi*	Napak V	-10,15	-12,65	-24,15	27,18
NAP V 251'11c	*D. luederitzi*	Napak V	-8,96	-11,46	-22,96	29,37
NAP V 251'11b	*D. luederitzi*	Napak V	-9,69	-12,19	-23,69	24,74
NAP V 251'11e	*D. luederitzi*	Napak V	-10,66	-13,16	-24,66	26,85
NAP V 123'12b	*D. luederitzi*	Napak V	-9,84	-12,34	-23,84	26,14
NAP V 123'12	*D. luederitzi*	Napak V	-11,28	-13,78	-25,28	24,52
NAP V 158'12 b	*D. luederitzi*	Napak V	-10,58	-13,08	-24,58	27,04
NAP V 216'12	*D. luederitzi*	Napak V	-10,73	-13,23	-24,73	29,08
NAP V 131'14 a	*D. luederitzi*	Napak V	-10,24	-12,74	-24,24	28,64
NAP V 131'14 b	*D. luederitzi*	Napak V	-10,34	-12,84	-24,34	27,92
NAP V 16'18	*D. luederitzi*	Napak V	-10,54	-13,04	-24,54	26,02
NAP V 35'18b	*D. luederitzi*	Napak V	-10,65	-13,15	-24,65	27,05

NAP V 43'18e	*D. luederitzi*	Napak V	-9,56	-12,06	-23,56	25,73
NAP V 43'18d	*D. luederitzi*	Napak V	-10,92	-13,42	-24,92	24,60
NAP XV 37'18b	*D. luederitzi*	Napak XV	-11,75	-14,25	-25,75	26,11
NAP XV 37'18c	*D. luederitzi*	Napak XV	-10,86	-13,36	-24,86	25,57
NAP XV 37'18d	*D. luederitzi*	Napak XV	-10,74	-13,24	-24,74	26,02
NAP XV 37'18e	*D. luederitzi*	Napak XV	-10,54	-13,04	-24,54	26,37
NAP XV 28'17a	*D. luederitzi*	Napak XV	-11,61	-14,11	-25,61	27,16
NAP XV 28'17 b	*D. luederitzi*	Napak XV	-10,28	-12,78	-24,28	28,38
NAP XV 28'17 c	*D. luederitzi*	Napak XV	-11,20	-13,70	-25,20	27,26
NAP XV 159'12	*D. luederitzi*	Napak XV	-11,29	-13,79	-25,29	29,24
NAP XV 158'12	*D. luederitzi*	Napak XV	-10,85	-13,35	-24,85	26,65
NAP XV 143'09d	*D. luederitzi*	Napak XV	-9,92	-12,42	-23,92	25,26
NAP XV 143'09c	*D. luederitzi*	Napak XV	-9,85	-12,35	-23,85	25,82
NAP XV 143'09b	*D. luederitzi*	Napak XV	-11,09	-13,59	-25,09	25,68
NAP XV 143'09f	*D. luederitzi*	Napak XV	-10,80	-13,30	-24,80	25,67
NAP XV 143'09e	*D. luederitzi*	Napak XV	-10,85	-13,35	-24,85	25,84
NAP XXX 30'18	*D. luederitzi*	Napak XXX	-11,46	-13,96	-25,46	27,36
NAP XXX 30'18b	*D. luederitzi*	Napak XXX	-10,53	-13,03	-24,53	25,03
NAP XXX 31'18	*D. luederitzi*	Napak XXX	-11,22	-13,72	-25,22	28,08
NAP XXXI 64'18	*D. luederitzi*	Napak XXXI	-10,97	-13,47	-24,97	26,73
NAP XXXI 64'18b	*D. luederitzi*	Napak XXXI	-10,85	-13,35	-24,85	25,40
NAP XXXI 64'18c	*D. luederitzi*	Napak XXXI	-9,97	-12,47	-23,97	25,69
NAP XXXI 31'18	*D. luederitzi*	Napak XXXI	-9,96	-12,46	-23,96	29,73
NAP IV 152'08	*P. bishopi*	Napak IV	-10,71	-13,21	-24,71	25,59
NAP IV 26'09	*P. bishopi*	Napak IV	-10,44	-12,94	-24,44	25,26
NAP IV 36'09c	*P. bishopi*	Napak IV	-10,74	-13,24	-24,74	26,94
NAP IV 36'09g	*P. bishopi*	Napak IV	-10,57	-13,07	-24,57	26,46
NAP IV 59'09	*P. bishopi*	Napak IV	-11,13	-13,63	-25,13	26,51
NAP IV 94'13	*P. bishopi*	Napak IV	-10,72	-13,22	-24,72	26,56
NAP IV 118'16	*P. bishopi*	Napak IV	-11,11	-13,61	-25,11	26,68
NAP V 214'12b	*P. bishopi*	Napak V	-10,67	-13,17	-24,67	25,19
NAP V 18'18b	*P. bishopi*	Napak V	-11,05	-13,55	-25,05	25,22
NAP XV 38'18	*P. bishopi*	Napak XV	-12,13	-14,63	-26,13	27,17
NAP XV 68'12	*P. bishopi*	Napak XV	-10,85	-13,35	-24,85	27,56
NAP XV 62'10	*P. bishopi*	Napak XV	-11,42	-13,92	-25,42	27,14
NAP IV 36'09b	*N. soniae*	Napak IV	-10,02	-12,52	-24,02	25,33
NAP IV 36'09e	*N. soniae*	Napak IV	-10,51	-13,01	-24,51	26,32
NAP IV 71'11	*N. soniae*	Napak IV	-9,62	-12,12	-23,62	29,02
NAP IV 56'18	*N. soniae*	Napak IV	-10,39	-12,89	-24,39	25,64
NAP V 213'12	*N. soniae*	Napak V	-11,48	-13,98	-25,48	25,52
NAP V 43'18	*N. soniae*	Napak V	-11,04	-13,54	-25,04	25,24
NAP XV 20'18	*N. soniae*	Napak XV	-11,65	-14,15	-25,65	25,77
NAP XV 51'18	*N. soniae*	Napak XV	-11,14	-13,64	-25,14	27,46

NAP IV 28'05	*R. songhorensis*	Napak IV	-9,13	-11,63	-23,13	25,85
NAP IV 127'13	*R. songhorensis*	Napak IV	-10,68	-13,18	-24,68	26,03
NAP IV 116'14i	*R. songhorensis*	Napak IV	-10,94	-13,44	-24,94	25,16
NAP V 10'12	*R. songhorensis*	Napak V	-10,77	-13,27	-24,77	27,34
NAP V 43'18c	*R. songhorensis*	Napak V	-9,09	-11,59	-23,09	25,41
NAP XV 300'08	*R. songhorensis*	Napak XV	-9,30	-11,80	-23,30	24,20
GT 35'14	*B. neotertiarius*	Grillental	-7,32	-9,82	-21,32	29,42
EF 54'93a	*B. neotertiarius*	Elisabethfeld	-8,75	-11,25	-22,75	30,34
EF 54'93b	*B. neotertiarius*	Elisabethfeld	-7,84	-10,34	-21,84	31,86
EF 54'93c	*B. neotertiarius*	Elisabethfeld	-8,64	-11,14	-22,64	31,85
EF 54'93d	*B. neotertiarius*	Elisabethfeld	-9,54	-12,04	-23,54	30,58
EF 54'93e	*B. neotertiarius*	Elisabethfeld	-8,56	-11,06	-22,56	31,46
EF 94'100a	*B. neotertiarius*	Elisabethfeld	-9,32	-11,82	-23,32	31,36
LT 129'99	*B. neotertiarius*	Langental	-7,88	-10,38	-21,88	30,96
LT 130'99	*B. neotertiarius*	Langental	-8,39	-10,89	-22,39	32,80
LT 131'99	*B. neotertiarius*	Langental	-8,65	-11,15	-22,65	32,95
LT 77'10a	*B. neotertiarius*	Langental	-7,15	-9,65	-21,15	30,00
LT 77'10b	*B. neotertiarius*	Langental	-8,53	-11,03	-22,53	29,55
LT 77'10c	*B. neotertiarius*	Langental	-7,86	-10,36	-21,86	30,26
LT 77'10d	*B. neotertiarius*	Langental	-7,97	-10,47	-21,97	29,87
LT 77'10e	*B. neotertiarius*	Langental	-7,91	-10,41	-21,91	30,15
LT 42'15	*B. neotertiarius*	Langental	-7,60	-10,10	-21,60	30,00
GT 207'96	*D. luederitzi*	Grillental	-8,02	-10,52	-22,02	32,69
GT 202'96	*D. luederitzi*	Grillental	-8,52	-11,02	-22,52	36,48
GT 156'04a	*D. luederitzi*	Grillental	-8,20	-10,70	-22,20	33,09
GT 156'04b	*D. luederitzi*	Grillental	-9,61	-12,11	-23,61	30,49
GT 156'04c	*D. luederitzi*	Grillental	-9,88	-12,38	-23,88	31,84
GT 94'3	*D. luederitzi*	Grillental	-9,15	-11,65	-23,15	31,84
EF 1993a	*D. luederitzi*	Elisabethfeld	-6,48	-8,98	-20,48	31,81
EF 1993b	*D. luederitzi*	Elisabethfeld	-9,26	-11,76	-23,26	31,98
EF 17'00	*D. luederitzi*	Elisabethfeld	-10,31	-12,81	-24,31	32,03

Annexe 6 : Rapports isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ des rongeurs actuels

Specimens	Espece	Site	ð13C (‰VPDB)	ð18O (‰VPDB)	ð18O (‰SMOW)
MP2	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-1,22	-2,73	28,11
MP3	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-1,34	0,04	30,96
MP4	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-0,44	-2,67	28,17
MP5	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-1,09	-2,59	28,25
MP6	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-0,96	-3,30	27,52
MP7	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-1,86	-1,85	29,01
MP8	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-2,16	0,64	31,58
MP9	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	0,11	-0,81	30,08
MP10	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-1,10	-2,37	28,48
MP 11	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-0,28	-1,97	28,88
MP 12	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-1,68	-2,28	28,57
MP 13	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-1,58	-1,99	28,87
MP 14	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-2,16	-0,23	30,69
MP 15	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-0,66	-1,21	29,67
MP 16	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-0,87	-1,91	28,95
MP 17	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	0,01	-0,77	30,12
MP 18	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-0,63	-1,20	29,68
MP 19	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-1,33	-2,60	28,24
MP 20	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-0,75	-2,59	28,25
MP 21	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-0,67	-2,48	28,37
MP 22	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-0,49	-0,69	30,21
MP 24	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-3,20	-1,46	29,41
MP 25	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-0,48	-0,99	29,90
MP 26	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	1,70	-2,89	27,94
MP 27	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	-0,28	-1,09	29,80
MP 28	*T. swinderianus*	Iriri (Ouganda)	0,95	-2,28	28,57
RG 13896 p4	*T. swinderianus*	Boma (RDC)	-9,92	-4,02	26,77
RG 13896 m1	*T. swinderianus*	Boma (RDC)	-9,62	-3,51	27,30
RG 13896 m2	*T. swinderianus*	Boma (RDC)	-4,51	-2,63	28,21
RG 13896 m3	*T. swinderianus*	Boma (RDC)	-6,78	-3,78	27,02
RG 11122	*C. amatus*	Lukafu (RDC)	-5,61	-1,13	29,75
RG 31679 p4	*A. jacksoni*	Ngolole (RDC)	-15,31	1,02	31,97
RG 31679 m2	*A. jacksoni*	Ngolole (RDC)	-16,47	0,99	31,94
RG 73059 m1	*T. splendens*	Forest Molo (Kenya)	-0,01	-1,83	29,03
RG 73059 m2	*T. splendens*	Forest Molo (Kenya)	0,42	-3,73	27,08
RG 73056 m3	*T. splendens*	Forest Molo (Kenya)	0,40	-3,86	26,94

Annexe 7 : Valeurs des plantes actuelles d'Afrique subsaharienne (Roche, 2012)

Les valeurs de $\delta^{13}C$ ont été corrigées selon le CO2 atmosphérique de la période pré-industrielle dans le cas où les plantes ont été récoltées entre 1000 et 1800 après J-C ($\delta^{13}Ccor$).

Genre	Année de récolte	Localité/Région	Photo-synthèse	Milieu	$\delta^{13}C_{cor}$ (‰ PDB)	$\delta^{13}C$ (‰ PDB)
Abutilon	1997	Aberdare	C3	forestier	-26,5	-28,1
Crotalaria	1997	Aberdare	C3	forestier	-27	-28,6
Dovyalis	1997	Aberdare	C3	forestier	-24,7	-26,3
Ocimum	1997	Aberdare	C3	forestier	-26,7	-28,3
Solanum	1997	Aberdare	C3	forestier	-25,9	-27,5
Urtica	1997	Aberdare	C3	forestier	-26,6	-28,2
Abutilon	1990	Amboseli	C3	ouvert	-28,3	-29,7
Acacia	1990	Amboseli	C3	ouvert	-25,3	-26,7
Achyranthes	1990	Amboseli	C3	ouvert	-27	-28,4
Azima	1990	Amboseli	C3	ouvert	-25,4	-26,8
Balanites	1990	Amboseli	C3	ouvert	-28,5	-29,9
Barleria	1990	Amboseli	C3	ouvert	-22,9	-24,3
Boscia	1990	Amboseli	C3	ouvert	-23,2	-24,6
Chloris	1990	Amboseli	C4	ouvert	-11,9	-13,3
Cissampelos	1990	Amboseli	C3	ouvert	-26,3	-27,7
Commicarpus	1990	Amboseli	C3	ouvert	-27,5	-28,9
Commiphora	1990	Amboseli	C3	ouvert	-27,9	-29,3
Cynodon	1990	Amboseli	C4	ouvert	-12,2	-13,6
Cyperus	1990	Amboseli	C4	ouvert	-10,3	-11,7
Diplictera	1990	Amboseli	C3	ouvert	-26,4	-27,8
Duosperma	1990	Amboseli	C3	ouvert	-25,7	-27,1
Enneapogon	1990	Amboseli	C4	ouvert	-11,9	-13,3
Indigofera	1990	Amboseli	C3	ouvert	-23,6	-25
Justicia	1990	Amboseli	C3	ouvert	-26,2	-27,6
Maerua	1990	Amboseli	C3	ouvert	-27,9	-29,3
Phoenix	1990	Amboseli	C3	ouvert	-28	-29,4
Pistia	1990	Amboseli	C3	ouvert	-27,6	-29
Pluchea	1990	Amboseli	C3	ouvert	-29,1	-30,5
Salvadora	1990	Amboseli	C3	ouvert	-24	-25,4
Solanum	1990	Amboseli	C3	ouvert	-23,6	-25
Sporobolus	1990	Amboseli	C4	ouvert	-12,2	-13,6
Withania	1990	Amboseli	C3	ouvert	-23,8	-25,2
Commelina	2005	Awash	C3	ouvert	-25,7	-27,5
Crotalaria	2005	Awash	C3	ouvert	-26,5	-28,3
Dobera	2005	Awash	C3	ouvert	-24,1	-25,9
Grewia	2005	Awash	C3	ouvert	-25	-26,8
Acacia	2005	Ghanzi	C3	ouvert	-23,7	-25,5
Grewia	2005	Ghanzi	C3	ouvert	-24,5	-26,3

Schmidtia	2005	Ghanzi	C4	ouvert	-11,9	-13,7
Stipagrostis	2005	Ghanzi	C4	ouvert	-12,3	-14,1
Urochloa	2005	Ghanzi	C4	ouvert	-11,9	-13,7
Aframomum	1998	Ituri	C3	forestier	-32,8	-34,5
Agelaea	1998	Ituri	C3	forestier	-32,8	-34,5
Aidia	1998	Ituri	C3	forestier	-31,3	-33
Alchornea	1998	Ituri	C3	forestier	-31,7	-33,4
Alstonia	1998	Ituri	C3	forestier	-27,7	-29,4
Anthonotha	1998	Ituri	C3	forestier	-29,3	-31
Ataenidia	1998	Ituri	C3	forestier	-34,8	-36,5
Cleistanthus	1998	Ituri	C3	forestier	-23,3	-25
Cnestis	1998	Ituri	C3	forestier	-27	-28,7
Cynometra	1998	Ituri	C3	forestier	-32	-33,7
Diospyros	1998	Ituri	C3	forestier	-30,4	-32,1
Entada	1998	Ituri	C3	forestier	-25,6	-27,3
Gilbertiodendron	1998	Ituri	C3	forestier	-27,8	-29,5
Homalium	1998	Ituri	C3	forestier	-33,2	-34,9
Hugonia	1998	Ituri	C3	forestier	-27,6	-29,3
Irvingia	1998	Ituri	C3	forestier	-26,3	-28
Julbernardia	1998	Ituri	C3	forestier	-28,5	-30,2
Klainedoxa	1998	Ituri	C3	forestier	-28,4	-30,1
Leptaspis	1998	Ituri	C3	forestier	-30,5	-32,2
Macaranga	1998	Ituri	C3	forestier	-29,4	-31,1
Manniophyton	1998	Ituri	C3	forestier	-30,1	-31,8
Maranthes	1998	Ituri	C3	forestier	-26,9	-28,6
Margaritaria	1998	Ituri	C3	forestier	-27,2	-28,9
Megaphrynium	1998	Ituri	C3	forestier	-34,5	-36,2
Musanga	1998	Ituri	C3	forestier	-29,7	-31,4
Ricinodendron	1998	Ituri	C3	forestier	-28,5	-30,2
Rinorea	1998	Ituri	C3	forestier	-31,9	-33,6
Rourea	1998	Ituri	C3	forestier	-29,9	-31,6
Salacia	1998	Ituri	C3	forestier	-28,6	-30,3
Scaphopetalum	1998	Ituri	C3	forestier	-34,3	-36
Sherbournia	1998	Ituri	C3	forestier	-32	-33,7
Strombosiopsis	1998	Ituri	C3	forestier	-28,2	-29,9
Strychnos	1998	Ituri	C3	forestier	-26,2	-27,9
Trema	1998	Ituri	C3	forestier	-28,1	-29,8
Triclisia	1998	Ituri	C3	forestier	-28,5	-30,2
Urera	1998	Ituri	C3	forestier	-33,2	-34,9
Acacia	1980	Kajiado	C3	ouvert	-25,9	-27
Cynodon	1980	Kajiado	C4	ouvert	-11,1	-12,2
Pennisetum	1980	Kajiado	C4	ouvert	-10,9	-12
Themeda	1980	Kajiado	C4	ouvert	-11,7	-12,8
Albizia	1999	Kakamega	C3	forestier	-26,4	-28,1
Bridelia	1999	Kakamega	C3	forestier	-25,6	-27,3
Celtis	1999	Kakamega	C3	forestier	-30,8	-32,5
Clutia	1999	Kakamega	C3	forestier	-22,8	-24,5
Croton	1999	Kakamega	C3	forestier	-25,8	-27,5
Desmodium	1999	Kakamega	C3	forestier	-33,5	-35,2

Dovyalis	1999	Kakamega	C3	forestier	-32,4	-34,1
Dracaena	1999	Kakamega	C3	forestier	-33,7	-35,4
Ficus	1999	Kakamega	C3	forestier	-30,3	-32
Harungana	1999	Kakamega	C3	forestier	-33,3	-35
Maesopsis	1999	Kakamega	C3	forestier	-26,3	-28
Manilkara	1999	Kakamega	C3	forestier	-24,9	-26,6
Olea	1999	Kakamega	C3	forestier	-29,6	-31,3
Piper	1999	Kakamega	C3	forestier	-29,9	-31,6
Polycias	1999	Kakamega	C3	forestier	-29,5	-31,2
Prunus	1999	Kakamega	C3	forestier	-30,3	-32
Solanum	1999	Kakamega	C3	forestier	-29,8	-31,5
Strychnos	1999	Kakamega	C3	forestier	-29,2	-30,9
Teclea	1999	Kakamega	C3	forestier	-31,3	-33
Acacia	2002-2004	Parc National Kruger	C3	ouvert	-25,3	-27,1
Afzelia	2002-2004	Parc National Kruger	C3	ouvert	-25,1	-26,9
Aristida	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-10,7	-12,5
Aristida	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-10,2	-12
Bothriochloa	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-10,1	-11,9
Cassia	2002-2004	Parc National Kruger	C3	ouvert	-25,6	-27,4
Cenchrus	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-9,9	-11,7
Chloris	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-11	-12,8
Combretum	2002-2004	Parc National Kruger	C3	ouvert	-23,9	-25,7
Dactyloctenium	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-11	-12,8
Dichrostachys	2002-2004	Parc National Kruger	C3	ouvert	-24,6	-26,4
Digitaria	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-9,4	-11,2
Digitaria	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-11,2	-13
Enneapogon	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-10,7	-12,5
Eragrostis	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-10,7	-12,5
Ficus	2002-2004	Parc National Kruger	C3	ouvert	-27,4	-29,2
Grewia	2002-2004	Parc National Kruger	C3	ouvert	-25,1	-26,9
Gymnosporia	2002-2004	Parc National Kruger	C3	ouvert	-25,6	-27,4
Heteropogon	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-9,8	-11,6
Panicum	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-10,3	-12,1
Philenoptera	2002-2004	Parc National Kruger	C3	ouvert	-23,9	-25,7
Setaria	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-8,7	-10,5
Spirostachys	2002-2004	Parc National Kruger	C3	ouvert	-23,6	-25,4
Strychnos	2002-2004	Parc National Kruger	C3	ouvert	-26,9	-28,7
Themeda	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-9,9	-11,7
Urochloa	2002-2004	Parc National Kruger	C4	ouvert	-10,1	-11,9
Ziziphus	2002-2004	Parc National Kruger	C3	ouvert	-24	-25,8
Helichrysum	2001	Naivasha	C3	ouvert	-24,7	-26,4
Oxalis	2001	Naivasha	C3	ouvert	-24,9	-26,6
Polygonum	2001	Naivasha	C3	ouvert	-24,9	-26,6
Aristida	2001	Naivasha	C4	ouvert	-10,7	-12,4
Cyperus	2001	Naivasha	C4	ouvert	-10	-11,7
Juncus	2001	Naivasha	C4	ouvert	-7,2	-8,9
Pennisetum	2001	Naivasha	C4	ouvert	-8,6	-10,3
Aristida	1997	Lewa	C4	ouvert	-10,2	-11,8
Eragrostis	1997	Lewa	C4	ouvert	-11,7	-13,3

Themeda	1997	Lewa	C4	ouvert	-11	-12,6
Aristida	1980	Masai Mara	C4	ouvert	-11,3	-12,4
Brachiaria	1980	Masai Mara	C4	ouvert	-11,3	-12,4
Eragrostis	1980	Masai Mara	C4	ouvert	-10,6	-11,7
Harpachne	1980	Masai Mara	C4	ouvert	-11,6	-12,7
Hyparrhenia	1980	Masai Mara	C4	ouvert	-10,6	-11,7
Sporobolus	1980	Masai Mara	C4	ouvert	-12,1	-13,2
Themeda	1980	Masai Mara	C4	ouvert	-10,9	-12
Agathisanthemu	2002-2003	Mkwaja Ranch	C3	ouvert	-26,4	-28,2
Andropogon	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-10,9	-12,7
Aristida	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-13	-14,8
Brachiaria	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-10,9	-12,7
Chloris	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-12,6	-14,4
Cymbopogon	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-11	-12,8
Cynodon	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-11,4	-13,2
Dactyloctenium	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-10,8	-12,6
Dichanthium	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-11	-12,8
Digitaria	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-10,1	-11,9
Echinochloa	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-10,8	-12,6
Eragrostis	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-11,4	-13,2
Hyparrhenia	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-11	-12,8
Panicum	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-11,2	-13
Paspalum	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-11,6	-13,4
Sporobolus	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-10,3	-12,1
Urochloa	2002-2003	Mkwaja Ranch	C4	ouvert	-10,8	-12,6
Bauhinia	2005	Mongu	C3	ouvert	-25,9	-27,7
Burkea	2005	Mongu	C3	ouvert	-25,8	-27,6
Copaifera	2005	Mongu	C3	ouvert	-27,8	-29,6
Guibourtia	2005	Mongu	C3	ouvert	-25,9	-27,7
Ochna	2005	Mongu	C3	ouvert	-26,2	-28
Parinari	2005	Mongu	C3	ouvert	-26,1	-27,9
Pseudolachnosty	2005	Mongu	C3	ouvert	-25,6	-27,4
Rinorea	2005	Mongu	C3	ouvert	-26,9	-28,7
Acacia	1997	Mpala Ranch	C3	ouvert	-25,5	-27,1
Aristida	1997	Mpala Ranch	C4	ouvert	-11,4	-13
Cenchrus	1997	Mpala Ranch	C4	ouvert	-10,1	-11,7
Chloris	1997	Mpala Ranch	C4	ouvert	-11,2	-12,8
Dactyloctenium	1997	Mpala Ranch	C4	ouvert	-11,3	-12,9
Digitaria	1997	Mpala Ranch	C4	ouvert	-10	-11,6
Eragrostis	1997	Mpala Ranch	C4	ouvert	-11,6	-13,2
Harpachne	1997	Mpala Ranch	C4	ouvert	-11,2	-12,8
Microchloa	1997	Mpala Ranch	C4	ouvert	-10,8	-12,4
Rhynchelytrum	1997	Mpala Ranch	C4	ouvert	-10,8	-12,4
Tragus	1997	Mpala Ranch	C4	ouvert	-12,1	-13,7
Commelina	2005	Mt Chencha	C3	forestier	-27,8	-29,6
Ficus	2005	Mt Chencha	C3	forestier	-27,7	-29,5
Justicia	2005	Mt Chencha	C3	forestier	-26,7	-28,5
Leucas	2005	Mt Chencha	C3	forestier	-28,8	-30,6
Senecio	2005	Mt Chencha	C3	forestier	-29,5	-31,3

Solanum	2005	Mt Chencha	C3	forestier	-27,2	-29
Acacia	1997	Parc de Nairobi	C3	ouvert	-26,6	-28,2
Commiphora	1997	Parc de Nairobi	C3	ouvert	-29,3	-30,9
Digitaria	1997	Parc de Nairobi	C4	ouvert	-9,5	-11,1
Eragrostis	1997	Parc de Nairobi	C4	ouvert	-10,3	-11,9
Hyparrhenia	1997	Parc de Nairobi	C4	ouvert	-10,4	-12
Sporobolus	1997	Parc de Nairobi	C4	ouvert	-11,2	-12,8
Themeda	1997	Parc de Nairobi	C4	ouvert	-9,9	-11,5
Acacia	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-24,1	-25,1
Adenolobus	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-24,4	-25,4
Amphiasma	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-23,6	-24,6
Arthraerua	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-21	-22
Celosia	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-21,3	-22,3
Chascanum	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-22,1	-23,1
Cleome	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-24,2	-25,2
Colophospermu	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-21,5	-22,5
Commiphora	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-23	-24
Curroria	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-22,3	-23,3
Dicoma	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-22,5	-23,5
Enneapogon	1975	Nord du Namib	C4	ouvert	-12,3	-13,3
Eragrostis	1975	Nord du Namib	C4	ouvert	-11,7	-12,7
Euphorbia	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-21,5	-22,5
Geigeria	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-22,5	-23,5
Heliotropium	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-24,1	-25,1
Hermannia	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-22,4	-23,4
Indigofera	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-24,5	-25,5
Kaokochloa	1975	Nord du Namib	C4	ouvert	-12	-13
Kissenia	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-20,3	-21,3
Maerua	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-22,9	-23,9
Merremia	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-24,5	-25,5
Mollugo	1975	Nord du Namib	C4	ouvert	-11,9	-12,9
Monechma	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-21,3	-22,3
Odyssea	1975	Nord du Namib	C4	ouvert	-12,2	-13,2
Petalidium	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-23,3	-24,3
Polygala	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-22,7	-23,7
Rhynchelytrum	1975	Nord du Namib	C4	ouvert	-11,5	-12,5
Sesamum	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-24,4	-25,4
Stipagrostis	1975	Nord du Namib	C4	ouvert	-12	-13
Tephrosia	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-22,2	-23,2
Terminalia	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-21	-22
Zygophyllum	1975	Nord du Namib	C3	ouvert	-22,3	-23,3
Aristida	2005	Pandamatenga	C4	ouvert	-12,5	-14,3
Baikiaea	2005	Pandamatenga	C3	ouvert	-24,2	-26
Baphia	2005	Pandamatenga	C3	ouvert	-25,9	-27,7
Bauhinia	2005	Pandamatenga	C3	ouvert	-26,3	-28,1
Burkea	2005	Pandamatenga	C3	ouvert	-25,3	-27,1
Combretum	2005	Pandamatenga	C3	ouvert	-25,2	-27
Croton	2005	Pandamatenga	C3	ouvert	-24,9	-26,7
Digitaria	2005	Pandamatenga	C4	ouvert	-11,1	-12,9

Diplorhynchus	2005	Pandamatenga	C3	ouvert	-24,2	-26
Grewia	2005	Pandamatenga	C3	ouvert	-24,7	-26,5
Heteropogon	2005	Pandamatenga	C4	ouvert	-11	-12,8
Megaloprotachn	2005	Pandamatenga	C4	ouvert	-10,7	-12,5
Panicum	2005	Pandamatenga	C4	ouvert	-12	-13,8
Pogonarthria	2005	Pandamatenga	C4	ouvert	-12,6	-14,4
Ricinodendron	2005	Pandamatenga	C3	ouvert	-26,1	-27,9
Tricholaena	2005	Pandamatenga	C4	ouvert	-12,5	-14,3
Urochloa	2005	Pandamatenga	C4	ouvert	-10,5	-12,3
Aristida	1980	Ruiru	C4	ouvert	-12	-13,1
Cenchrus	1980	Ruiru	C4	ouvert	-11,3	-12,4
Cynodon	1980	Ruiru	C4	ouvert	-12,5	-13,6
Dichanthium	1980	Ruiru	C4	ouvert	-11,4	-12,5
Eragrostis	1980	Ruiru	C4	ouvert	-12,1	-13,2
Eucalyptus	1980	Ruiru	C3	ouvert	-25,8	-26,9
Panicum	1980	Ruiru	C4	ouvert	-11,3	-12,4
Rhynchelytrum	1980	Ruiru	C4	ouvert	-12,1	-13,2
Setaria	1980	Ruiru	C4	ouvert	-9,8	-10,9
Themeda	1980	Ruiru	C4	ouvert	-10,8	-11,9
Blighia	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-26,7	-28,6
Canarium	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-27,4	-29,3
Cissus	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-25,4	-27,3
Colletoecema	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-26,3	-28,2
Dialium	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-22,8	-24,7
Drypetes	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-25	-26,9
Ficus	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-29,6	-31,5
Gambeya	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-25,2	-27,1
Garcinia	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-29,7	-31,6
Grewia	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-26,3	-28,2
Irvingia	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-25	-26,9
Klainedoxa	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-31,5	-33,4
Landolphia	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-25,2	-27,1
Mammea	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-25,8	-27,7
Manilkara	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-25,2	-27,1
Manniophyton	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-27,9	-29,8
Marantochloa	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-32,3	-34,2
Nauclea	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-26,2	-28,1
Onkogea	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-26,4	-28,3
Pancovia	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-25,2	-27,1
Parinari	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-26,6	-28,5
Picralima	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-30,3	-32,2
Sarcophrynium	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-34,3	-36,2
Scorodophloeus	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-24,7	-26,6
Sorindea	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-27	-28,9
Synsepalum	2008-2009	Salonga	C3	forestier	-24,3	-26,2
Acacia	1997	Samburu	C3	ouvert	-23,8	-25,4
Aristida	1997	Samburu	C4	ouvert	-12,4	-14
Cenchrus	1997	Samburu	C4	ouvert	-10,9	-12,5
Commiphora	1997	Samburu	C3	ouvert	-26,2	-27,8

Eragrostis	1997	Samburu	C4	ouvert	-11,6	-13,2
Kigelia	1997	Samburu	C3	ouvert	-27,3	-28,9
Pennisetum	1997	Samburu	C4	ouvert	-9,9	-11,5
Salvadora	1997	Samburu	C3	ouvert	-27	-28,6
Sporobolus	1997	Samburu	C4	ouvert	-10,7	-12,3
Cadaba	2005	Sof Omar Cave	C3	ouvert	-23,3	-25,1
Dobera	2005	Sof Omar Cave	C3	ouvert	-28,1	-29,9
Justicia	2005	Sof Omar Cave	C3	ouvert	-24,6	-26,4
Solanum	2005	Sof Omar Cave	C3	ouvert	-24,4	-26,2
Terminalia	2005	Sof Omar Cave	C3	ouvert	-25,2	-27
Acacia	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-26,7	-28,6
Athrixia	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-25,9	-27,8
Chryanthemoide	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-25,9	-27,8
Dombeye	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-23,8	-25,7
Gymnosporia	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-26,3	-28,2
Halleria	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-26,9	-28,8
Hibiscus	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-25,7	-27,6
Kiggelaria	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-25,7	-27,6
Leucosidea	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-25,4	-27,3
Lippia	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-25,9	-27,8
Mundulea	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-24,2	-26,1
Otholobium	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-25	-26,9
Rhus	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-25,6	-27,5
Rhus	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-26,1	-28
Tagetes	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-26,7	-28,6
Tarchonanthus	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-24,5	-26,4
Tarchonanthus	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-24,6	-26,5
Vanguera	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-26,4	-28,3
Withania	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-26,5	-28,4
Ziziphus	2006	Suikerbosrand	C3	ouvert	-23,6	-25,5
Acacia	2005	Tshane	C3	ouvert	-23,5	-25,3
Boscia	2005	Tshane	C3	ouvert	-24,1	-25,9
Eragrostis	2005	Tshane	C4	ouvert	-12,4	-14,2
Grewia	2005	Tshane	C3	ouvert	-24,8	-26,6
Rhigozum	2005	Tshane	C3	ouvert	-23,5	-25,3
Rhus	2005	Tshane	C3	ouvert	-25,4	-27,2
Schmidtia	2005	Tshane	C4	ouvert	-12,3	-14,1
Acacia	1997	Turkana	C3	ouvert	-25,5	-27,1
Anthephora	1998	Turkana	C4	ouvert	-11,3	-13
Aristida	1998	Turkana	C4	ouvert	-11,8	-13,5
Balanites	1997	Turkana	C3	ouvert	-27	-28,6
Barleria	1997	Turkana	C3	ouvert	-25,4	-27
Blepharis	1997	Turkana	C4	ouvert	-10,7	-12,3
Boscia	1997	Turkana	C3	ouvert	-25,7	-27,3
Cadaba	1997	Turkana	C3	ouvert	-28,9	-30,5
Cenchrus	1998	Turkana	C4	ouvert	-10,6	-12,3
Chloris	1998	Turkana	C4	ouvert	-11,9	-13,6
Combretum	1997	Turkana	C3	ouvert	-24,3	-25,9
Commiphora	1997	Turkana	C3	ouvert	-25,8	-27,4

Conostomium	1997	Turkana	C3	ouvert	-26,3	-27,9
Cordia	1984	Turkana	C3	ouvert	-23,6	-24,9
Cordia	1997	Turkana	C3	ouvert	-24,8	-26,4
Cucumis	1997	Turkana	C3	ouvert	-25,9	-27,5
Dactyloctenium	1998	Turkana	C4	ouvert	-10,9	-12,6
Digitaria	1998	Turkana	C4	ouvert	-11,2	-12,9
Dobera	1995-1997	Turkana	C3	ouvert	-24,9	-26,5
Dregea	1997	Turkana	C3	ouvert	-26,5	-28,1
Eriochloa	1998	Turkana	C4	ouvert	-11	-12,7
Euphorbia	1997	Turkana	C3	ouvert	-25,8	-27,4
Grewia	1997	Turkana	C3	ouvert	-26	-27,6
Hyphaene	1997	Turkana	C3	ouvert	-24,2	-25,8
Lawsonia	1997	Turkana	C3	ouvert	-25,5	-27,1
Maerua	1997	Turkana	C3	ouvert	-24,1	-25,7
Pavonia	1984	Turkana	C3	ouvert	-24,3	-25,6
Salvadora	1997	Turkana	C3	ouvert	-24,8	-26,4
Sericocomopsis	1997	Turkana	C3	ouvert	-28,6	-30,2
Sesamum	1997	Turkana	C3	ouvert	-26,5	-28,1
Sporobolus	1997-1998	Turkana	C4	ouvert	-11,8	-13,5
Tribulus	1997	Turkana	C4	ouvert	-10,8	-12,4
Ziziphus	1997	Turkana	C3	ouvert	-25,9	-27,5
Acacia	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-24	-25,8
Burkea	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-25,4	-27,2
Centropodia	2002-2003	Waterberg	C4	ouvert	-9	-10,8
Combretum	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-22,7	-24,5
Dichrostachys	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-24,2	-26
Diplorhynchus	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-22,1	-23,9
Englerophytum	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-24,5	-26,3
Enteropogon	2002-2003	Waterberg	C4	ouvert	-12,6	-14,4
Eragrostis	2002-2003	Waterberg	C4	ouvert	-9,8	-11,6
Euclea	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-25,8	-27,6
Faurea	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-24,1	-25,9
Ficus	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-23,5	-25,3
Grewia	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-25,1	-26,9
Heteropogon	2002-2003	Waterberg	C4	ouvert	-7,8	-9,6
Miscanthus	2002-2003	Waterberg	C4	ouvert	-9,1	-10,9
Ozoroa	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-22,6	-24,4
Panicum	2002-2003	Waterberg	C4	ouvert	-8,5	-10,3
Peltophorum	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-23,2	-25
Pseudolachnosty	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-23,7	-25,5
Pterocarpus	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-26,1	-27,9
Strychnos	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-23,8	-25,6
Syzygium	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-24,1	-25,9
Terminalia	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-22,8	-24,6
Vitex	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-25,4	-27,2
Xerophyta	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-23,2	-25
Ximenia	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-26,2	-28
Ziziphus	2002-2003	Waterberg	C3	ouvert	-24,5	-26,3
Carissa	2005	Wendo Genet	C3	forestier	-28,1	-29,9

Ficus	2005	Wendo Genet	C3	forestier	-27,5	-29,3
Juniperus	2005	Wendo Genet	C3	forestier	-26,4	-28,2
Justicia	2005	Wendo Genet	C3	forestier	-28,6	-30,4
Solanum	2005	Wendo Genet	C3	forestier	-26,7	-28,5
Behnia	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-29,1	-31
Bidens	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-29,7	-31,6
Bridelia	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-27,9	-29,8
Buddleia	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-28,3	-30,2
Carissa	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-29,2	-31,1
Clivia	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-26,4	-28,3
Combretum	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-25,2	-27,1
Crocosmia	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-28,9	-30,8
Grewia	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-29,3	-31,2
Greyia	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-29,5	-31,4
Halleria	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-27,2	-29,1
Impatiens	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-30,6	-32,5
Kiggelaria	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-30,3	-32,2
Leonotis	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-27,3	-29,2
Nuxia	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-24,4	-26,3
Plectranthus	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-30,1	-32
Podocarpus	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-26,8	-28,7
Pteridium	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-23,5	-25,4
Quisqualis	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-26,9	-28,8
Rapanea	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-27	-28,9
Rhus	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-27,6	-29,5
Rothmannia	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-28	-29,9
Rubus	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-26,4	-28,3
Scolopia	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-28,1	-30
Senecio	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-29	-30,9
Solanum	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-32,1	-34
Strophanthus	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-26,1	-28
Xymalos	2006	Woodbush Forest	C3	forestier	-27,2	-29,1

Annexe 8 : Valeurs isotopiques en $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations actuelles (WISER).

Site	Annee	Mois	Saison	$\delta^{18}O$ SMOW
Rukungiri	2004	Mars	Humide	0,66
Rukungiri	2004	Avril	Humide	-5,54
Rukungiri	2005	Mars	Humide	-1,62
Rukungiri	2005	Mai	Humide	-6,14
Rukungiri	2006	Mars	Humide	0,51
Rukungiri	2006	Avril	Humide	-1,67
Rukungiri	2006	Mai	Humide	-2,59
Masaka	2005	Mars	Humide	-5,25
Masaka	2005	Avril	Humide	-2,38
Masaka	2005	Mai	Humide	-0,58
Masaka	2018	Mars	Humide	-3,32
Masaka	2018	Avril	Humide	-7,62
Masaka	2018	Mai	Humide	-4,33
Entebbe	2003	Mars	Humide	-3,18
Entebbe	2003	Avril	Humide	-3,16
Entebbe	2003	Mai	Humide	-2,93
Entebbe	2014	Mars	Humide	-1,12
Entebbe	2014	Avril	Humide	-1,6
Entebbe	2014	Mai	Humide	-4,11
Entebbe	2018	Mars	Humide	-2,7
Entebbe	2018	Avril	Humide	-2,62
Entebbe	2018	Mai	Humide	-2,77
Jinja	2005	Mars	Humide	-0,78
Jinja	2005	Avril	Humide	-2,54
Jinja	2005	Mai	Humide	-6,84
Jinja	2015	Mars	Humide	-3,29
Jinja	2015	Avril	Humide	-3,67
Jinja	2015	Mai	Humide	-4,25
Jinja	2018	Mars	Humide	-1,46
Jinja	2018	Avril	Humide	-7,88
Jinja	2018	Mai	Humide	-0,16
Bugondo	2011	Mars	Humide	0,16
Bugondo	2011	Avril	Humide	-0,74
Bugondo	2011	Mai	Humide	-1,74
Bugondo	2015	Mars	Humide	-1,73
Bugondo	2015	Avril	Humide	-0,56
Bugondo	2015	Mai	Humide	-0,62
Bugondo	2018	Mars	Humide	-0,75
Bugondo	2018	Avril	Humide	-7,68
Bugondo	2018	Mai	Humide	-2,82

Rukungiri	2004	Septembre	Humide	-2,06
Rukungiri	2004	Octobre	Humide	-3,94
Rukungiri	2004	Novembre	Humide	-5,6
Rukungiri	2005	Septembre	Humide	-1,69
Rukungiri	2005	Octobre	Humide	-0,52
Masaka	2004	Septembre	Humide	-1,12
Masaka	2004	Octobre	Humide	-3,64
Masaka	2004	Novembre	Humide	-4,75
Masaka	2009	Septembre	Humide	-3,12
Masaka	2009	Octobre	Humide	-3,16
Masaka	2009	Novembre	Humide	-1,39
Masaka	2018	Septembre	Humide	-2,08
Masaka	2018	Octobre	Humide	-4,63
Masaka	2018	Novembre	Humide	-1,78
Entebbe	2003	Septembre	Humide	-2,36
Entebbe	2003	Octobre	Humide	-2,37
Entebbe	2003	Novembre	Humide	-2,31
Entebbe	2014	Septembre	Humide	-4,27
Entebbe	2014	Octobre	Humide	-1,99
Entebbe	2014	Novembre	Humide	-3,26
Entebbe	2018	Septembre	Humide	-1,43
Entebbe	2018	Octobre	Humide	-3,34
Entebbe	2018	Novembre	Humide	-0,97
Jinja	2004	Septembre	Humide	-1
Jinja	2004	Octobre	Humide	-2,2
Jinja	2004	Novembre	Humide	-4,2
Jinja	2015	Septembre	Humide	0,53
Jinja	2015	Octobre	Humide	-2,56
Jinja	2015	Novembre	Humide	-3,6
Jinja	2018	Septembre	Humide	0,51
Jinja	2018	Octobre	Humide	-1,54
Jinja	2018	Novembre	Humide	-0,88
Bugondo	2011	Septembre	Humide	-2,38
Bugondo	2011	Octobre	Humide	-1,73
Bugondo	2011	Novembre	Humide	-4,12
Bugondo	2015	Septembre	Humide	-0,57
Bugondo	2015	Octobre	Humide	-2,98
Bugondo	2015	Novembre	Humide	-2,6
Bugondo	2018	Septembre	Humide	-0,5
Bugondo	2018	Octobre	Humide	-2,87
Bugondo	2018	Novembre	Humide	-0,46
Rukungiri	2004	Decembre	Sèche	-2,42
Rukungiri	2004	Janvier	Sèche	-1,67
Rukungiri	2004	Fevrier	Sèche	1,05
Rukungiri	2005	Janvier	Sèche	-1,77
Rukungiri	2005	Fevrier	Sèche	4,66

Rukungiri	2006	Janvier	Sèche	-1,41
Masaka	2004	Decembre	Sèche	-1,11
Masaka	2005	Janvier	Sèche	-0,67
Masaka	2018	Decembre	Sèche	-3,13
Masaka	2018	Janvier	Sèche	-1,46
Masaka	2018	Fevrier	Sèche	-2,11
Entebbe	2003	Decembre	Sèche	-2,08
Entebbe	2003	Janvier	Sèche	0,18
Entebbe	2003	Fevrier	Sèche	1,85
Entebbe	2014	Decembre	Sèche	-2,44
Entebbe	2014	Janvier	Sèche	2,33
Entebbe	2014	Fevrier	Sèche	-0,5
Entebbe	2018	Decembre	Sèche	-2,28
Entebbe	2018	Janvier	Sèche	-2,62
Entebbe	2018	Fevrier	Sèche	-2,72
Jinja	2005	Janvier	Sèche	1,78
Jinja	2005	Fevrier	Sèche	1,41
Jinja	2015	Decembre	Sèche	-0,98
Jinja	2015	Janvier	Sèche	1,54
Jinja	2015	Fevrier	Sèche	2,36
Jinja	2018	Decembre	Sèche	1,65
Jinja	2018	Janvier	Sèche	1,84
Jinja	2018	Fevrier	Sèche	-1,83
Bugondo	2011	Decembre	Sèche	-1,29
Bugondo	2015	Decembre	Sèche	-2,34
Bugondo	2015	Janvier	Sèche	-2,3
Bugondo	2017	Janvier	Sèche	-0,79
Bugondo	2017	Fevrier	Sèche	-0,31
Bugondo	2018	Decembre	Sèche	-3,59
Bugondo	2018	Fevrier	Sèche	-1,22
Rukungiri	2004	Juin	Sèche	0,63
Rukungiri	2004	Juillet	Sèche	-0,56
Rukungiri	2004	Aout	Sèche	0,39
Rukungiri	2005	Juillet	Sèche	0,35
Rukungiri	2005	Aout	Sèche	-2,69
Rukungiri	2006	Juin	Sèche	-2,78
Masaka	2004	Aout	Sèche	-1,16
Masaka	2005	Juin	Sèche	-3,36
Masaka	2005	Juillet	Sèche	-0,99
Masaka	2005	Aout	Sèche	-3,29
Masaka	2009	Aout	Sèche	-1,41
Masaka	2018	Juin	Sèche	-0,94
Masaka	2018	Juillet	Sèche	-0,71
Masaka	2018	Aout	Sèche	-0,38
Entebbe	2003	Juin	Sèche	-1,66
Entebbe	2003	Juillet	Sèche	-1,93

Entebbe	2003	Aout	Sèche	-3,91
Entebbe	2014	Juin	Sèche	-0,95
Entebbe	2014	Juillet	Sèche	3,15
Entebbe	2014	Aout	Sèche	-1,51
Entebbe	2018	Juin	Sèche	-0,42
Entebbe	2018	Juillet	Sèche	-1,13
Entebbe	2018	Aout	Sèche	-0,12
Jinja	2005	Juin	Sèche	-0,1
Jinja	2005	Juillet	Sèche	-2,24
Jinja	2005	Aout	Sèche	-1,94
Jinja	2015	Juin	Sèche	0,08
Jinja	2015	Juillet	Sèche	0,63
Jinja	2015	Aout	Sèche	0,78
Jinja	2018	Juin	Sèche	-0,61
Jinja	2018	Juillet	Sèche	-0,2
Jinja	2018	Aout	Sèche	-1,48
Bugondo	2011	Juin	Sèche	-0,13
Bugondo	2011	Juillet	Sèche	-0,12
Bugondo	2011	Aout	Sèche	-2,16
Bugondo	2015	Juin	Sèche	-0,58
Bugondo	2015	Juillet	Sèche	-0,34
Bugondo	2015	Aout	Sèche	0,01
Bugondo	2018	Juin	Sèche	-1,23
Bugondo	2018	Juillet	Sèche	1,35
Bugondo	2018	Aout	Sèche	-2,49

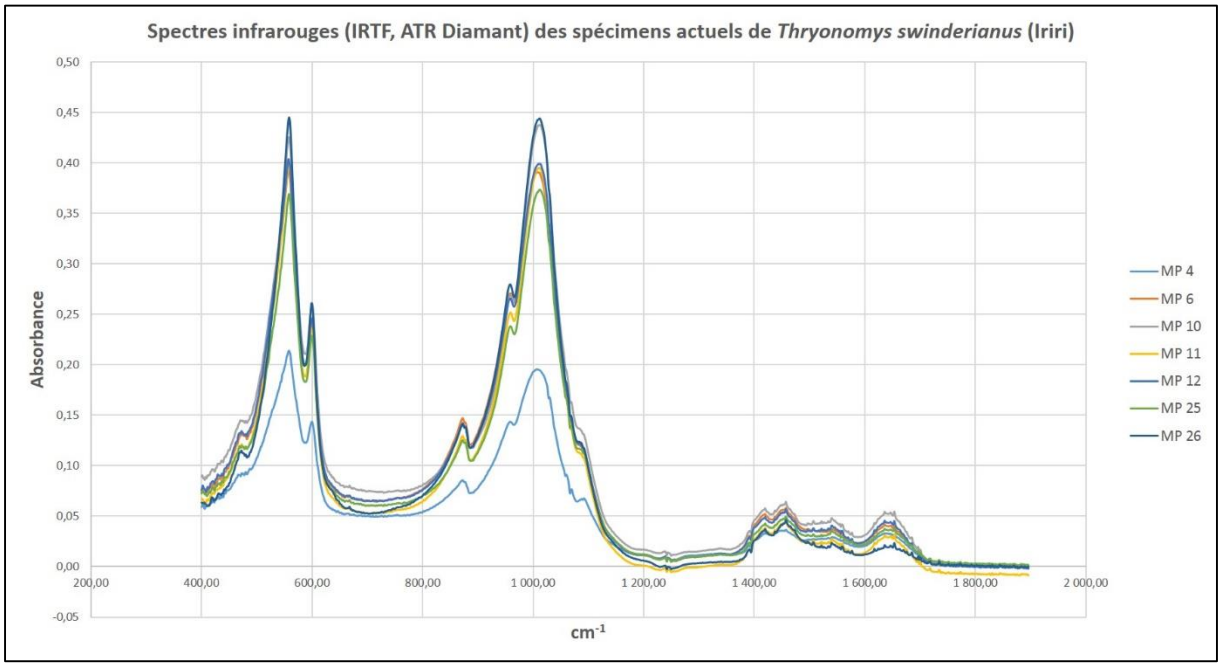
Annexe 9 : Valeurs isotopiques du $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ des grands mammifères du Miocène inférieur d'Ouganda et de Namibie (Roche, 2012)

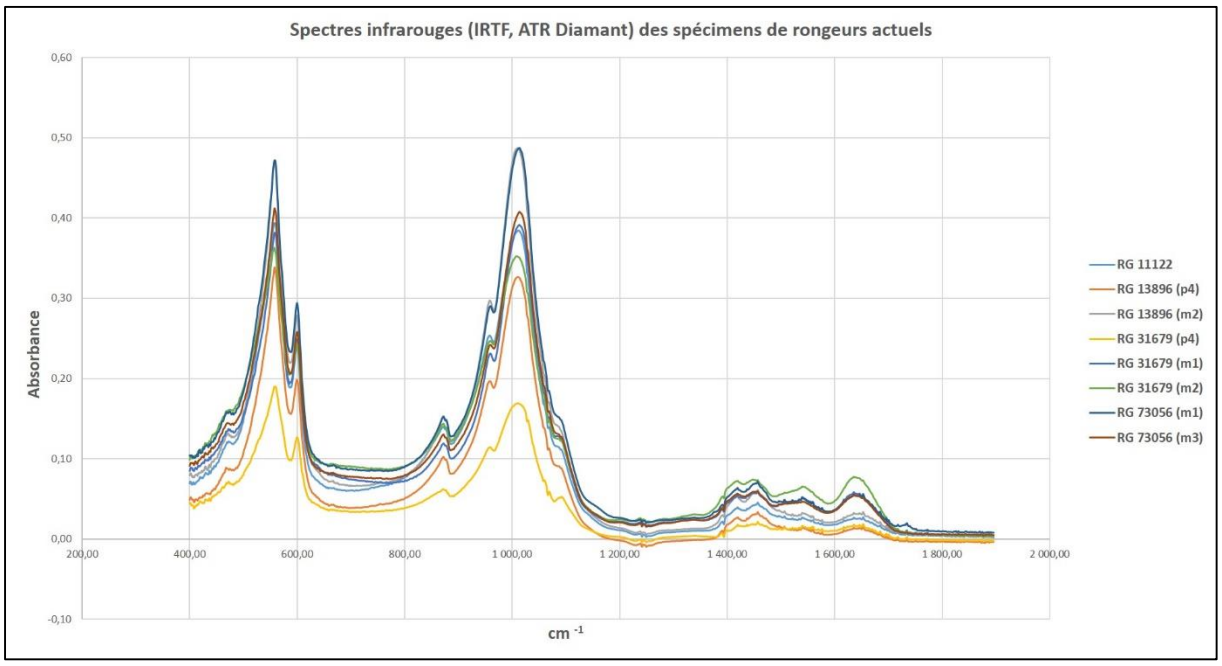
Les valeurs de $\delta^{18}O$ en SMOW ont été calculées dans cette thèse à des fins comparatives. Les analyses sur les grands mammifères ont été réalisées sur les groupements carbonates.

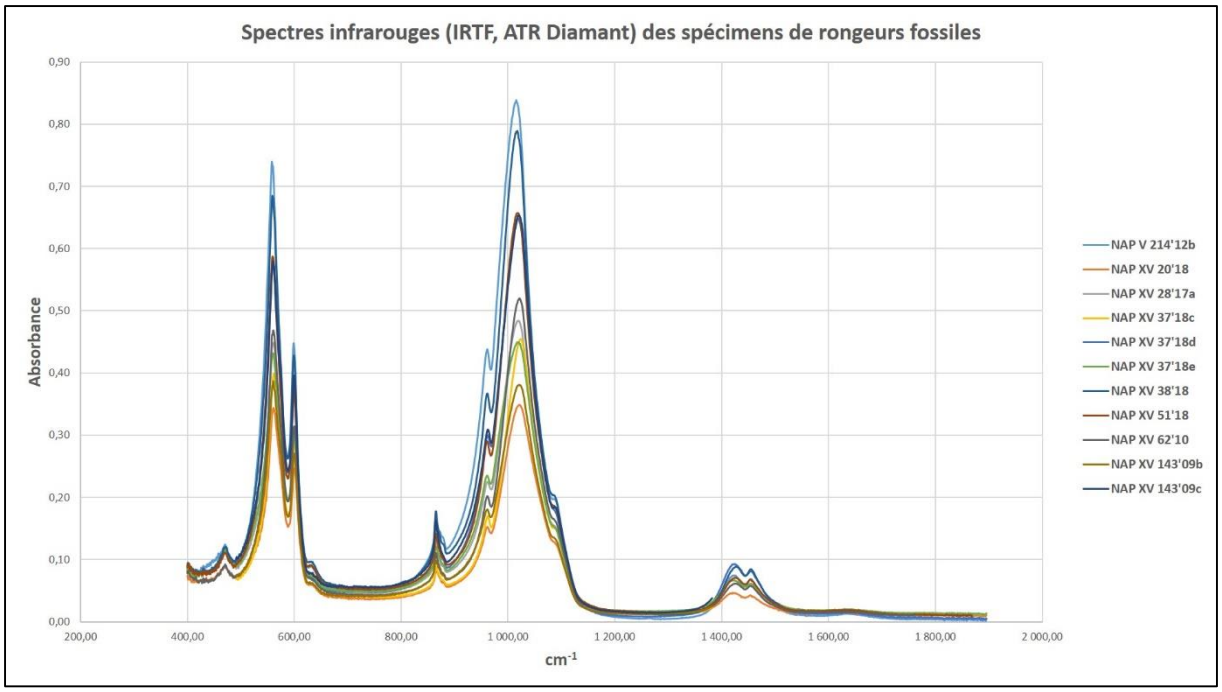
Spécimen	Sous-ordre/ Famille	Espèce	Localité	$\delta^{13}C$ (‰ PDB)	$\delta^{18}O$ (‰ PDB)	$\delta^{18}O$ (‰ SMOW)
AntNap 1	Anthracothères	*indet.*	Napak XV	-12,4	-3,9	26,90
ProNap 1	Deinothères	*Prodeinotherium hobleyi*	Napak I	-9,1	-4,7	26,07
ProNap 2	Deinothères	*Prodeinotherium hobleyi*	Napak XIX	-9,7	-3,6	27,21
ProNap 3	Gomphothères	*indet.*	Napak IX	-10,5	-2,0	28,86
ProNap 4	Gomphothères	*indet.*	Napak I	-9,8	-4,3	26,49
ProNap 5	Gomphothères	*indet.*	Napak I	-9,4	-0,5	30,40
RhiNap 1	Rhinocerotidés	*indet.*	Napak V	-11,1	-2,4	28,45
RhiNap 2	Rhinocerotidés	*indet.*	Napak XIX	-9,2	-3,7	27,11
RhiNap 3	Rhinocerotidés	*indet*	Napak I	-11,0	-0,9	29,99
RhiNap 4	Rhinocerotidés	*indet.*	Napak IV	-10,7	0,2	31,13
RhiNap 5	Rhinocerotidés	*indet.*	Napak IV	-10,3	-2,4	28,45
TraNap 1	Tragulidés	*Dorcatherium sp.*	Napak V	-10,9	-7,0	23,70
TraNap 2	Tragulidés	*Dorcatherium sp.*	Napak XV	-10,2	-4,5	26,28
AntGri 1	Anthracothères	*indet.*	Grillental	-10,8	-0,1	30,82
CliLan 1	Climacocératidés	*indet.*	Langental	-9,0	0,4	31,33
CliLan 2	Climacocératidés	*indet.*	Langental	-10,7	0,8	31,74
CliLan 3	Climacocératidés	*indet.*	Langental	-9,6	0,1	31,02
RumEli 1	Ruminants	*indet.*	Elisabethfeld	-8,5	2,9	33,91
RumLan 1	Ruminants	*indet.*	Langental	-10,1	0,4	31,33
RumLan 2	Ruminants	*indet.*	Langental	-10,3	1,8	32,78
ProEli 1	Gomphothères	*indet.*	Elisabethfeld	-7,6	1,6	32,57
ProEli 2	Mastodontes	*Eozygodon morotoensis*	Elisabethfeld	-9,4	1,0	31,95
RhiGri 1	Rhinocerotidés	*indet*	Grillental	-9,6	0,9	31,85
RhiGri 2	Rhinocerotidés	*indet*	Grillental	-8,9	0,0	30,92
RhiGri 3	Rhinocerotidés	*indet*	Grillental	-8,6	-2,6	28,24
RhiGri 4	Rhinocerotidés	*indet*	Grillental	-9,4	-0,3	30,61
RhiGri 5	Rhinocerotidés	*indet*	Grillental	-8,8	-1,1	29,79
RhiGri 6	Rhinocerotidés	*indet*	Grillental	-8,6	-0,3	30,61
RhiGri 7	Rhinocerotidés	*indet*	Grillental	-8,4	-0,4	30,51
RhiGri 8	Rhinocerotidés	*indet*	Grillental	-8,6	1,5	32,47
RhiLan 1	Rhinocerotidés	*indet*	Langental	-9,7	-1,8	29,06
RhiLan 2	Rhinocerotidés	*indet*	Langental	-9,9	-1,4	29,48
RhiLan 3	Rhinocerotidés	*indet*	Langental	-9,4	0,9	31,85
RhiLan 4	Rhinocerotidés	*indet*	Langental	-10,5	0,0	30,92
RhiLan 5	Rhinocerotidés	*indet*	Langental	-9,7	-1,0	29,89
RhiLan 6	Rhinocerotidés	*indet*	Langental	-10,0	0,5	31,44

RhiLan 7	Rhinocerotidés	*indet*	Langental	-9,3	2,7	33,70
RhiLan 8	Rhinocerotidés	*indet*	Langental	-10,1	-1,8	29,06
RhiLan 9	Rhinocerotidés	*indet*	Langental	-9,2	0,7	31,64
SuiGri 1	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Grillental	-9,9	-0,8	30,10
SuiGri 2	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Grillental	-9,5	0,2	31,13
SuiGri 3	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Grillental	-9,1	0,5	31,44
SuiGri 4	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Grillental	-9,4	0,6	31,54
SuiGri 5	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Grillental	-8,7	-0,6	30,30
SuiGri 6	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Grillental	-7,5	-1,6	29,27
SuiLan 1	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Langental	-10,0	-0,1	30,82
SuiLan 10	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Langental	-11,2	-0,4	30,51
SuiLan 2	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Langental	-8,0	-0,1	30,82
SuiLan 3	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Langental	-9,9	1,3	32,26
SuiLan 4	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Langental	-12,0	-0,1	30,82
SuiLan 5	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Langental	-8,4	0,7	31,64
SuiLan 6	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Langental	-9,1	-0,9	29,99
SuiLan 7	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Langental	-10,4	-0,7	30,20
SuiLan 8	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Langental	-10,5	-1,4	29,48
SuiLan 9	Suidés	*Nguruwe namibensis*	Langental	-11,5	-0,8	30,10

Annexe 10 : Spectres infrarouges (IRTF, ATR Diamant) réalisés sur les spécimens de rongeurs actuels et fossiles.






Spectres infrarouges (IRTF, ATR Diamant) des spécimens de rongeurs fossiles
Absorbance
0,90
0,80
0,70
0,60
0,50
0,40
0,30
0,20
0,10
0,00
200,00
400,00
600,00
800,00
1 000,00
1 200,00
1 400,00
1 600,00
1 800,00
2 000,00
cm-1
NAP V 214'12b
NAP XV 20'18
NAP XV 28'17a
NAP XV 37'18c
NAP XV 37'18d
NAP XV 37'18e
NAP XV 38'18
NAP XV 51'18
NAP XV 62'10
NAP XV 143'09b
NAP XV 143'09c

Liste des figures

Partie I. Chapitre 1

Figure I.1.1 : Carte topographique et coupe stratigraphique du Mont Akisim et présentation des sites étudiés signalés en rouge (d'après Pickford *et al.,* 2020).

Figure I.1.2 : Présentation des sites d'intérêt. A – Napak IV, B – Napak V, C- Napak XV, D- Napak XXX, E – Napak XXXI.

Figure I.1.3: Biostratigraphie des sites miocènes de Napak (Pickford *et al*., 2020).

Figure I.1.4 : Présentation des sites namibiens d'intérêt. A – Grillental, B – Langental, C – Elisabethfeld.

Figure I.1.5 : Localisation des sites du Miocène inférieur de la Sperrgebiet (Namibie) (modifié d'après Pickford et Senut, 2000).

Figure I.1.6 : Biostratigraphie des sites du Miocène inférieur ougandais et namibien (modifiée d'après Pickford *et al*., 2020).

Figure I.1.7 : A – Vue occlusale d'un crâne de *Bathyergoides neotertiarius* (GT 50'06). B - Molaire supérieure *Renefossor songhorensis* (NAP IV 127'13). C - Molaire inférieure gauche de *Renefossor songhorensis* (NAP XV 300'08). Légende : Ant. = Antérieur, Post. = Postérieur.

Figure I.1.8 : Vues occlusales de crânes de *Diamantomys luederitzi*. A - NAP XV 268'08 de Napak XV (Ouganda), B - GT 15'17 de Grillental (Namibie). Légende : Ant. = Antérieur, Post. = Postérieur.

Figure I.1.9 : Rongeurs anomaluroïdes retrouvés à Napak. A - NAP XV 170'07, crâne de *Nonanomalurus soniae* (vue occlusale). B - NAP XV 170'07 : hémimandibule gauche de *Nonanomalurus soniae* appartenant au crâne NAP XV 170'07 (vue latérale). C - NAP XV 98'15, hémimandibule gauche de *Paranomalurus bishopi* (vue latérale). Légende : Ant. = Antérieur, Post. = Postérieur.

Partie I. Chapitre 2

Figure I.2.1 : NAP V 160'11 - Rangée dentaire supérieure gauche de *Diamantomys luederitzi* (P3-M3).

Figure I.2.2 : NAP V 19'11 - Rangée dentaire inférieure droite de *Diamantomys luederitzi* (p4-m2, échelle = 1mm).

Figure I.2.3 : Crâne de *Diamantomys luederitzi*, spécimen NAP XV 268'08. A – Vue dorsale, B – Vue ventrale, C – Vue latérale gauche, D – Vue latérale droite.

Figure I.2.4 : Crâne de *Diamantomys luederitzi*, spécimen NAP IV 220'09. A – Vue dorsale, B – Vue ventrale, C – Vue latérale gauche, D – Vue latérale droite, E – Vue occipitale.

Figure I.2.5 : Crâne de *Diamantomys luederitzi*, spécimen NAP XIII 20'17. A – Vue dorsale, B – Vue ventrale, C – Vue latérale gauche, D – Vue latérale droite, E – Vue occipitale.

Figure I.2.6 : Mandibules de *Diamantomys luederitzi*. NAP XXX 1'18, hémimandibule gauche : A - Vue buccale, B – Vue linguale, C - Vue occlusale. NAP XXX 24'18, hémimandibule droite : D – Vue buccale, E – Vue linguale, F – Vue occlusale.

Figure 6 : Humérus distaux de *Diamantomys luederitzi* (A-E – humérus distal gauche ; F-J – humérus distal droit) : NAP IV 65 : A, F - Vue antérieure, B, G - Vue médiale, C, H - Vue postérieure, D, I - Vue latérale, E, J – Vue distale.

Figure I.2.8 : NAP V 7'15 - Rangée dentaire supérieure droite (P4-M2) de *Paranomalurus bishopi* (vue occlusale). Légende : Ant. = Antérieur, Post. = Postérieur.

Figure I.2.9 : NAP V 98'15 - Rangée dentaire inférieure droite (p4-m3) de *Paranomalurus bishopi* (vue miroir occlusale).

Figure 7 : Hémimandibules droites de *Paranomalurus bishopi*. NAP XV 73'16 : A - Vue buccale, B - Vue linguale, C - Vue occlusale. NAP XV 98'15 : D - Vue buccale, E - Vue linguale, F - Vue occlusale.

Figure I.2.11 : Humérus distal droit de *Paranomalurus bishopi*, NAP XV 113'07. A - Vue antérieure, B - Vue médiale, C - Vue postérieure, D - Vue latérale, E - Vue distale.

Figure 8 : Ulnas proximaux de *Paranomalurus bishopi*. NAP IV 185'11 : ulna proximal droit. A - Vue antérieure, B - Vue latérale, C - Vue postérieure, D - Vue médiale. NAP V 51'03, ulna proximal gauche. E - Vue antérieure, F – Vue latérale, G – Vue postérieure, H – Vue médiale. NAP XV 64'12, ulna proximal gauche. I – Vue antérieure, J – Vue latérale, K – Vue postérieure, L – Vue médiale.

Figure 9 : Fémur proximal gauche de *Paranomalurus bishopi*. NAP XV 152'12, A – Vue antérieure, B – Vue médiale, C – Vue postérieure, D – Vue latérale.

Figure I.2.14: NAP V 172'15 - P4 et M1 gauches de *Paranomalurus walkeri* (vue occlusale).

Figure I.2.15 : NAP XV 6'12 - Rangée dentaire inférieure gauche de *Paranomalurus walkeri* (p4-m2) (vue occlusale).

Figure 10 : Hémimandibule droite de *Paranomalurus walkeri*. NAP XV 146'09, A - Vue buccale, B - Vue linguale, C - Vue occlusale.

Figure I.2.17 : Fémurs proximaux de *Paranomalurus walkeri*. NAP XV 99'09 (A-D), fémur proximal droit : A - Vue antérieure, B - Vue médiale, C - Vue postérieure, D - Vue latérale. NAP XV 375'08 (E-H), fémur proximal gauche : E – Vue antérieure, F – Vue médiale, G – Vue postérieure, H – Vue latérale.

Figure 11: *Nonanomalurus soniae* - A : NAP V 140'11- Rangée dentaire supérieure gauche (M1-M3), vue mirroir. B : NAP XV 170'07- Rangée dentaire supérieure droite (P4-M3) (Vue miroir occlusale).

Figure I.2.19 : NAP XV 170'07- Rangée dentaire inférieure droite (p4-m3) de *Nonanomalurus soniae* (vue miroir occlusale).

Figure I.2.20 : Humérus distaux et ulna proximal de *Nonanomalurus soniae*. NAP XXXI 58'18 (A-D, I) : humérus distal gauche, A – Vue antérieure, B – Vue latérale, C – Vue postérieure, D – Vue médiale, I – Vue distale. NAP XV 201'08 (E-H, J) : humérus distal droit, E – Vue antérieure, F – Vue latérale, G – Vue postérieure, H – Vue médiale, J – Vue distale. NAP IV 21'17 (K-N) : ulna gauche proximal, K – vue antérieure, L – Vue latérale, M – Vue postérieure, N – Vue médiale.

Figure I.2.21 : Molaires indéterminées de *Renefossor songhorensis* – A : NAP XV 300'08 - Molaire supérieure droite indéterminée, B : NAP IV 127'13 – Molaire inférieure gauche indéterminée (vues occlusales).

Figure I.2.22 : Hémimandibules de *Renefossor songhorensis*. NAP IV 124'17 (A-C) : hémimandibule gauche, A – Vue buccale, B – Vue linguale, C – Vue occlusale. NAP V 4'07 (D-F) : hémimandibule gauche, D – Vue buccale, E – Vue linguale, F – Vue occlusale. NAP IX 20'99 (G-I) : hémimandibule droite, G – Vue buccale, H – Vue linguale, I – Vue occlusale.

Figure I.2.23 : LT 42'07 - Rangée dentaire supérieure gauche (P4-M2) de *Bathyergoides neotertiarius* (vue occlusale).

Figure I.2.24 : Molaires de *Bathyergoides neotertiarius*. A : LT 58'08 – m2 et m3 gauches (Vue miroir); B : GT 34'03 - p4, m1 et m2 droites (vue occlusales).

Figure I.2.25 : LT 449'96 – p4 et m1 gauches de *Bathyergoides neotertiarius* (juvénile, Vue miroir) (vue occlusale).

Partie I. Chapitre 3 :

Ce chapitre faisant l'objet d'une publication sous presse, la numérotation des figures est faite selon la revue *Geodiversitas*.

Figure 1: Map of the Sperrgebiet (Diamond Area 1, Namib Desert, Namibia) and location of the palaeontological sites (modified after Roche 2012).

Figure 2: GT Carrière. At the base of the dune, the green clay levels yielded the fossils.

Figure 3: Skeleton of *Bathyergoides neotertiarius* (Stromer, 1923) (GT 50'06) *in situ* when discovered.

Figure 4: List of measurements taken in this study and used for the index calculations. *Bathyergus janetta*, specimen TM 39332 – A: Dorsal view of the skull – B: Ventral view of the skull – C: Dorsal view of the mandible – D: Occlusal view of the left cheek teeth raw – E: Anterior view of the left humerus – F: Anterior view of the left ulna – G: Medial view of the left ulna. Abbreviations: SL: length of the skull – SW: Width of the skull – CRL: Length of the cheek teeth raw – ML: Length of the hemimandible – HL: Length of the humerus – DW: Length of the humeral diaphysis – DEW: Width of the distal epiphysis – PEW: Width of the proximal epiphysis – UL: Length of the ulna – DuW: Width of the ulna diaphysis – OPL: Length of the olecranon process – TL: Length of the tooth – TW: Width of the tooth. Scale = 1cm.

Figure 5: Upper Incisor and mandible of GT 50'06. A-D: Left upper incisor - A: Labial view - B: Mesial view - C: Lingual view - D: Distal view. E-G: Mandible - E: Right lateral view - F: Inferior view - G: Occlusal view.

Figure 6: Right upper cheek tooth row of GT 50'06. A: P4-M3, B: Detail of the posterior part of the M3 (Occlusal view).

Figure 7: Right lower cheek tooth row (p4-m3, occlusal view).

Figure 8: Views of the skull GT 50'06 before cleaning.

Figure 9: Skull of GT 50'06. A: Dorsal view - B: Ventral view - C: Left lateral view - D: Occipital view

Figure 10: Mandible of GT 50'06. A: Ventral view - B: Dorsal view - C: Left buccal view - D: Right buccal view.

Figure 11: Lingual view of A: LT 200b'98 - B: LT 50'19, specimens of *Bathyergoides neotertiarius.*

Figure 12: Humeri of GT 50'06. A-D: Right humerus - A: Anterior view - B: Lateral view - C: Posterior view - D: Medial view. E-H: Left humerus - E: Anterior view - F: Lateral view - G: Posterior view - H:

Medial view. I-J: Proximal (I) and distal (J) view of the right humerus. K: Proximal view of the left humerus.

Figure 13: Ulnae of GT 50'06. A-D: Right ulna - A: Anterior view - B: Lateral view - C: Posterior view - D: Medial view. E-F: Olecranon process of the left ulna- E: Anterior view - F: Lateral view - G: Posterior view - H: Medial view.

Figure 14: Radius of GT 50'06. A-D: Left radius – A: Lateral view, B: Medial view, C: Anterior view, D: Posterior view. E-F: Right radius and a fragment of the right ulna. E: Medial view, F: Anterior view.

Figure 15: Femora of GT 50'06. A-D: Proximal epiphysis of the left femur - A: Anterior view - B: Lateral view - C: Posterior view - D: Medial view. E-H: Shaft of the right femur - E: Anterior view - F: Lateral view - G: Posterior view - H: Medial view. I-L: Shaft of the left femur – I: Anterior view – J: Lateral view – K: Posterior view – L: Medial view.

Figure 16: Tibiae of GT 50'06. A-D: Left tibia (A: anterior view; B: lateral view; C: posterior view; D: medial view); E-I: proximal epiphysis of the right tibia (E: anterior view; F: lateral view; G: posterior view; H: medial view; I: proximal view); I: left fibula.

Figure 17: Muscular insertions of the left tibia GT 50'06.

Figure 18: Left calcaneum of GT 50'06. A: Dorsal view - B: Lateral view - C: Plantar view - D: Medial view - E: Distal view - F: Proximal view.

Figure 19: Rib cage GT 50'06.

Figure 20: Cervical vertebrae of GT 50'06. A: Ventral view, B: Dorsal view.

Figure 21: Lumbar vertebrae of GT 50'06 (dorsal view).

Figure 22: Caudal vertebrae of GT 50'06 (dorsal view).

Figure 23: Skulls of extant fossorial rodents and GT 50'06. *Cryptomys hottentotus* AZ 834: A: Upper view, E: Palatal view, I: Left lateral view. - *Bathyergus suillus* TM 39392: B: Upper view, F: Palatal view, J: Left lateral view. - *Georychus capensis* TM 38360: C: Upper view, G: Palatal view, K: Left lateral view. - *Heliophobius argentocinereus* TM 45931: D: Upper view, H: Palatal view, L: Left lateral view. - *Bathyergoides neotertiarius* GT 50'06: M: Upper view, N: Palatal view, O: Left lateral view. (Scale = 1cm).

Figure 24: Mandible of extant fossorial rodents and GT 50'06, A-C: Ventral view - A: *Heliophobius argentocinereus* TM 45931 - B: *Cryptomys hottentotus* AZ 834- C: *Bathyergus janetta* TM 39332. D-F: Left lateral view - D: *Heliophobius argentocinereus* TM 45931 – E: *Cryptomys hottentotus* AZ 834 - F:

Bathyergus janetta TM 39332 - (G-I) *Bathyergoides neotertiarius* GT 50’06, G: Left lateral view, H: Right lateral view, I: Ventral view. (Scale = 1cm).

Figure 25: Humeri of extant fossorial rodents and of GT 50'06. *Cryptomys damarensis* TM 45891: Left humerus A: Anterior view, F: Lateral view, K: Posterior view. - *Cryptomys hottentotus* AZ 834: Right humerus B: Anterior view, G: Lateral view, L: Posterior view. - *Bathyergus janetta* TM 39332: Left humerus C: Anterior view, H: Lateral view, M: Posterior view. - *Heliophobius argentocinereus* TM 45931: Right humerus D: Anterior view, I: Lateral view, N: Posterior view. - *Tachyoryctes splendens* 820 38 M 1: Right humerus E: Anterior view, J: Lateral view, O: Posterior view. - *Bathyergoides neotertiarius* GT 50’06: Right humerus P: Anterior view, Q: Lateral view, R: Posterior view. (Scales = 1cm).

Figure 26: Ulnae of extant fossorial rodents and GT 50'06. *Cryptomys damarensis* TM 45891: Left ulna A: Anterior view, F: Lateral view. - *Cryptomys hottentotus* AZ 834: Right ulna B: Anterior view, G: Lateral view. - *Bathyergus janetta* TM 39332: Left ulna C: Anterior view, H: Lateral view. *Tachyoryctes splendens* 820 38 M 1: Right ulna D: Anterior view, I: Lateral view. - *Bathyergoides neotertiarius* GT 50’06: Right ulna E: Anterior view, J: Lateral view. (Scale = 1cm).

Figure 27: Femora of extant fossorial rodents and GT 50'06. *Cryptomys hottentotus* AZ 834: Right femur A: Anterior view, F: Posterior view, K: Medial view. - *Bathyergus janetta* TM 39332: Left femur B: Anterior view, G: Posterior view, L: Medial view. - *Heliophobius argentocinereus* TM 45931: Left femur C: Anterior view, H: Posterior view, M: Medial view. - *Tachyoryctes splendens* 820 38 M 1: Right femur D: Anterior view, I: Posterior view, N: Medial view. - *Bathyergoides neotertiarius* GT 50’06: Left femur E: Anterior view, J: Posterior view, O: Medial view. (Scale = 1cm).

Figure 28: Tibio-fibulae of extant fossorial rodents and GT 50'06. *Cryptomys hottentotus* AZ 834: Right tibio-fibula A: anterior view, F: Postero-medial view. - *Cryptomys damarensis* TM 45891: Left tibio-fibula, B: Anterior view, G: Postero-medial view. - *Bathyergus janetta* TM 39332: Left tibio-fibula C: Anterior view, H: Postero-medial view. - *Heliophobius argentocinereus* TM 45931: Left tibio-fibula D: Anterior view, I: Postero-medial view. - *Tachyoryctes splendens* 820 38 M 1: Right tibio-fibula E: Anterior view, J: Postero-medial view. - *Bathyergoides neotertiarius* GT 50’06: Left tibia K: Anterior view, L: Posterior view. (Scale = 1cm).

Partie II. Chapitre 1 :

Figure II.1 : Positionnement des différents types de landmarks sur une mandibule de rongeur (Claude, 2008).

Figure II.1.1: Measurements taken on the skulls of the extant and extinct specimens of rodents and primates for the Linear discriminant Analysis. Specimen TM 39332 - *Bathyergus janetta* (Scale = 1cm).

Figure II.1.2: Measurements taken on the distal humerus of the extant and extinct specimens of rodents and primates for the LDA. Specimen TM 39332 - *Bathyergus janetta* (Scale = 1cm).

Figure II.1.3: Position of the landmarks (type II) and curves (semi-landmarks, in colors) on the skull of RG 3223 (*Anomalurus jacksoni*) (Scale = 1 cm).

Figure II.1.4: Position of the curves on the distal humerus for the geometric morphometrics (in colors). Specimen TM 39332 – *Bathyergus janetta*, left distal humerus. Each black dot represents the landmark that delimits the ends of the curve (not to scale).

Figure II.1.5: Phylogeny of the rodents used in this study with the time of divergence between the different clades. (Hedges *et al*., 2015; Kumar *et al*., 2017).

Figure II.1.6: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Diamantomys luederitzi*.

Figure II.1.7: LDA based on the measurements of the distal humerus of extant and extinct species.

Figure II.1.8: Principal Component Analysis of the skull of extant taxa and *Diamantomys luederitzi* using geometric morphometrics. Only the PC1 and PC2 are presented.

Figure II.1.9: LDA based on geometric morphometrics of the skulls and fossil prediction for the species *Diamantomys luederitzi*.

Figure II.1.10: Principal Component Analysis showing the discrimination of locomotor groups on the distal humerus (only the PC1 and PC2 are represented). The specimens of *Diamantomys luederitzi* are placed within/close to the fossorial morphospace.

Figure II.1.11: LDA based on the distal humerus of extant and extinct taxa using geometric morphometrics. The species *Diamantomys luederitzi* plots between the terrestrial and fossorial morphospaces, depending on the specimen.

Figure II.1.12: PFDA realized on the skulls of the extant taxa and *Diamantomys luederitzi*.

Figure II.1.13: PFDA based on the distal humerus of extant rodents and prediction of locomotor mode of *Diamantomys luederitzi*.

Figure II.1.14: PFDA realized with the skull morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Diamantomys luederitzi*.

Figure II.1.15: PFDA realized for the extant taxa and placement of *Diamantomys luederitzi*. A- Representation of the morphospaces on the DA1 and DA2 axis. B- Representation of the morphospaces on the DA2 and DA3 axis. C- Representation of the morphospaces on the DA3 and DA4 axis.

Figure II.1.16: Skull morphology of *Diamantomys luederitzi* (A – Dorsal view, D – Ventral view), the glider *Anomalurus derbianus* (Specimen TM 12663, B – Dorsal view, E – Ventral view) and the terrestrial species *Cricetomys emini* (Specimen CG 1956 578, C – Dorsal view, F – Ventral view). (Abreviations: Ant. = Anterior, Post. = Posterior).

Partie II. Chapitre 2 :

Figure II.2.1: Measurements taken on the humerus and ulna of the extant and extinct specimens of rodents and primates for the LDA and PFDA. Specimen TM 39332 - *Bathyergus janetta* (Scale = 1cm).

Figure II.2.2: Position of the curves on the complete humerus for the geometric morphometrics (GT 50'06 – *Bathyergoides neotertiarius*, scale = 1 cm).

Figure II.2.3: Phylogeny of the rodents used in this study with the time of divergence between the different clades. (Hedges *et al*., 2015; Kumar *et al*., 2017).

Figure II.2.4: LDA based on the linear measurements of the humerus of the extant species and locomotor prediction about the fossil species *Bathyergoides neotertiarius*.

Figure II.2.5: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Bathyergoides neotertiarius* (distal humerus).

Figure II.2.6: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Bathyergoides neotertiarius* (complete ulnae).

Figure II.2.7: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Bathyergoides neotertiarius* (proximal ulnae).

Figure II.2.8: Principal Component Analysis showing the discrimination of locomotor groups on the complete humerus (only the PC1 and PC2 are represented). The specimens of *Bathyergoides neotertiarius* is placed within the fossorial morphospace.

Figure II.2.9: LDA based on the complete humerus of extant and extinct taxa using geometric morphometrics. The species *Bathyergoides neotertiarius* plots within the fossorial morphospace in the combination of LD2 and LD3 axis.

Figure II.2.10: Principal Component Analysis showing the discrimination of locomotor groups on the distal humerus and the position of the specimens belonging to the species *Bathyergoides neotertiarius* (only the PC1 and PC2 are represented).

Figure II.2.11: LDA based on the distal humerus of extant and extinct taxa using geometric morphometrics. The species *Bathyergoides neotertiarius* plots between the terrestrial and fossorial morphospaces, closer to the terrestrial group.

Figure II.2.12: PFDA realized with the humerus morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Bathyergoides neotertiarius.*

Figure II.2.13: PFDA realized with the distal humerus morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Bathyergoides neotertiarius*.

Figure II.2.14: PFDA realized with the complete ulna morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Bathyergoides neotertiarius*.

Figure II.2.15*:* PFDA realized with the proximal ulna morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Bathyergoides neotertiarius*.

Figure II.2.16: PFDA realized with the humerus morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Bathyergoides neotertiarius*.

Figure II.2.17: PFDA realized with the distal humerus morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Bathyergoides neotertiarius*.

Figure II.2.18: Specimens LT 200’98 (distal humerus) and GT 50’06 (complete humerus) (anterior view).

Partie II. Chapitre 3 :

Figure II.3.1: Measurements taken on the humerus and the ulna of the extant and extinct specimens of rodents and primates for the LDA. Specimen TM 39332 - *Bathyergus janetta* (Scale = 1cm).

Figure II.3.2: Measurements taken on the femurs of the extinct and extant specimens of rodents and primates for the LDA. A - Specimen TM 39332 - *Bathyergus janetta*, B – Specimen AZ 1140, *Thryonomys swinderianus* (Scale = 1cm).

Figure II.3.3: Position of the curves on the complete humerus, Specimen XV 170'07- *Nonanomalurus soniae* (Scale = 1 cm).

Figure II.3.4: Phylogeny of the rodents used in this study with the time of divergence between the different clades. (Hedges et al., 2015; Kumar et al., 2017).

Figure II.3.5: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Nonanomalurus soniae* (complete humerus).

Figure II.3.6: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Paranomalurus bishopi* (distal humerus).

Figure II.3.7: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Paranomalurus bishopi and Nonanomalurus soniae* (proximal ulnae).

Figure II.3.8: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Nonanomalurus soniae* (complete femur).

Figure II.3.9: LDA based on the linear measurements of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Nonanomalurus soniae, Paranomalurus bishopi and Paranomalurus walkeri* (proximal femurs).

Figure II.3.10: Principal Component Analysis showing the discrimination of locomotor groups on the complete humerus and the position of the specimens belonging to the species *Nonanomalurus soniae* (only the PC1 and PC2 are represented).

Figure II.3.11: LDA based on the geometric morphometrics of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Nonanomalurus soniae* (complete humerus).

Figure II.3.12: Principal Component Analysis showing the discrimination of locomotor groups on the distal humerus and the position of the specimens belonging to the species *Paranomalurus bishopi* (only the PC1 and PC2 are represented).

Figure II.3.13: LDA based on the geometric morphometrics of extant species and locomotor prediction about the fossil species *Paranomalurus bishopi* (distal humerus).

Figure II.3.14: PFDA realized with the humerus morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Nonanomalurus soniae.*

Figure II.3.15: PFDA realized with the distal humerus morphology of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Nonanomalurus soniae* and *Paranomalurus bishopi.*

Figure II.3.16: PFDA based on the proximal ulnae of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Nonanomalurus soniae* and *Paranomalurus bishopi.*

Figure II.3.17: PFDA based on the complete femora of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Nonanomalurus soniae.*

Figure II.3.18: PFDA based on the proximal femurs of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Nonanomalurus soniae, Paranomalurus bishopi and Paranomalurus walkeri.* Left – Representation of the DA1 and DA2 axis. Right – Representation of the DA2 and DA3 axis.

Figure II.3.19: PFDA based on the complete humerus of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Nonanomalurus soniae*.

Figure II.3.20: PFDA based on the distal humerus of extant taxa and prediction of the locomotor mode of *Paranomalurus bishopi.*

Figure II.3.21: Humerus of the specimen NAP XV 170'07 belonging to the species *Nonanomalurus soniae*. A – Anterior view, B – Posterior view, C – Medial view, D – Lateral view.

Partie III. Chapitre 1 :

Figure III.1.1 : Structure de la dent chez les mammifères.

Figure III.1.2 : Structure de l'apatite biologique

Figure III.1.3: Structure de l'émail dentaire et organisation de l'email prismatique (P) et inter prismatique (IP) (d'après Ungar, 2010).

Figure III.1.4 : Configurations des prismes d'email au sein de la dent (d'après Hillson, 2005).

Figure III.1.5: Description des phases de sécrétion et de maturation de l'émail (modifiée d'après Fincham et al., 1999 et Suga, 1989).

Figure III.1.6 : La variabilité isotopique en $\delta^{13}C$ des plantes en C3 et C4 en milieu naturel (d'après Kohn et Cerling, 2002).

Figure III.1.7 : Les différents facteurs environnementaux et métaboliques agissant sur le $\delta^{18}O$ (Barham et al., 2017).

Figure III.1.8 : Répartition mondiale du $\delta^{18}O$ moyen annuel des précipitations actuelles (VSMOW) (Bowen et Wilkinson, 2002).

Figure III.1.9 : Distribution du $\delta^{13}C$ des plantes terrestres actuelles d'Afrique sub-saharienne (d'après Roche, 2012).

Figure III.1.10: Observations MEB des lames minces spécimens NAP IV 97'13a et NAP IV 97'13b et mise en évidence des structures conservées. NAP IV 97'13a : A – Vue générale, C – Zoom sur le remplissage de la cavité pulpaire, E – Conservation des tubules dentinaires. NAP IV 97'13b : B – Vue générale, D – Zoom sur les crêtes et sédiment, F – Conservation des tubules dentinaires.

Figure III.1.11: Cartographie MEB de l'échantillon NAP IV 97'13a. A – Vue générale, B – Zoom sur les éléments chimiques présents dans l'échantillon (phosphate, manganèse et fer).

Figure III.1.12: Cartographie MEB des éléments présents dans l'échantillon NAP IV 97'13a. La vivacité de la couleur indique une concentration élevée de l'élément. A – Aluminium, B – Fer, C – Potassium, D – Magnésium, E – Silicium, F – Oxygène (échelle = 20 μm).

Figure III.1.13: Cartographie MEB de l'échantillon NAP IV 97'13b. A – Vue générale, B – Zoom sur les éléments chimiques présents dans l'échantillon (phosphate).

Figure III.1.14: Cartographie MEB des éléments présents dans l'échantillon NAP IV 97'13b. La vivacité de la couleur indique une concentration élevée de l'élément. A – Aluminium, B – Fer, C – Potassium, D – Magnésium, E – Silicium, F – Silicium, Potassium et Fer (échelle = 20 μm).

Figure III.1.15: Observation MEB du spécimen NAP IV 97'13b. A – Vue générale, B – Zoom sur un oxyde de fer et frange de zirconium, C – Remplissage de la cavité pulpaire, D : Amas de zircons.

Figure III.1.16 : Spectres infrarouges d'échantillons d'émail dentaire de rongeurs (IRTF, ATR Diamant). A – Spécimens actuels (*Thryonomys swinderianus*, Iriri, Ouganda), B – Spécimens fossiles (*Diamantomys luederitzi*, Napak, Ouganda, Miocène inférieur). C – Spécimen fossile de l'espèce *Renefossor songhorensis* montrant la présence de carbonates secondaires.

Partie III. Chapitre 2 :

Figure III.2.1: Vue du Mont Akisim (A) et de la plaine du Karamoja (B), Ouganda.

Figure III.2.2 : Représentation des sites de Napak IV (A – Saison humide, B – Saison sèche) et Napak V (C- Saison humide, D – Saison sèche).

Figure III.2.3 : Représentation de la Zone de Convergence Intertropicale (ZCIT).

Figure III.2.4 : Carte de l'Ouganda avec la localisation géographique des sites de prélèvement des eaux de précipitation.

Figure III.2.5: Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations récoltées sur les sites d'Entebbe et Jinja au cours des années.

Figure III.2.6 : Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations récoltées sur les sites de Masaka d'Entebbe et Jinja au cours des années.

Figure III.2.7: Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations d'Entebbe en fonction des saisons.

Figure III.2.8 : Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations de Jinja en fonction des saisons.

Figure III.2.9 : Vérification des conditions de normalité et d'homoscédasticité des variances pour l'utilisation des tests paramétriques concernant l'analyse de la saison humide 2.

Figure III.2.10 : Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations des cinq sites en fonction des saisons.

Figure III.2.11 : Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O_{(SMOW)}$ des eaux de précipitations de Masaka, Entebbe, Jinja et Bugondo pour l'année 2018, en fonction des saisons.

Figure III.2.12 : Comparaisons de la variabilité isotopique en $\delta^{13}C$ des espèces du Miocène inférieur de Napak en fonction des différents sites.

Figure III.2.13 : Variabilité isotopique en $\delta^{13}C$ de l'espèce *Diamantomys luederitzi* pour les sites de Napak.

Figure III.2.14 : Variabilité isotopique en $\delta^{13}C$ de l'espèce Paranomalurus bishopi pour les sites de Napak IV, V et XV.

Figure III.2.15 : Comparaison entre la variabilité des rapports isotopiques $\delta^{13}C$ entre les espèces pour Napak IV.

Figure III.2.16 : Catégorisation du régime alimentaire en fonction du $\delta^{13}C$ de la bioapatite des rongeurs.

Figure III.2.17 : Rapports isotopiques du $\delta^{18}O_{SMOW}$ en fonction du $\delta^{13}C_{VPDB}$ des espèces actuelles.

Figure III.2.18 : Comparaison des rapports isotopiques $\delta^{18}O_{SMOW}$ en fonction du $\delta^{13}C_{VPDB}$ des espèces actuelles et fossiles.

Figure III.2.19 : Valeurs du $\delta^{13}C_{VPDB}$ des grands mammifères comparés aux valeurs des plantes actuelles d'Afrique sub-saharienne (Roche, 2012).

Figure III.2.20 : Comparaison du rapport isotopique $\delta^{13}C_{cor(VPDB)}$ des grands mammifères et des rongeurs miocènes.

Figure III.2.21 : Variabilité isotopique du $\delta^{18}O_{SMOW}$ des espèces du Miocène inférieur de Napak.

Figure III.2.22 : Variabilité isotopique du $\delta^{18}O_{SMOW}$ de l'espèce *Paranomalurus bishopi* pour les sites de Napak IV, V et XV.

Figure III.2.23 : Comparaison des rapports $\delta^{18}O$ entre les espèces au sein des sites.

Figure III.2.24 : Variabilité du rapport isotopique $\delta^{18}O$ en fonction du $\delta^{13}C$ des espèces actuelles et fossiles.

Figure III.2.25 : Comparaison des valeurs de $\delta^{18}O_{SMOW}$ entre les espèces fossiles et actuelles.

Figure III.2.26 : Comparaison du rapport $\delta^{18}O_{SMOW}$ entre les espèces fossiles et l'espèce actuelle *Thryonomys swinderianus*.

Figure III.2.27 : Comparaison des valeurs de rapport isotopique $\delta^{18}O$ entre les espèces fossiles de rongeurs et les grands mammifères du Miocène inférieur analysés par Roche, 2012.

Partie III. Chapitre 3 :

Figure III.3.1 : Présentation du désert du Namib et localisation de l'éco-zone du Karoo-Namaqualand (modifié d'après Ségalen, 2003 et White, 1986).

Figure III.3.2 : Paysage du désert du Namib, Nord de la Sperrgebiet.

Figure III.3.3 : Découpage des zones climatiques en Namibie (Köppen et Wegener, 1924).

Figure III.3.4 : Variabilité isotopique du rapport $\delta^{13}C_{VPDB}$ des rongeurs des sites du Miocène inférieur namibien.

Figure III.3.5 : Comparaison de la variabilité isotopique des rapports $\delta^{13}C_{VPDB}$ de *Diamantomys luederitzi* en fonction des sites.

Figure III.3.6 : Comparaison de la variabilité isotopique des rapports δ^{13}CVPDB de Bathyergoides neotertiarius entre les sites.

Figure III.3.7 : Comparaison de la variabilité des rapports $\delta^{13}C_{VPDB}$ entre les espèces au sein du site d'Elisabethfeld.

Figure III.3.8 : Détermination du régime alimentaire chez les espèces fossiles *Diamantomys luederitzi* et *Bathyergoides neotertiarius*.

Figure III.3.9 : Les rapports isotopiques $\delta^{18}O$ en fonction du $\delta^{13}C_{cor}$ des rongeurs fossiles et actuels.

Figure III.3.10 : Comparaison de l'intervalle de valeurs du rapport $\delta^{13}C$ des rongeurs et des grands mammifères en fonction des plantes actuelles (Roche, 2012).

Figure III.3.11 : Variabilité isotopique du rapport $\delta^{18}O_{SMOW}$ des rongeurs en fonction des sites.

Figure III.3.12 : Comparaison des rapports isotopiques $\delta^{18}O_{SMOW}$ entre les sites pour les espèces *Diamantomys luederitzi* et *Bathyergoides neotertiarius*.

Figure III.3.13 : Comparaison des valeurs de $\delta^{18}O_{SMOW}$ entre les espèces au sein des sites namibiens.

Figure III.3.14 : Le rapport isotopique $\delta^{18}O_{SMOW}$ *e*n fonction du $\delta^{13}C_{VPDB}$ pour les espèces fossiles namibiennes et les espèces actuelles d'Afrique orientale et centrale.

Figure III.3.15 : Comparaison de la variabilité du rapport $\delta^{18}O$ des espèces fossiles et actuelles en fonction des sites.

Figure III.3.16 : Comparaison entre le rapport isotopique $\delta^{18}O$ des rongeurs fossiles et les grands mammifères miocènes (Roche, 2012).

Partie III. Chapitre 4 :

Figure III.4.1 : Comparaison inter-régionale des valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ pour l'espèce *Diamantomys luederitzi.*

Figure III.4.2 : Comparaison inter-régionale des rapports isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ entre les espèces *Bathyergoides neotertiarius* (Namibie) et *Renefossor songhorensis* (Ouganda).

Liste des tableaux

Partie I. Chapitre 3

Ce chapitre faisant l'objet d'une publication sous presse, la numérotation des tableaux est faite selon la revue *Geodiversitas*.

Table 1: Measurements of the right upper and lower cheek teeth of the specimen GT 50'06 (mm).

Table 2: Measurements of the skull and mandible of extant fossorial rodents and Bathyergoides neotertiarius (cm).

Table 3: Measurements of humerus of the extant fossorial rodents and Bathyergoides neotertiarius (cm).

Table 4: Osteological indices in Bathyergoides neotertiarius and other fossorial/semi-fossorial and non-fossorial rodent species (Price 1993; Lagaria & Youlatos 2006*; Shepherd & Shepherd 2012; Happold et al. 2013; Bento Da Costa & Senut, this study).

Table 5: Measurements of the ulna of extant fossorial rodents and Bathyergoides neotertiarius (cm)

Partie II. Chapitre 1 :

Table II.1.1: List of the species used in this study and their associated locomotor behaviours (Viljoen, 1978; Shepherd & Shepherd, 2012; Happold *et al*., 2013; Kingdon, 2015).

Table II.1.2: List of the species used in geometric morphometry and their associated locomotor behaviours (Viljoen, 1978; Shepherd & Shepherd, 2012; Happold *et al*., 2013; Kingdon, 2015).

Table II.1.3: Confusion matrix of the LDA model based on the skulls of extant taxa predicting the locomotor modes.

Table II.1.4: Posterior prediction for the species *Diamantomys luederitzi* based on the measurements of the skull.

Table II.1.5: Confusion matrix of the LDA model based on the distal humerus of extant taxa.

Table II.1.6: Posterior locomotor prediction of the specimens of *Diamantomys luederitzi* for the LDA based on measurements.

Table II.1.7: List of the 27 first principal component and their percentage of variance explained. The maximum value of cross validation percentage is reached at the PC12.

Table II.1.8: Posterior prediction of the LDA for the specimen NAP XV 268'08.

Table II.1.9: List of the 27 first principal component of the PCA used for the establishment of the LDA model with extant species.

Table II.1.10: Prediction *a posteriori* for the distal humerus of *Diamantomys luederitzi*.

Table II.1.11: Confusion matrix of the predictions using PFDA, for the locomotor modes of extant species.

Table II.1.12: Posterior prediction for the species *Diamantomys luederitzi* using the PFDA model.

Table II.1.13: Confusion matrix of the extant model predicted by the PFDA with the distal humerus.

Table II.1.14: Posterior prediction for the species *Diamantomys luederitzi* on the basis of the distal humeral morphology.

Table II.1.15: Percentages of validity of the principal components for the PFDA model based on geometric morphometrics.

Table II.1.16: Posterior prediction of the locomotor mode of *Diamantomys luederitzi* using the PFDA model.

Table II.1.17: Principal component of the PCA used for the PFDA model based on the distal humeral morphology.

Table II.1.18: Posterior prediction of the locomotor mode on the distal humerus of *Diamantomys luederitzi*.

Partie II. Chapitre 2 :

Table II.2.1: List of the modern taxa included in the measurements-based LDA.

Table II.2.2: List of the modern taxa included in the analysis of geometric morphometrics.

Table II.2.3: Confusion matrix of the extant model predicted by the LDA with the complete humerus.

Table II.2.4: Posterior prediction of the locomotor mode on the complete humerus of *Bathyergoides neotertiarius*.

Table II.2.5: Posterior predictions of the locomotor mode on the distal humerus of *Bathyergoides neotertiarius*.

Table II.2.6: Confusion matrix of the extant model predicted by the LDA with the complete ulna.

Table II.2.7: Posterior predictions of the locomotor mode on the complete ulnae of *Bathyergoides neotertiarius*.

Table II.2.8: Confusion matrix of the extant model predicted by the LDA with the proximal ulnae.

Table II.2.9: Posterior predictions of the locomotor mode on the proximal ulnae of *Bathyergoides neotertiarius.*

Table II.2.10: Principal component of the PCA used for the LDA model based on the complete humeral morphology.

Table II.2.11: Prediction *a posteriori* for the complete humerus of *Bathyergoides neotertiarius*.

Table II.2.12: Principal component of the PCA used for the LDA model based on the distal humeral morphology.

Table II.2.13: Posterior predictions based on the distal humerus of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius.*

Table II.2.14: Confusion matrix of the PFDA model based on the complete humerus of extant taxa predicting the locomotor modes.

Table II.2.15: Posterior predictions based on the complete humerus of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius.*

Table II.2.16: Posterior predictions based on the distal humerus of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius*.

Table II.2.17: Confusion matrix of the PFDA model based on the complete ulna of extant taxa predicting the locomotor modes.

Table II.2.18: Posterior predictions based on the complete ulna of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius*.

Table II.2.19: Confusion matrix of the PFDA model based on the proximal ulna of extant taxa predicting the locomotor modes.

Table II.2.20*:* Posterior predictions based on the proximal ulna of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius*.

Table II.2.21: Principal component of the PCA used for the PFDA model based on the complete humeral morphology.

Table II.2.22: Posterior predictions based on the complete humerus of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius*.

Table II.2.23: Principal component of the PCA used for the PFDA model based on the distal humeral morphology.

Table II.2.24: Posterior predictions based on the distal humerus of the specimens of *Bathyergoides neotertiarius*.

Partie II. Chapitre 3 :

Table II.3.1: List of the species used in this study and their associated locomotor behaviours (Happold et al., 2013; Kingdon, 1974; Shepherd & Shepherd, 2012; Viljoen, 1978).

Table II.3.2: List of the species used in geometric morphometry and their associated locomotor behaviours (Happold et al., 2013; Kingdon, 1974; Shepherd & Shepherd, 2012; Viljoen, 1978).

Table II.3.3: Posterior predictions based on the complete of the specimen NAP XV 170'07 *(Nonanomalurus soniae).*

Table II.3.4: Posterior predictions based on the complete of the specimen NAP XV 113'07 *(Paranomalurus bishopi).*

Table II.3.5: Posterior predictions based on the proximal ulnae of *Paranomalurus bishopi* and *Nonanomalurus soniae*.

Table II.3.6: Confusion matrix of the LDA model based on the complete femora of extant taxa predicting the locomotor modes.

Table II.3.7: Posterior predictions based on the complete femora of *Nonanomalurus soniae*.

Table II.3.8: Confusion matrix of the LDA model based on the proximal femurs of extant taxa predicting the locomotor modes.

Table II.3.9: Posterior predictions based on the proximal femurs of *Nonanomalurus soniae*, *Paranomalurus bishopi* and *Paranomalurus walkeri*.

Table II.3.10: Posterior predictions based on the complete humerus of *Nonanomalurus soniae*.

Table II.3.11: Posterior predictions based on the distal humerus of *Paranomalurus bishopi.*

Table II.3.12: Posterior predictions based on the complete humerus of *Nonanomalurus soniae*.

Table II.3.13: Posterior predictions based on the distal humerus of *Nonanomalurus soniae* and *Paranomalurus bishopi*.

Table II.3.14: Posterior predictions based on the proximal ulnae of *Nonanomalurus soniae* and *Paranomalurus bishopi*.

Table II.3.15: Confusion matrix of the PFDA model based on the complete femora of extant taxa predicting the locomotor modes.

Table II.3.16: Posterior predictions based on the complete femur of *Nonanomalurus soniae*.

Table II.3.17: Confusion matrix of the PFDA model based on the proximal femurs of extant taxa predicting the locomotor modes.

Table II.3.18: Posterior predictions based on the proximal femurs of *Nonanomalurus soniae*, *Paranomalurus bishopi* and *Paranomalurus walkeri*.

Table II.3.19: Principal component of the PCA used for the PFDA model based on the complete humeral morphology.

Table II.3.20: Posterior predictions based on the complete humerus of *Nonanomalurus soniae*.

Table II.3.21: Principal component of the PCA used for the PFDA model based on the distal humeral morphology.

Table II.3.22: Posterior predictions based on the distal humerus of *Paranomalurus bishopi.*

Partie III. Chapitre 1 :

Tableau III.1.1: Isotopes stables du carbone et de l'oxygène et leur abondance relative (Sharp, 2017)

Tableau III.1.2 : Nombre d'échantillons utilisés par espèce pour les localités ougandaises.

Tableau III.1.3 : Nombre de spécimens utilisés par espèce pour les localités namibiennes.

Tableau III.1.4: Position des pics dans le spectre infrarouge de l'hydroxylapatite (IRTF, ATR Diamant).

Résumé

Depuis de nombreuses années, les rongeurs sont largement étudiés pour la diversité de leur écologie et de leurs adaptations locomotrices variées allant d'espèces fouisseuses jusqu'à planeuses. Cette diversité est représentée dans le registre fossile, notamment par les restes abondants retrouvés dans les gisements du Miocène inférieur de Napak (Karamoja, Ouganda) et de Grillental, Elisabethfeld et Langental (Sperrgebiet, Namibie) et qui forment le cœur de cette thèse. Plusieurs espèces provenant de ces sites ont été étudiées: *Paranomalurus bishopi*, *Paranomalurus walkeri* (Anomaluridae), *Nonanomalurus soniae* (Nonanomaluridae) et *Renefossor songhorensis* (Renefossoridae) présents seulement à Napak, et les espèces namibiennes *Bathyergoides neotertiarius* (Bathyergidae) et *Diamantomys luederitzi* (Diamantomyidae), cette dernière représentée dans les deux régions. Après avoir actualisé la systématique de ces taxons, les analyses morphométriques discriminantes ont permis la prédiction de leur comportement locomoteur, lié à des adaptations claires au niveau du crâne, humérus, ulna et fémur. Ces dernières sont liées à la stabilisation et mobilité des membres, les arboricoles privilégiant une mobilité plus accrue pour le déplacement dans les arbres ou le planage, tandis que les terrestres et fouisseurs favorisent une stabilisation du membre. Ainsi, ces analyses montrent des espèces spécialistes, avec celles du genre *Paranomalurus* prédites comme planeuses, *Nonanomalurus soniae* majoritairement arboricole, et *Bathyergoides neotertiarius* montrant des adaptations au fouissage. *Diamantomys luederitzi* est considérée comme une espèce généraliste comme le suggère son répertoire locomoteur varié. La variabilité de ces comportements locomoteurs souligne une hétérogénéité des environnements ougandais et namibien Miocène, mise aussi en évidence par les analyses isotopiques des $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ réalisées sur leur émail dentaire. En effet, l'analyse de leurs groupements carbonates indique un milieu ouvert à dominance de plantes C3 avec la présence d'îlots boisés, caractérisé par une savane arborée, confirmé par les modes locomoteurs de ces espèces, adaptées à des niches écologiques variées. Ces rapports isotopiques couplés aux comparaisons avec les grands mammifères indiquent un environnement plus humide et/ou à température moins élevées qu'aujourd'hui dans les localités namibiennes et ougandaises ; la région namibienne étant moins humide et potentiellement plus chaude que l'Afrique de l'Est au Miocène inférieur.

Mots clés : Rodentia, Miocène inférieur, LDA, PFDA, paléoenvironnement, isotopes, Ouganda, Namibie

Abstract

For several years, rodents have been actively studied because of their ecological diversity, showing various locomotor adaptations ranging from fossorial to gliding species. This diversity is represented in the fossil record by abundant remains found in the lower Miocene sites of Napak (Karamoja, Uganda) and Grillental, Elisabethfeld and Langental (Sperrgebiet, Namibia). This study focusses on several species from these sites: *Paranomalurus bishopi*, *Paranomalurus walkeri* (Anomaluridae), *Nonanomalurus soniae* (Nonanomaluridae) and *Renefossor songhorensis* (Renefossoridae) found in the Ugandan sites, and the Namibian species *Bathyergoides neotertiarius*, and *Diamantomys luederitzi* (Diamantomyidae) the latter of which is represented in both areas. After updating the systematics of these species, discriminant morphometric analyses allowed prediction of their locomotor behaviour, linked to clear adaptations in the skull, humerus, ulna and femur ensuring stabilisation or increase of mobility of the limbs: the arboreals privilege the mobility of their movements in the trees or when gliding, while the terrestrials and fossorials favour stabilization of the limbs. Thus, these analyses highlight specialist species, such as those of the genus *Paranomalurus* predicted as gliders, *Nonanomalurus soniae* principally arboreal and *Bathyergoides neotertiarius* showing fossorial adaptations. In contrast, *Diamantomys luederitzi* shows a variety of locomotor repertoires, and is considered to be a generalist. The locomotor variability indicates environmental heterogeneity in Uganda and Namibia, highlighted also by the $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ analyses carried out on their dental enamel. Indeed, the analysis of the carbonates shows an open environment with a C3-plant dominated vegetation, with the presence of woodland patches, characterising a wooded savannah in both areas. These isotopic ratios, when coupled with the comparisons isotope ratios of large mammals, indicate a more humid and/or cooler environment in the Ugandan and Namibian sites than occurs in these countries today, with the Namibian being less humid and/or having a higher temperature than the East African during the lower Miocene.

Key words: Rodentia, Lower Miocene, LDA, PFDA, palaeoenvironment, isotopes, Uganda, Namibia