

Thermophysiologie des thérapsides et changements climatiques du Permien et du Trias (300-200 Ma)

Kevin Rey

▶ **To cite this version:**

Kevin Rey. Thermophysiologie des thérapsides et changements climatiques du Permien et du Trias (300-200 Ma). Paléontologie. Université de Lyon, 2016. Français. NNT : 2016LYSE1089 . tel-01400066

HAL Id: tel-01400066
https://theses.hal.science/tel-01400066

Submitted on 21 Nov 2016

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.

N°d'ordre NNT : 2016 LYSE1089

THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LYON
opérée au sein de
l'Université Claude Bernard Lyon 1

Ecole Doctorale N° 341
EVOLUTION ECOSYSTEME MICROBIOLOGIE MODELISATION

Spécialité de doctorat : **Paléoenvironnement et évolution**

Soutenue publiquement le 21/06/2016, par :
Kévin Rey

Thermophysiologie des thérapsides et changements climatiques du Permien et du Trias (300-200 Ma).

Devant le jury composé de :

Amiot, Romain	Docteur/CR	CNRS/UCBL	Directeur de thèse
Lécuyer, Christophe	Professeur	UCBL	Co-directeur de thèse
Cuny, Gilles	Professeur	UCBL	Examinateur
Cubo, Jorge	Professeur	UPMC	Rapporteur
Benton, Michael	Professeur	UOB	Rapporteur
Crasquin, Sylvie	Docteur/DR	CNRS/UPMC	Examinatrice
Segalen, Loïc	Docteur/MdC	UPMC	Examinateur
Fourel, François	Docteur/IR	CNRS/UCBL	Invité

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

Président de l'Université	**M. François-Noël GILLY**
Vice-président du Conseil d'Administration	M. le Professeur Hamda BEN HADID
Vice-président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire	M. le Professeur Philippe LALLE
Vice-président du Conseil Scientifique	M. le Professeur Germain GILLET
Directeur Général des Services	M. Alain HELLEU

COMPOSANTES SANTE

Faculté de Médecine Lyon Est – Claude Bernard	Directeur : M. le Professeur J. ETIENNE
Faculté de Médecine et de Maïeutique Lyon Sud – Charles Mérieux	Directeur : Mme la Professeure C. BURILLON
Faculté d'Odontologie	Directeur : M. le Professeur D. BOURGEOIS
Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques	Directeur : Mme la Professeure C. VINCIGUERRA
Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation	Directeur : M. le Professeur Y. MATILLON
Département de formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine	Directeur : Mme. la Professeure A-M. SCHOTT

COMPOSANTES ET DEPARTEMENTS DE SCIENCES ET TECHNOLOGIE

Faculté des Sciences et Technologies	Directeur : M. F. DE MARCHI
Département Biologie	Directeur : M. le Professeur F. FLEURY
Département Chimie Biochimie	Directeur : Mme Caroline FELIX
Département GEP	Directeur : M. Hassan HAMMOURI
Département Informatique	Directeur : M. le Professeur S. AKKOUCHE
Département Mathématiques	Directeur : M. le Professeur Georges TOMANOV
Département Mécanique	Directeur : M. le Professeur H. BEN HADID
Département Physique	Directeur : M. Jean-Claude PLENET
UFR Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives	Directeur : M. Y.VANPOULLE
Observatoire des Sciences de l'Univers de Lyon	Directeur : M. B. GUIDERDONI
Polytech Lyon	Directeur : M. le Professeur E.PERRIN
Ecole Supérieure de Chimie Physique Electronique	Directeur : M. G. PIGNAULT
Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1	Directeur : M. le Professeur C. VITON
Ecole Supérieure du Professorat et de l'Education	Directeur : M. le Professeur A. MOUGNIOTTE
Institut de Science Financière et d'Assurances	Directeur : M. N. LEBOISNE

Remerciements

Je tiens à remercier tout d'abord Romain Amiot et Christophe Lécuyer, qui ont accepté de m'encadrer en thèse. Je voudrais aussi remercier Gildas Merceron, pour avoir en amont monter avec Romain et Christophe, un projet de stage de M2, qui m'a permis de vraiment découvrir le monde de la recherche et de la géochimie des isotopes stables, au point d'en redemander pour X années.

Merci à Romain, pour m'avoir expliqué encore et encore les rouages de l'administrascience, une discipline bien plus occupante et complexe qu'on ne pourrait le croire.

Merci également à François pour son savoir et la transmission de son savoir-faire sur l'utilisation des machines et ainsi pouvoir gérer l'ensemble de la chaine d'analyse entre la sélection du fossile, jusqu'à la valeur isotopique.

Je remercie l'INSU et la confiance qu'il nous a accordée avec un financement deux années de suite afin de collecter et analyser une partie des échantillons.

Je voudrais également remercier tous ces chercheurs et conservateurs qui ont passé leur carrière à découvrir, décrire et accumuler tout un tas de fossiles et d'organismes pour qu'au final je vienne leur demander ce que je peux 'détruire' (On ne voit presque rien après).

Merci donc à Antoine Fouquet, qui a dû découper lui-même avec tristesse des pattes arrières de grenouilles, laissant ainsi dans les collections une trentaine de grenouilles unijambistes. Ne t'inquiète pas, ces petites pattes sont en 'Work in Progress' et comptent bien être désintégrées pour le bien de la Science.

Merci aussi à Jun Liu qui a bien voulu me laissé échantillonner des fossiles en cours de description et de publication.

Merci également, à Suzanne Jiquel et Josselin Falconnet pour leur temps et conseils sur du matériel fossile réticent à l'identification ou au prélèvement.

Merci à Nour-Eddine Jalil, pour la mise à disposition du matériel marocain dont des échantillons assez rares.

Merci énormément à Vincent Fernandez, qui m'a permis de rencontrer et de découvrir l'Afrique du Sud, ainsi que tous ces chercheurs : Bruce Rubidge et Roger Smith pour m'avoir laissé choisir (avec confirmation) les centaines de fossiles que je voulais prélever ; Fernando Abdala et Berhard Zipfel, pour leurs aides et conseils ; et tout son lot de doctorants et post-doctorants dont Pia qui m'a autorisé à échantillonner ses fossiles de thèse. Et je ne voudrais pas

oublier Tea qui se proposait toujours pour m'aider à m'orienter et me faire découvrir le campus et la ville.

Et merci aussi à tous ces chercheurs, notamment Kévin Janneau ou encore Octavio Mateus, avec qui j'ai pris contact et qui étaient enthousiastes pour collaborer mais faute de calendriers s'accordant (ou de financements), je n'ai pu rencontrer pour concrétiser ces projets. Pour l'instant.

Je souhaiterais aussi remercier Jean-Michel Mazin, Sandrine Plenet et Sébastien Steyer pour leurs aides et idées lors des comités de pilotages qui m'ont permis de développer de nouveaux projets en périphérie des fossiles permo-triasiques.

Je remercie également les doctorants du 5ème étage de Géode, passés et actuels, persistants, passagers ou fantomatiques par période : le bureau d'en face avec Alexandra et Delphine, le bureau à la chaleur espagnole (pas catalane) avec Abel, mais qui peut se retrouver envahi par le froid des montagnes de ChamoniX avec Charlotte. Et évidemment, la seconde moitié de mon bureau qui a subi un turnover en souhaitant bonne chance à Aurélien (qui trouve des excuses pour revenir) et accueillant à la place Jean et son occupation territoriale grandissante avec toujours plus de fossiles. Pour ne pas m'arrêter au 5ème, je voulais dire merci à Ulysse, l'un des seuls qui arrive à suivre mes discours en matière de séries et de films.

En plus des doctorants, je n'oublierai pas le Prof. Gilles Cuny pour sa tranquillité à toute épreuve, son danois irréprochable et bien sûr, sa grande capacité à repérer (et pratiquer) le sarcasme.

Je tenais aussi à remercier l'association des doctorants d'E2M2 qui m'ont permis de lever la tête du monde des cailloux et de découvrir celui des microbes. Pour ne citer qu'eux, je remercie donc Manon, Magali, Marie, Christophe, Benjamin, Antoine, Julien, Lise, Quentin et Yohann.

Je voulais aussi remercier Mike Benton et Jorge Cubo d'avoir accepté d'être rapporteurs de ma thèse ainsi que Sylvie Crasquin, Loïc Segalen, Gilles Cuny et François Fourel d'être membres de mon jury de thèse, avec Romain Amiot et Christophe Lécuyer.

Je voudrais finir par remercier Tania, qui tout simplement, me permet maintenant depuis plus d'un an, de respirer, de m'empêcher involontairement de m'enfermer dans mon quotidien trop planifié et de m'aider à faire face à l'imprévisible.

Résumé

Les thérapsides se diversifient au cours du Permien et du Trias partout à la surface de la Pangée sans toutefois être épargnés par la crise de la fin du Permien, extinction de masse la plus meurtrière de tous les temps. Ils représentent un groupe de transition entre les reptiles permiens et les premiers mammifères et sont le centre de plusieurs questions liées aux différences entre ces deux grands groupes. Cette thèse s'intéresse à la question de l'apparition et du développement de l'endothermie dans ce groupe, ainsi que des conditions environnementales présentes à cette époque. Pour répondre à ces questions, plusieurs espèces, provenant des grands groupes de vertébrés de l'époque (thérapsides, diapsides, parareptiles, stéréospondyles et dipneustes) ont été analysés pour leurs compositions en isotopes de l'oxygène et du carbone.

Ces données ont permis de montrer que l'endothermie serait apparue au moins dans le groupe des Kannemeyeriiformes + Lystrosauridae ainsi que dans le groupe des Eucynodontia, deux lignées de thérapsides, la seconde ayant donné les mammifères actuels. Ces deux mises en place de l'endothermie se sont produites dans un intervalle de temps entourant la limite Permo-Trias, mais fort probablement avant celle-ci en ce qui concerne le groupe Kannemeyeriiformes + Lystrosauridae. Ce qui se passe climatiquement à cette période a été déterminé avec des espèces provenant exclusivement du bassin du Karoo en Afrique du Sud. D'après les résultats, les variations des rapports isotopiques de l'oxygène et du carbone se corrèlent avec celles observées dans le milieu marin et les valeurs obtenues à partir de matériel continental est donc tout autant pertinent à utiliser que celles provenant de matériel marin.

Ces données appuient l'hypothèse d'un intense réchauffement et le quantifient à environ +16 °C au moment de la crise puis qui continua d'augmenter pendant le Trias Inférieur.

Bien que les données ne permettent pas de le prouver, il est possible que l'endothermie ait permis à ces groupes de survivre à ces variations de températures et de pouvoir se rediversifier par la suite.

Mots clés

Permien ; Trias ; Therapsides ; Géochimie isotopique ; Paleoclimat ; Thermophysiologie ; Endothermie.

Abstract

Therapsids diversified during the Permian and the Triassic all around the world on the supercontinent, Pangea, where they were not spared by the end-Permian crisis, the most destructive mass extinction of all time. They represent a transitional group between the Permian reptiles and the first mammals, and therefore are in the middle of several questions link to the difference between those two groups. This thesis focuses on the question of the emergence and development of the endothermy within this group, and the climate conditions of this period. To answer those questions, several species from the different groups of vertebrates (therapsids, diapsids, parareptiles, stereosponyls and lungfish) have been analyzed for their oxygen and carbon isotopes compositions.

Such data showed that the endothermy seemed to appear within the group of Kannemeyeriiformes + Lystrosauridae as well as the Eucynodontia group, two therapsids groups with the latter being the ancestors of the extant mammals. Those two emergences of the endothermy occurred within a small timespan around the Permo-Triassic boundary, much more certainly before for the Kannemeyeriiformes + Lystrosauridae. What happened during this short period has been estimated with species from the Karoo Basin in South Africa only.

According to the results, both variations in oxygen and carbon isotopes fit with those observed in marine data and therefore, values from continental material can be used, same as marine material.

Those data support the hypothesis of an intense warming and quantify it to +16 °C during the end-Permian crisis and continue to increase during the Lower Triassic.

Even if the data don’t allow proving it, it is possible that the endothermy made those groups able to survive through such temperature variations and to diversify after.

Key words

Permian; Triassic; Therapsids; Isotope geochemistry; Paleoclimate; Thermophysiology; Endothermy.

TABLE DES MATIERES

Remerciements **12**

TABLE DES MATIERES **16**

PARTIE I : INTRODUCTION GENERALE/PROBLEMATIQUE **1**

1. Problématique climatique **1**

2. Problématiques thermophysiologiques **2**

3. Problématique générale **3**

PARTIE II : PROCESSUS ET MATERIEL UTILISE **5**

1. Géochimie isotopique **5**

1.1 Généralités 5

1.2 Tissus biologiques considérés 7

1.3 Le $\delta^{18}O$ - De l'environnement aux tissus 12

1.4 Le $\delta^{13}C$ - De l'environnement aux tissus 19

2. Préparations chimiques et mesures isotopiques **23**

2.1 Préparation de l'apatite pour analyse 23

2.2 Analyses 25

PARTIE III : APPLICATION AU PERMO-TRIAS **27**

1. Contexte paléogéographique **27**

2. Origine des fossiles **28**

2.1 Afrique 29

2.2 Europe 37

2.3 Asie 37

2.1 Amérique du Nord 37

3. Espèces et parties anatomiques analysées **39**

3.1 Therapsida 41

3.2 Diapsida 43

3.3 Parareptilia 44

3.4 Stereospondyli 45

3.5 Dipnoi 46

PARTIE IV : THERMOPHYSIOLOGIE DES THERAPSIDES 47
1. Terminologie 47
1.1 Ectothermie 47
1.2 Endothermie 48
1.3 Homéothermie 49
1.4 Poïkilothermie 50
2. Caractères fossiles des thérapsides 50
2.1 Poils 50
2.2 Palais secondaire osseux 51
2.3 Os turbinaux 51
2.4 Os fibro-lamellaires 52
3. Comparaisons Thérapsides – Faune associées 52

PARTIE V : EVOLUTION DU CLIMAT AU PERMO-TRIAS 88
1. Evolution globale du climat au Permo-Trias 88
1.1 Evènement en lien avec l'extinction du Permien moyen 89
1.2 Événement en lien avec l'extinction à la limite Permo-Trias 93
2. Climat au Trias 96
3. Données isotopiques continentales vs marines – Cas de l'Afrique du Sud 97

PARTIE VI : RELATION ENTRE L'ENDOTHERMIE MAMMALIENNE ET LE CLIMAT AU PERMO-TRIAS 112
1. Lien entre apparition des endothermies et le climat 112
1.1 Contemporanéité des endothermies thérapsidiennes ? 112
1.2 Origines géographiques des endothermies 113
2. Lien entre développement de l'endothermie et la crise Permo-Trias 114

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES 116

REFERENCES 118

ANNEXES 166

Illustrations

Figure 1 : Structure des principaux tissus minéralisés. 10
Figure 2 : Schéma simplifié du cycle de l'eau et du fractionnement de Rayleigh. 14
Figure 3 : Carte mondiale du $\delta^{18}O$ des précipitations (‰, V-SMOW). 15
Figure 4 : Température moyenne annuelle de l'air en fonction du $\delta^{18}O$ des précipitations pour des stations en dessous de 1000m d'altitude. 17
Figure 5 : Schéma de l'incorporation du carbone et sa transformation en sucre au cours de la photosynthèse chez les plantes en C_3. 22
Figure 6 : Schéma de l'analyse isotopique de l'oxygène par la VaryoPyroCube en mode pyrolyse. 25
Figure 7 : Paléocarte de la Pangée, il y a 260 Ma. 28
Figure 8 : Carte actuelle avec les pays d'origine des fossiles analysés en gris. 28
Figure 9 : Paléocartes entre le début du Permien et la fin du Trias avec la position des différents gisements. 29
Figure 10 : Carte actuelle de l'Afrique du Sud avec les gisements échantillonnés. 30
Figure 11 : Intervalle temporel des assemblages fauniques et Formations d'Afrique du Sud et du Lesotho le long de la charte stratigraphique internationale. 34
Figure 12 : Intervalle temporel des Formations d'Afrique du Nord et Central et d'Europe le long de la charte stratigraphique internationale. 36
Figure 13 : Intervalle temporel des Formations d'Asie et d'Amérique du Nord le long de la charte stratigraphique internationale. 38
Figure 14 : Phylogénie des cinq grands groupes de vertébrés échantillonnés. 39
Figure 15 : Phylogénie des thérapsides analysés. 42
Figure 16 : Phylogénie des diapsides analysés. 43
Figure 17 : Phylogénie des parareptiles analysés. 44
Figure 18 : Phylogénies des stéréopsondyles analysés. 45
Figure 19 : Comparaison entre les échanges de chaleurs chez un ectothermes et chez un endotherme. 49
Figure 20 : Taux d'extinction au niveau générique au cours des derniers 400 Ma. 89
Figure 21 : Schéma résumant les relations de causes-conséquences entre le volcanisme de Sibérie et les extinctions de masse continentale et marine. 94

Tableaux

Tableau 1 : Principales équations de fractionnement isotopique de l'oxygène entre le phosphate (δ_p) des tissus minéralisés et l'eau météorique (δ_w) pour les vertébrés continentaux. 18

Tableau 2 : Ensemble des gisements échantillonnés, la Formation, ou le Membre, sédimentaire auquelle ils appartiennent, l'âge estimé (Ma) et l'ensemble des espèces échantillonées..... 33

Tableau 3 : Ensemble des espèces échantillonnées, leur grand clade respectif ainsi que leur écologie et taux métabolique possible selon la littérature. 41

Annexes

Annexe 1 : Descriptions des différents gisements échantillonnés 166

Annexe 2 : Descriptions des différentes espèces échantillonées et du matériel prélevé. 178

Annexe 3 : Tableau de données présentant l'ensemble des indivius échantillonés avec le nom d'espèce, la Formation géologique, la localité, les coordonnées actulles et celles estimées à l'époque du fossile (°), l'âge (Ma), le $\delta^{18}O_p$ (‰, V-SMOW), le $\delta^{18}O_c$ (‰, V-PDB), le $\delta^{13}C_c$ (‰, V-PDB), et la teneur en carbonate des échantillons (%). 205

PARTIE I : INTRODUCTION GENERALE/PROBLEMATIQUE

1. Problématique climatique

Le Permo-Trias est une période primordiale dans l'évolution des tétrapodes et des êtres vivants en général. En effet, il y a 252 Ma, s'est produit l'extinction de masse la plus dévastatrice ayant jamais eu lieu, marquant la fin du Permien ainsi que du Paléozoïque, la première des trois ères du Phanérozoïque. Cette extinction de masse est estimée avoir eu des taux d'extinction allant de 57 à 83% des genres marins (Raup et Sepkoski, 1982 ; Erwin, 1993 ; Sepkoski Jr., 1996 ; Bambach et al., 2002 ; Alroy, 2008, 2010 ; McGhee et al., 2013) et près de 70% des familles de tétrapodes continentaux (Maxwell, 1992) sur une période estimée entre 96 milliers et plusieurs centaines de milliers d'années (Mundil et al., 2004 ; Huang et al., 2011, 2012 ; Smith et Botha-Brink, 2014). De plus, cette crise majeure survint environ 10 Ma après une précédente crise (Stanley et Yang, 1994) ayant eu lieu à la fin du Guadalupien, entre le Permien moyen et supérieur. L'intensité de cette extinction de masse est toujours débattue, pouvant être comparée à seulement une période de faible diversité (Yang et al., 2000 ; Clapham et al., 2009 ; Groves et Wang, 2013) ou à une crise d'intensité similaire aux cinq grandes extinctions de masse, incluant la crise Permo-Trias (Stanley et Yang, 1994; Bond et al., 2010a).

Ces deux évènements d'extinctions de masse sont tous deux corrélés à des évènements majeurs comme du volcanisme important, formant les trappes d'Emeishan en Chine du Sud à la fin du Guadalupien (Ali et al., 2002 ; Sephton et al., 2002 ; Zhou et al., 2002 ; Wignall et al., 2009) et celles de Sibérie à la fin du Permien (Retallack et Jahren, 2008 ; Grasby et al., 2011 ; Sobolev et al., 2011 ; Sanei et al., 2012), ou des relargages de méthane (De Wit et al., 2002 ; Heydari et Hassanzadeh, 2003 ; Ryskin, 2003 ; Retallack et al., 2003, 2006 ; Retallack et Jahren, 2008). Cette corrélation provient principalement de la forte libération de CO_2 dans l'atmosphère soit directement par volcanisme ou soit par détérioration du méthane en dioxyde de carbone. Cette libération de CO_2 dans l'atmosphère provoqua un réchauffement global de l'air, une acidification des océans par dissolution ou encore des zones anoxiques marines en faibles profondeurs partiellement causées par une augmentation des températures.

Pouvoir quantifier ces variations climatiques tout au long du Permo-Trias pourrait permettre de mieux comprendre pourquoi les évènements d'extinctions ont été si violents et qu'avaient acquis les espèces ayant survécu.

Ainsi, la question à laquelle cette thèse va tenter de répondre est la suivante :

- Quelles furent les intensités de variations climatiques durant le Permo-Trias en domaine continental et plus particulièrement celles lors de ces évènements de crises biologiques ?

2. Problématiques thermophysiologiques

Les thérapsides représentent un clade s'étant développé au cours du Permien et du Trias. Ils appartiennent au groupe des synapsides, un des groupes issus des amniotes primitifs avec les diapsides et les parareptiles. Parmi tous ces groupes, ce fut au sein des thérapsides triasiques que les premiers mammifères ont émergés.

Apparaissant au cours du Permien inférieur, les thérapsides n'échappent à aucune des deux crises avec la perte de groupes majeurs et d'autres qui ne parviendront pas à se rediversifier par la suite et disparaitront définitivement au cours du Trias Moyen (Huttenlocker, 2014 ; Day et al., 2015). Finalement, seul un groupe, les cynodontes, parvint à subsister et se rediversifier pour être encore présent de nos jours avec les mammifères.

Ces derniers présentent la particularité, avec les oiseaux, d'être représentés par des espèces ayant la capacité de produire leur propre chaleur corporelle et de la maintenir constante, ce qui leur vaut le nom d'animaux à « sang chaud ».

L'intérêt des thérapsides passe par leur position phylogénétique charnière entre des ancêtres au métabolisme lent, c'est-à-dire incapable de produire leur propre chaleur corporelle, et leurs descendants les mammifères possédant un métabolisme élevé et continu.

L'origine de l'endothermie mammalienne est très mal connue que ce soit en terme de cause ou même d'époque, avec certains auteurs défendant la possibilité d'une mise en place de ce caractère dès la transition des synapsides basaux 'pélycosaures' aux thérapsides avec comme cause soit une augmentation de l'activité pour la recherche de nourriture (Hopson, 2012), soit un changement climatique provoquant la mise en place d'un biome de type savane (Kemp, 2006a).

Plusieurs théories ont été avancées comme cause (Bennett et Ruben, 1986 ; Kemp, 2006b) dont par exemple la nécessité d'une activité soutenue possible uniquement avec une activité musculaire aérobie nécessitant plus d'énergie que les pics d'activités anaérobiques des reptiles (Bennett et Ruben, 1979 ; Nespolo et al., 2011). Un élément qui revient souvent comme cause de la mise en place de l'endothermie est la survie de l'espèce avec l'investissement dans l'assurance d'une génération suivante que ce soit au moment de la reproduction (Farmer, 2016 ; Tattersall, 2016 ; Tattersall et al., 2016), de l'incubation des œufs (Hutchison et al., 1966 ; Harlow et Grigg, 1984 ; Farmer, 2000) ou même apporter de la nourriture aux petits jusqu'à leur autonomie (Farmer, 2000 ; Koteja, 2000, 2004).

Alors que la plupart de ces théories sont basées sur des exemples actuels de reptiles capables d'augmenter leur température corporelle (Hutchison et al., 1966 ; Harlow et Grigg, 1984 ; Tattersall et al., 2016), il n'a pas encore été possible de mettre en évidence dans le registre fossile la période d'apparition de l'endothermie mammalienne. Ce problème est principalement causé par les caractères associés à l'endothermie qui possèdent une capacité de préservation faible, voire inexistante. Ces caractères sont par exemple la présence de poils, permettant une isolation thermique, un palais secondaire, pour un apport constant et nécessaire en oxygène, des os turbinaux dans la cavité nasale, pour limiter les pertes de chaleurs et d'humidité lors de la respiration, ou encore les os fibro-lamellaires, souvent le résultat d'une activité métabolique élevée (Montes et al., 2010).

Ces caractères sont soit absents ou non préservés chez les thérapsides (Hillenius, 1992, 1994 ; Ji et al., 2006 ; Zhou et al., 2013) ou soit présents (Botha, 2003 ; Botha et Chinsamy, 2001, 2004 ; Ray et al., 2004 ; Abdala et al., 2014) mais également chez des espèces actuelles ectothermes (Bouvier, 1977 ; Bennett et Ruben, 1986). Ainsi, ces caractères ne peuvent pas servir de preuves définitives à la présence de l'endothermie à l'état fossile et nous laisse avec la question suivante :

- Quand est apparue la régulation de la température corporelle chez les ancêtres des mammifères ?

3. Problématique générale

Même si à première vue la présence d'un métabolisme élevé renseignerait sur un signal phylogénétique, avec une présence dans deux grands groupes (mammifères et oiseaux), à y regarder de plus près, de tels métabolismes pourraient être simplement la conséquence d'une écologie particulière. En effet, bien que moins développée que dans ces groupes, d'autres espèces arrivent à élever leur métabolisme et température corporelle tels que des reptiles comme les lézards scinques, des crocodiliens (Markwick, 1998 ; Vickers et al., 2011) ou encore le lézard tégu et le python en période de reproduction (Hutchison et al., 1966 ; Harlow et Grigg, 1984 ; Tattersall et al., 2016), plusieurs poissons par battement des nageoires pectorales (Katz, 2002 ; Wegner et al., 2015), certaines abeilles et bourdons par frissonnement des muscles thoraciques (Harrison et al., 1996 ; Kovac et Stabentheiner, 2011 ; Dzialowski et al., 2014), ou même certaines plantes par activités biochimiques (Seymour et Schultze-Motel, 1997). Alors que chez ces dernières, cette production de chaleur a été interprétée comme attracteur de coléoptères et de mouches (Seymour et Schultze-Motel, 1997), chez les abeilles pollinisatrices

précédemment citées, l'augmentation de chaleur est active afin d'atteindre une température nécessaire pour le vol supérieure à la température de l'air environnant. Dans le cas du python, l'augmentation de la température semble servir à mieux contrôler la température des œufs.

Ces différentes espèces tendent à montrer que l'élévation de la température corporelle, qu'elle soit active ou passive, continue ou discontinue, peut se mettre en place dans n'importe quel clade et indépendamment des températures du milieu.

Dans le cas des mammifères, on peut supposer que le signal phylogénétique observé du métabolisme élevé n'est que l'héritage de la diversification d'un groupe possédant déjà ce caractère. Comme la présence d'un métabolisme élevé peut être liée aux conditions climatiques, et que celui-ci s'est probablement mis en place au cours du Permo-Trias chez les thérapsides ou les tous premiers mammifères, cette thèse tente de répondre à la question suivante :

- L'apparition ou le développement de l'endothermie sont-ils corrélés à des variations du climat au Permo-Trias et plus particulièrement aux crises biotiques ?

Dans le but de répondre à l'ensemble de ces questions, les rapports isotopiques de l'oxygène de l'apatite des os ou des dents des différents tétrapodes présents à cette époque ont été analysés afin de tenter de remonter aux températures corporelles des thérapsides. Ces rapports isotopiques de l'oxygène ont également pu être couplés avec ceux du carbone afin d'interpréterer au mieux les variations climatiques au cours du Permien et du Trias en terme de températures et d'humidité.

PARTIE II : PROCESSUS ET MATERIEL UTILISE

Afin de déterminer les paramètres écologiques et environnementaux comme la température corporelle ou les variations climatiques à partir des fossiles de thérapsides et autres vertébrés ayant vécus en même temps, l'étude des isotopes de l'oxygène et du carbone a été privilégiée pour les raisons développées ci-dessous.

1. Géochimie isotopique

1.1 Généralités

- Rapport isotopique

Chaque élément est défini par son nombre de protons alors que son nombre de neutrons défini ses différents isotopes. Un isotope peut être instable, et se désintégrer par radioactivité, ou alors stable et se conserver au cours du temps. Parmi les différents isotopes d'un même élément, on distingue les isotopes légers aux isotopes lourds, avec moins de neutrons pour les isotopes légers. Les isotopes stables d'un même élément vont donc avoir des propriétés physico-chimiques légèrement différentes les uns des autres et leur proportion va dépendre du réservoir organique ou inorganique dans lequel ils sont stockés. Cette proportion entre les isotopes lourds et légers est représentée par l'équation 1, avec X^*, la quantité de l'isotope lourd et X, la quantité de l'isotope léger :

Équation 1 : $$R = \frac{X^*}{X}$$

- La notation δ

Due à la forte majorité de l'isotope léger par rapport à l'isotope lourd chez les atomes de faible masse atomique comme l'hydrogène ou l'oxygène, les rapports isotopiques donnent des valeurs proche de zéro, ne variant qu'au niveau de la quatrième, voire cinquième, décimale. Ainsi, dans le but de pouvoir mieux lire et comparer les valeurs de rapports isotopiques entre différents échantillons, une transformation mathématique a été proposée par Urey (1948) et se lit selon l'équation 2, avec R le rapport isotopique de l'isotope lourd sur l'isotope léger, R_{ech} étant le rapport isotopique de l'échantillon analysé et R_{std} celui du standard :

Équation 2 : $$\delta_{ech} = \frac{R_{ech}}{R_{std}} - 1 \times 1000 = \frac{R_{ech} - R_{std}}{R_{std}} \times 1000$$

- Fractionnement isotopique

Le fractionnement isotopique se produit lorsque deux substances ou phases, ayant des compositions isotopiques moyennes différentes, sont en contact (Urey, 1947). Lors de ce contact, les différents isotopes d'un élément vont s'échanger modifiant le δ de chacun des deux réservoirs. En considérant A et B comme les deux substances ou phases, a et b les proportions échangées (coefficients de stœchiométrie) et 1 et 2 respectivement pour les isotopes léger et lourd, on peut formuler l'équation suivante :

Équation 3 : aA1 + bB2 = aA2 + bB2

Lorsque cet échange se produit dans des conditions à l'équilibre, on peut obtenir la constante d'équilibre de la réaction avec l'équation suivante :

Équation 4 : $$K = \frac{(A_2)^a (B_1)^b}{(A_1)^a (B_2)^b} = \frac{\left(\frac{A_2}{A_1}\right)^a}{\left(\frac{B_2}{B_1}\right)^b}$$

Le paramètre contrôlant majoritairement cette constante d'équilibre est la température d'équilibration. Cette constance d'équilibre est corrélée avec le facteur de fractionnement α par rapport à *n* le nombre d'atomes échangés comme le montre l'équation suivante :

Équation 5 : $$\alpha = K^{1/n}$$

Ainsi, à partir d'une température donnée et pour une valeur de n égale à 1, le fractionnement isotopique peut s'écrire selon l'équation suivante :

Équation 6 : $$\alpha_{A\text{-}B} = \frac{R_A}{R_B} = \frac{1000 - \delta_A}{1000 - \delta_B}$$

Il est possible de faire une approximation en suivant l'équation 7, si δ_A, δ_B et leur différence sont tous inférieurs à 10 (Criss, 1999) :

Équation 7 : $$1000 \ln \alpha_{A\text{-}B} \approx \delta_A - \delta_B$$

- Les standards

Dans le but de pouvoir comparer des valeurs de $\delta^{18}O$ et $\delta^{13}C$ mesurées à partir de spectromètres de masse différents ou provenant de matériels différents, les valeurs obtenues sont calibrées par rapport à des standards internationaux. A l'origine, ceux-ci étaient le SMOW (Standard Mean Ocean Water) pour le $\delta^{18}O$ et le PDB (PeeDee Belemnite) pour le $\delta^{18}O$ et le $\delta^{13}C$ (Craig, 1957). Aujourd'hui, l'utilisation du SMOW a été remplacée par celle du V-SMOW (Vienna - Standard Mean Ocean Water), une eau de référence produite par l'IAEA (International Atomic Energy Agency). La composition du V-SMOW est connue et reflète la composition moyenne des eaux océaniques de moyennes à grandes profondeurs (entre 500 et 2000 m), afin de correspondre à la valeur du SMOW initial, maintenant épuisé (Craig, 1961). L'eau du V-SMOW est ainsi produite avec 99.76206% de ^{16}O, 0.03790% de ^{17}O et 0.020004% de ^{18}O donnant un rapport isotopique entre ^{18}O et ^{16}O de 0.0020052 (Baertschi, 1976 ; Li et al., 1988). Etant le standard de référence, son $\delta^{18}O$ est forcément de 0‰. Dans le cas du PDB, l'échantillon étant un carbonate de calcium provenant d'un rostre de bélemnite d'une formation du Crétacé de PeeDee de Caroline du Sud (USA) (Gonfiantini et al., 1995 ; Sharp, 2007), il est maintenant épuisé. Il a donc été remplacé par un nouveau standard, le NBS-19, dont les valeurs de $\delta^{18}O$ et $\delta^{13}C$ ont été mesurées par rapport au PDB et dont le rapport isotopique entre ^{13}C et ^{12}C est égal à 0.0112372 (Craig, 1957). Cette redifinition de l'échelle PBD par l'IAEA avec ce nouveau standard donne à l'heure actuelle le V-PDB (Vienna - PeeDee Belemnite).
D'autres standards internes ont pu être calibrés à partir de ces standards internationaux. Ainsi le $\delta^{18}O$ des phosphates des échantillons a été calibré par rapport au NBC-120c (Florida Phosphate Rock) avec une valeur par rapport au V-SMOW de 21,7±0,2‰ (IAEA/WMO, 2009).

1.2 Tissus biologiques considérés

Les os et les dents constituent le matériel principalement utilisé pour l'étude isotopique des espèces disparues et de leurs environnements. Ces tissus biominéralisés sont composés d'hydroxyapatite, un minéral composé d'un groupement phosphate. Le pôle pur de l'hydroxyapatite est le suivant : $Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_4$.

Cette structure peut être modifiée avec l'incorporation de groupements carbonates (CO_3) soit en substitution de groupement phosphates, ce qui est le plus courant, soit du groupement hydroxyle (LeGeros et al., 1969 ; LeGeros, 1981). Au sein des vertébrés actuels, il a été montré des teneurs en carbonates au sein de l'apatite entre 2 % et 13,4 % (Brudefold et Soremark, 1967 ; Rink et Schwarcz, 1995 ; Vennemann et al., 2001) mais peut descendre en dessous de 1 % dans certains os (Tarnowski et al., 2002).

Pour des études sur les isotopes de l'oxygène, le groupement phosphate est favorisé à cause des liaisons oxygène-phosphate plus résistantes à de potentiels phénomènes d'altérations et donc plus à même de toujours posséder le signal d'origine.

- Os

Structure et croissance

La structure des os se divise principalement selon deux types d'os : les os lamellaires et les os fibro-lamellaires.

Les os lamellaires sont faiblement vascularisés, possèdent peu d'ostéons et leur structure consiste en une apposition d'apatite par couches successives sur la périphérie de l'os tout au long de la vie de l'animal. Ces couches successives sont le résultat d'une apposition discontinue, souvent due à la perte des conditions nécessaires pour former de l'os comme des températures trop faibles pour une activité métabolique suffisante.

Chez des représentants actuels, cette structure osseuse se retrouve chez les amphibiens et les lépidosaures (lézards et serpents) dont la température corporelle varie avec celle de l'environnement et possèdent un thermométabolisme faible.

Lorsque les animaux possèdent une activité métabolique plus élevée, la formation osseuse peut être plus rapide et donner une structure fibro-lamellaire où l'os est constitué de fibres enchevêtrées avec des espaces provoqués par la croissance rapide. Ces espaces peuvent être comblés par un dépôt centripète d'os à fibres parallèles ou de l'os lamellaire pour former les ostéons primaires. Les os de ces espèces se divisent en deux parties. La première, le périoste est la membrane de tissu conjonctif qui tapisse la face externe de l'os. C'est depuis le périoste que croissent les fibres enchevêtrées pour former l'os compact en périphérie et l'os spongieux vers le centre. La seconde, l'endoste, est une membrane qui tapisse la face interne de l'os ainsi que l'ensemble des cavitées formées par la croissance rapide. C'est cet endoste qui secrète la composante lamellaire des os fibro-lamellaire en formant les ostéons primaire qui remplissent les cavités. Le centre même de l'os n'est pas comblé donnant la cavité médullaire, le plus souvent remplie de moelle osseuse. On retrouve ce type d'os chez des animaux tel que les alligators sauvages (Tumarkin-Deratzian, 2007).

Chez des animaux avec une forte activité métabolique, comme les mammifères, la structure fibro-lamellaire, peut être remodelée mettant en place des ostéons secondaires qui se répartissent autour de vaisseaux sanguins orientés dans la longueur de l'os. Ces canaux ainsi formés autour de ces vaisseaux sont appelés canaux de Havers (**Figure 1**), ou systèmes de

Havers. Ces canaux permettent une vascularisation des ostéoblastes et ostéoclastes qui, respectivement, forment et réabsorbent de l'os. Ainsi, les animaux possédant des os haversiens ont un renouvellement osseux tout au long de leur vie.

Enregistrement

Lorsque les prélèvements sont effectués dans de l'os, la partie la plus compacte, l'os compacte (**Figure 1**) est privilégié car le risque d'avoir eu des échanges isotopiques avec des fluides est plus faible. On le retrouve sur la partie la plus extérieure des os longs ou alors sur les couches internes et externes des plaques osseuses, que l'on retrouve notamment chez les tortues ou les crocodiliens.

Dans le cas d'os lamellaire, la dernière couche formée se situe en périphérie de l'os et enregistre les compositions isotopiques peu de temps avant la mort de l'animal alors que celles proches du centre ont enregistré des périodes plus proches de la naissance de l'animal. En raison de phénomènes possibles de compactions ou d'un début d'ossification postérieur à la naissance de l'individu (cf. anoures), la composition isotopique de l'oxygène enregistrée dans la partie la plus centrale est plus proche de la naissance de l'animal que les couches périphériques, mais n'y correspond pas.

Alors que les os lamellaires conservent l'os formé tout au long de la vie de l'animal, le remodelage présent dans les os haversiens donne un enregistrement osseux des conditions de vie dans les moments de fin de vie de l'animal.

- Dent (email, dentine)

Structure

La structure minéralogique des dents est particulière sur plusieurs aspects. En premier lieu, l'hydroxyapatite des dents va se diviser entre l'émail et la dentine. L'émail représente l'extérieur de la partie visible de la dent, qui s'appelle la couronne, alors que la dentine est présente à l'intérieur que ce soit dans la couronne ou la racine, partie ancrée dans la gencive (**Figure 1**). La différence entre l'émail et la dentine est leur teneur en hydroxyapatite avec près de 97% pour l'émail (Hillson, 1986), alors que la dentine a une teneur en hydroxyapatite légèrement supérieure de celle des os (Young et al., 2013). De plus, l'émail présente des cristaux beaucoup plus gros et mieux imbriqués les uns aux autres, rendant la structure plus stable et résistante au cours du temps (Brudefold et Soremark, 1967 ; Mills, 1967 ; Trautz, 1967 ; Zazzo et al., 2004a).

L'épaisseur de l'émail va dépendre des espèces. Alors que celle-ci est importante chez les mammifères actuels (jusqu'à 5mm ; Lucas et al., 2008), elle est très faible chez les reptiles contemporains (100-200 µm ; Enax et al., 2013). Chez les thérapsides, l'émail est également fin voire même absent chez certains genres comme *Diictodon* (Poole, 1956 ; King, 1981 ; Sullivan et al., 2003).

Croissance

Contrairement aux os, les dents ne sont pas remodelées au cours de la vie de l'animal. L'émail se dépose par accrétions successives du sommet de la dent pour finir au niveau de la gencive. Ces appositions sont visibles avec les stries de Retzius, positionnées obliquement en coupe selon l'axe longitudinal couronne-racine (**Figure 1** ; Nanci, 2008 ; Simmer et al., 2010).

Au cours de la vie de l'animal, l'émail n'est pas remodelé mais les dents le sont soit de manière continue (polyphyodontie) comme chez les reptiles ou alors une seule fois (diphyodontie) comme chez les mammifères. Chez les thérapsides, il semble que la question du remplacement dentaire soit résolue avec un consensus selon lequel la très grande majorité des thérapsides étaient polyphyodontes avec l'exception des défenses des dicynodontes, qui avaient une croissance continue (hypsodontie) et probablement des cynodontes ayant acquis le caractère diphyodonte des mammifères actuels (Parrington, 1971 ; Hopson, 1964 ; Fröbisch et Reisz, 2008).

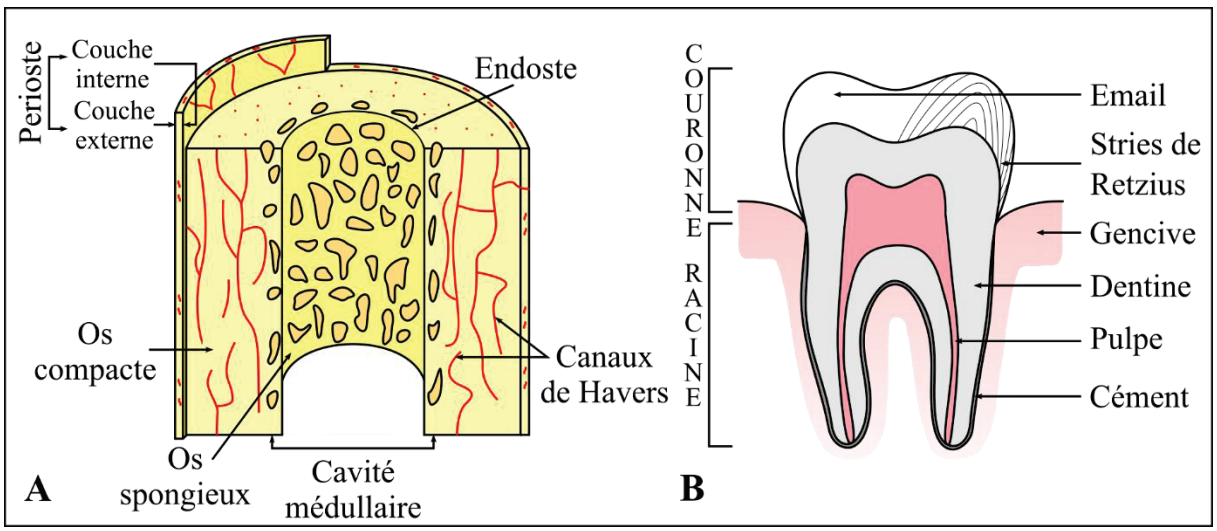


Figure 1 : Structure des principaux tissus minéralisés.

A : Structure d'un os long ; B : Structure d'une dent.

Enregistrement

Afin d'éviter au mieux les problèmes de processus diagénétiques et de rééquilibrages isotopiques avec des fluides après l'enfouissement, les prélèvements d'apatite s'effectuent préférentiellement dans l'émail lorsqu'il est disponible. Comme celui-ci croit principalement par incréments successifs, le prélèvement s'effectue dans l'axe de croissance de la dent. Ce prélèvement va moyenner les différentes compositions isotopiques enregistrées dans chaque incrément pour donner une valeur sur toute la période de croissance de l'émail. Cette période de croissance varie en fonction des espèces et des dents. Par exemple, chez les chevaux, la seconde prémolaire croit pendant 1 an alors que la dernière molaire croit pendant environ 3 ans (Hoppe et al., 2004). La durée de croissance de la dent et plus particulièrement de la dentine est estimée constante, environ 50 mm/an, au sein des amniotes mais avec une tendance à diminuer avec l'âge de l'individu (Erickson, 1996a, 1996b). Ces données ont été également appliquées sur des groupes éteints tels que les dinosaures théropodes (Straight et al., 2004 ; Goedert et al., 2016) ou encore les bisons des steppes (Bernard et al., 2009). Pour recueillir des enregistrements à plus court terme, il faut procéder à des prélèvements beaucoup plus petits qui permettront d'observer les variations saisonnières enregistrées par les isotopes de l'oxygène de l'apatite (Bernard et al., 2009 ; Goedert et al., 2016).

Comme présenté précédemment, l'oxygène de l'apatite se trouve à la fois dans les groupements phosphates et dans les groupements carbonates. Ces derniers présentent des valeurs de $\delta^{18}O$ entre 7 ‰ et 9 ‰ supérieures à celles du groupement phosphate (Longinelli et Nuti, 1973 ; Bryant et al., 1996 ; Iacumin et al., 1996 ; Shahack-Gross et al., 1999 ; Zazzo et al., 2004b ; Lécuyer et al., 2010 ; Chenery et al., 2012) et ayant été mesurées jusqu'à 14,7 ‰ plus élevées (Vennemann et al., 2001). Les compositions isotopiques de l'oxygène des deux groupements peuvent être affectées par des processus diagénétiques, par échange avec des fluides inorganiques pour le $\delta^{18}O$ des carbonates et par activités microbiennes pour le $\delta^{18}O$ des phosphates (Zazzo et al., 2004a). A basse température, les fluides inorganiques n'altèrent pas de manière significative le $\delta^{18}O$ des phosphates (Tudge, 1960 ; Lécuyer et al., 1999). Afin de tester si le signal géochimique n'est pas altéré, plusieurs méthodes ont été proposées (Fricke et al., 1998 ; Iacumin et al., 1996 ; Kolodny et al., 1996 ; Lécuyer et al., 2003 ; Pucéat et al., 2004 ; Tütken et al., 2008 ; Zazzo et al., 2004b), et l'on utilise dans la majorité des cas la comparaison entre les valeurs de $\delta^{18}O$ des phosphates avec celles des carbonates qui doivent s'aligner sur une droite de pente 1 qui intercepte l'axe des ordonnés entre les valeurs de 7 ‰ et 9 ‰.

1.3 Le $\delta^{18}O$ - De l'environnement aux tissus

- Origine de l'oxygène des tissus minéralisés

L'oxygène présent dans les tissus minéralisés des vertébrés provient de l'ingestion de celui-ci par l'eau bue, la nourriture, ou encore l'air respiré. Cet oxygène va subir deux étapes de fractionnement isotopique : la première lors de son assimilation depuis l'environnement jusqu'aux fluides corporels et la seconde lors de son incorporation dans les tissus minéralisés après plusieurs phénomènes biologiques tels que l'évaporation transcutanée et les déjections entrainant la perte d'une partie de cet oxygène avec de possibles fractionnements (Bryant et Froelich, 1995).

L'oxygène atmosphérique

L'oxygène contenu dans l'atmosphère possède un $\delta^{18}O$ dont la valeur est identique partout sur Terre, à 0,25‰ près (Dole et al., 1954 ; Kroopnick et Craig, 1972). Cette valeur constante est de 23,5‰ (Kroopnick et Craig, 1972) et est le résultat de la consommation et le rejet d'oxygène par les êtres vivants. En effet, cette différence avec la valeur du $\delta^{18}O$ du SMOW (0‰) ne devrait être que de 6‰ si elle ne résultait que d'une équilibration isotopique (Urey, 1947). Cependant, des études (Guy et al., 1993 ; Bender et al., 1994) ont montré que le phénomène de respiration, qui privilégie l'isotope léger ^{16}O (Lane et Dole, 1956), et la photosynthèse, qui produit de l'oxygène avec le même $\delta^{18}O$ que celui de l'eau consommée (Guy et al., 1989), jouaient un rôle principal dans cet enrichissement, qui est quantifié aux alentours de 20-21‰. Ce phénomène, appelé 'effet Dole', permet d'expliquer une grande partie de la valeur du $\delta^{18}O$ de l'atmosphère mais d'autres facteurs doivent également interagir avec l'oxygène atmosphérique pour obtenir la valeur mesurée de 23,5‰.

Eau de boisson

Pour la plupart des vertébrés terrestres, l'oxygène ingéré provient de l'eau de boisson ou de l'eau contenue dans les plantes (D'Angela et Longinelli, 1990 ; Kohn et al., 1996). Dans la majorité des cas, l'eau de boisson des animaux terrestres correspond en majeur partie aux eaux de surfaces issues des précipitations. Celles-ci proviennent d'un long parcours dont l'origine se situe au niveau de l'océan avec l'évaporation de ses eaux de surface. La valeur isotopique de l'eau météorique est différente de celle de l'océan ($\delta^{18}O$ = 0‰) due aux fractionnements qui se produisent aux moments de l'évaporation initiale et des précipitations successives du nuage formé. Ce processus est représenté selon le modèle de Rayleigh lié aux changements successifs de la valeur du $\delta^{18}O$ de l'eau (Dansgaard, 1964 ; Ciais et Jouzel, 1994

; Grafenstein et al., 1996 ; Fricke et O'Neil, 1999 ; Yoshimura et al., 2003). Il montre que l'eau de pluie possède un $\delta^{18}O$ qui est toujours négatif et la valeur est négativement corrélée avec la latitude.

Nourriture

Une autre source d'oxygène pour l'animal va être celui contenu dans la nourriture que ce soit sous la forme d'eau libre dans les fluides corporels, soit sous la forme d'oxygène lié dans des molécules organiques. Cette source de nourriture correspond soit aux végétaux pour les animaux herbivores, soit à des proies pour les animaux carnivores.

Oxygène des végétaux

La majorité de l'oxygène que l'on retrouve dans les plantes provient de l'eau du sol qui est principalement celle des précipitations. Ainsi le $\delta^{18}O$ des plantes est fortement contraint par les paramètres climatiques qui régissent les variations de $\delta^{18}O$ des précipitations. Au niveau des racines, où l'absorption de l'eau a lieu, aucun fractionnement isotopique n'a été montré (Dawson et Ehleringer, 1993). Lorsque l'humidité de l'air est faible ou la température élevée, le taux d'évaporation est important, conduisant à une augmentation du $\delta^{18}O$ au sein des feuilles. Cette augmentation va dépendre de l'utilisation de l'eau et de la morphologie de la plante donnant des valeurs de $\delta^{18}O$ égales à 7,2±2,0‰ dans le cas des plantes en C_3 et 14,7±3,0‰ dans le cas des plantes en C_4 (Helliker et Ehleringer, 2000) Les termes de C_3 et C_4 proviennent du nombre d'atomes de carbone incorporé lors de l'assimilation du CO_2.

Oxygène des proies

Les animaux carnivores puisent une partie de leur oxygène métabolique dans la chair des proies qu'ils ingèrent. Cet oxygène se trouve soit sous forme d'eau liquide dans les fluides corporels, soit au sein des molécules composant les tissus organiques. L'incorporation d'oxygène provenant majoritairement des protéines animales se traduit par une composition isotopique appauvrie en isotopes lourds (Sponheimer et Lee-Thorp, 1999 ; Cerling et al., 2008).

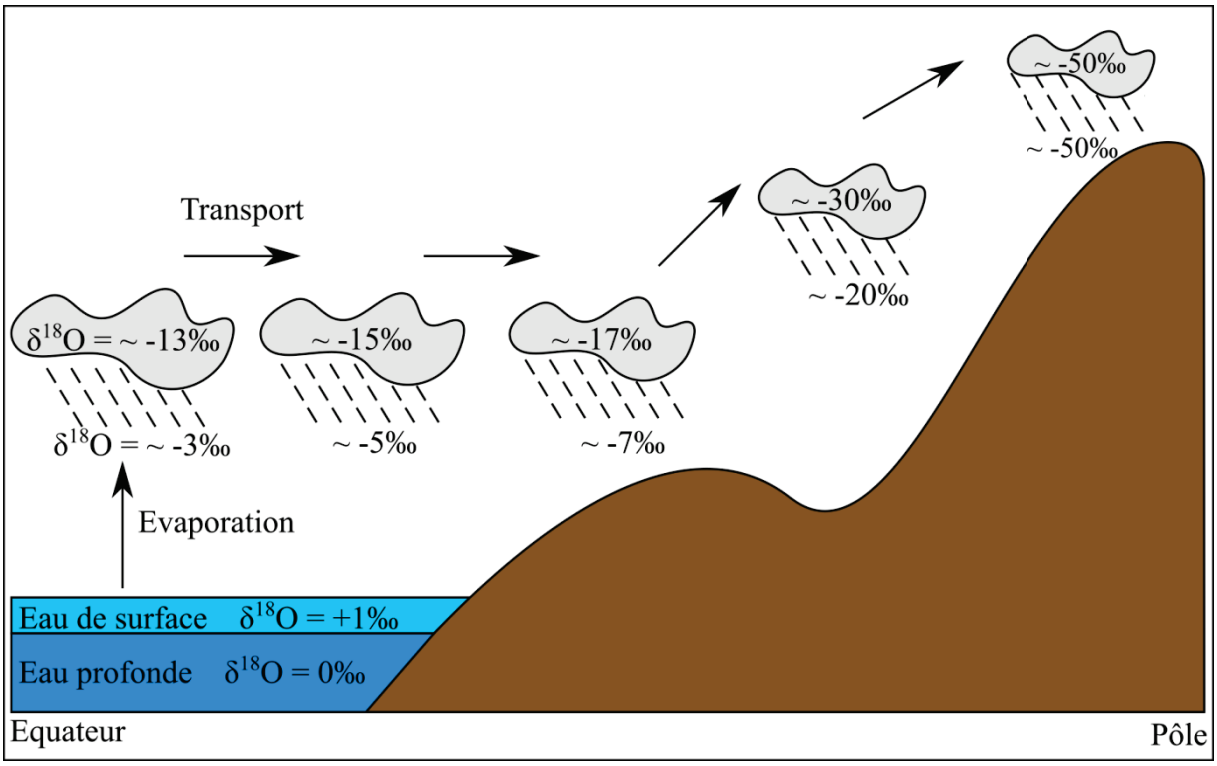


Figure 2 : Schéma simplifié du cycle de l'eau et du fractionnement de Rayleigh.

- Origine et cycle géochimique de l'eau ingérée

Le cycle de l'eau et fractionnement

Les précipitations proviennent de nuages ayant été formés au niveau de l'équateur. Le $\delta^{18}O$ de ces eaux de surfaces va être le résultat d'une série de fractionnements qui est modélisable par le modèle de Rayleigh (**Figure 2** ; Dansgaard, 1964). Au niveau de l'équateur, la différence de diffusivité entre les isotopes ^{16}O et ^{18}O permet une évaporation plus importante de l'isotope léger. Ce phénomène produit un nuage initial avec un $\delta^{18}O$ négatif, d'environ -13‰ pour une température de fractionnement à 25°C (Majoube, 1971). Cette valeur de $\delta^{18}O$ de l'eau dans le nuage va diminuer pour chaque précipitation au fur et à mesure que celui-ci s'approche des hautes latitudes (**Figure 3**). Par la différence de diffusivité, les précipitations soustraient une proportion d'éléments lourds supérieure à celle du nuage produisant des pluies avec un $\delta^{18}O$ moins négatif que celui du nuage. L'eau résiduelle du nuage se retrouve donc avec un $\delta^{18}O$ encore plus négatif qu'avant.

- Facteurs influençant le $\delta^{18}O$ des précipitations

Température

L'un des facteurs principaux ayant un impact sur le $\delta^{18}O$ des précipitations est la température (Siegenthaler et Oeschger, 1980). En effet, que ce soit la remontée des basses vers les hautes latitudes ou des faibles vers les fortes altitudes, la baisse de température occasionnée provoque la condensation de l'eau contenue dans les nuages. Comme vu précédemment, le modèle de Rayleigh (Dansgaard, 1964) montre qu'à chaque précipitation, le nuage résiduel à un $\delta^{18}O$ plus négatif et produit ainsi des pluies avec un $\delta^{18}O$ plus négatif en s'éloignant de l'équateur (Dansgaard, 1964 ; Grafenstein et al., 1996 ; Fricke et O'Neil, 1999).

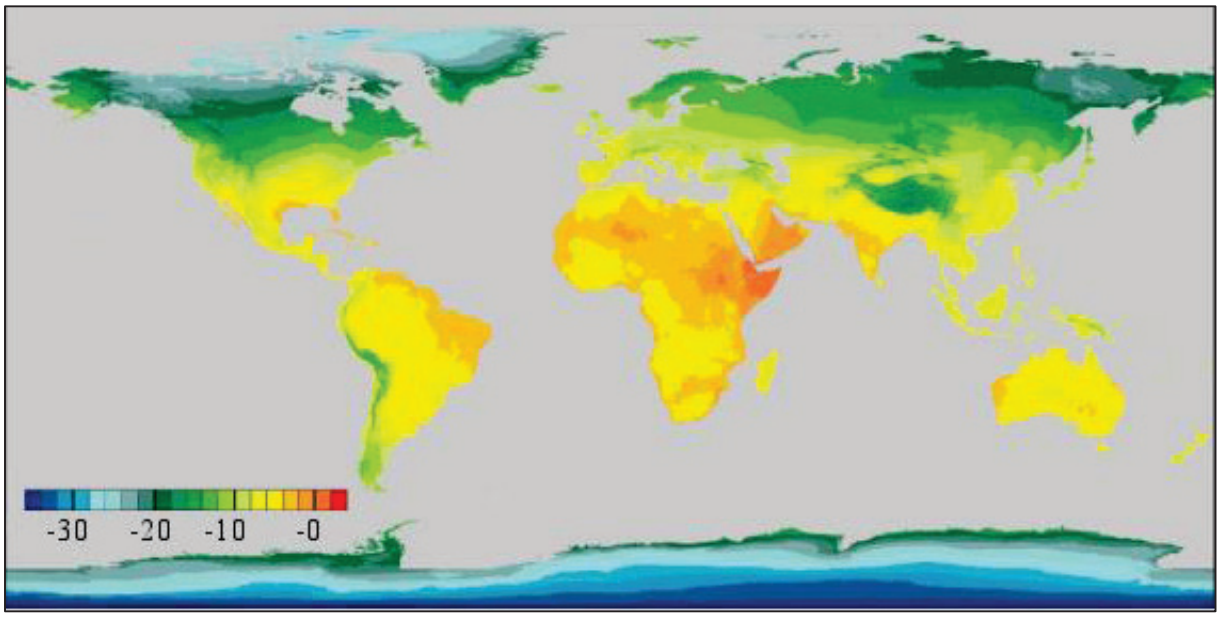


Figure 3 : Carte mondiale du $\delta^{18}O$ des précipitations (‰, V-SMOW).

Humidité, précipitations

Un autre facteur influençant le $\delta^{18}O$ des précipitations est le taux de précipitations lui-même. Comme vu précédemment avec le modèle de Rayleigh, la condensation de l'eau implique un fractionnement avec les isotopes lourds qui vont passer préférentiellement dans la phase liquide laissant un nuage résiduel avec un $\delta^{18}O$ plus négatif (Moerman et al., 2013). En zone de mousson, ce phénomène est plus accentué avec le nuage résiduel qui continue de libérer de l'eau selon ce processus formant des pluies avec un $\delta^{18}O$ très négatif (Lee et Fung, 2008; Kurita et al., 2009). De plus, comme située en zone tropicale, la pluie est en partie évaporée lors de sa chute (Dansgaard, 1964; Rozanski et al., 1993). Cette vapeur s'ajoute au nuage

résiduel, par des mouvements de convections spécifiques aux basses latitudes, diminuant encore la valeur du $\delta^{18}O$ dans le nuage qui continue de former des précipitations.

- Equations de fractionnement

La capacité à déterminer des températures moyennes annuelles de l'air à partir de l'interprétation du $\delta^{18}O$ des phosphates d'apatite des vertébrés provient de différentes équations qui permettent de corréler la température de l'air avec le $\delta^{18}O$ des précipitations à l'échelle globale (ou sub-globale) et également de lier ce $\delta^{18}O$ des précipitations avec le $\delta^{18}O$ du phosphate d'apatite à l'échelle de l'espèce.

Fractionnement eau météorique - température de l'air

Cette relation linéaire a été déterminée par Dansgaard (1964) et est valide pour les moyennes et hautes latitudes, là où l'humidité de l'air n'influence pas de manière significative le $\delta^{18}O$ des eaux météoriques. L'équation s'écrit :

Équation 8 : $\delta^{18}O_{\text{eau météorique}}$ (‰) = 0,69 x T_{air} (°C) – 13,6 (‰)

Afin de mettre à jour cette équation et d'éviter un possible biais du à l'altitude, Rey et al. (2013) ont redéterminé l'équation à partir des données de l'IAEA/WMO. Celle-ci a pour but principal d'estimer une température en connaissant le $\delta^{18}O$ des précipitations pour des altitudes inférieure à 1000 m (**Figure 4**), ainsi elle est écrite de la manière suivante :

Équation 9 : T = 1,978 (±0,008) $\delta^{18}O_{\text{eau météorique}}$ (‰) + 26,414 (±0,595) (‰) ; r^2 = 0.67

Cette équation se base sur des données actuelles, c'est-à-dire provient d'un parcours des masses d'air et des précipitations particulier à une configuration des continents et est en accord avec l'équation de Lécuyer (2014) dont la pente du $\delta^{18}O$ des précipitations en fonction des températures moyennes annuelles est d'environ 0,48. Cependant, plus l'on s'éloigne de l'actuel, plus la pente et l'intercept sont susceptibles de varier par rapport à cette équation jusqu'à devenir significativement différents, rendant l'utilisation de cette équation incorrecte pour interpréter des données trop anciennes. Par exemple, des pentes de 0,36±0,11 et 0,39±0,24 ont été établies pour l'Eocène d'Amérique du Nord (Secord et al., 2010) tandis que Amiot et al. (2004) ont proposé une équation actuelle qu'ils ont pu appliquer sur des données provenant de

matériel du Crétacé supérieur, il y a environ 70±5 Ma. Au-delà de cette période, aucune application de l'équation n'a été publiée.

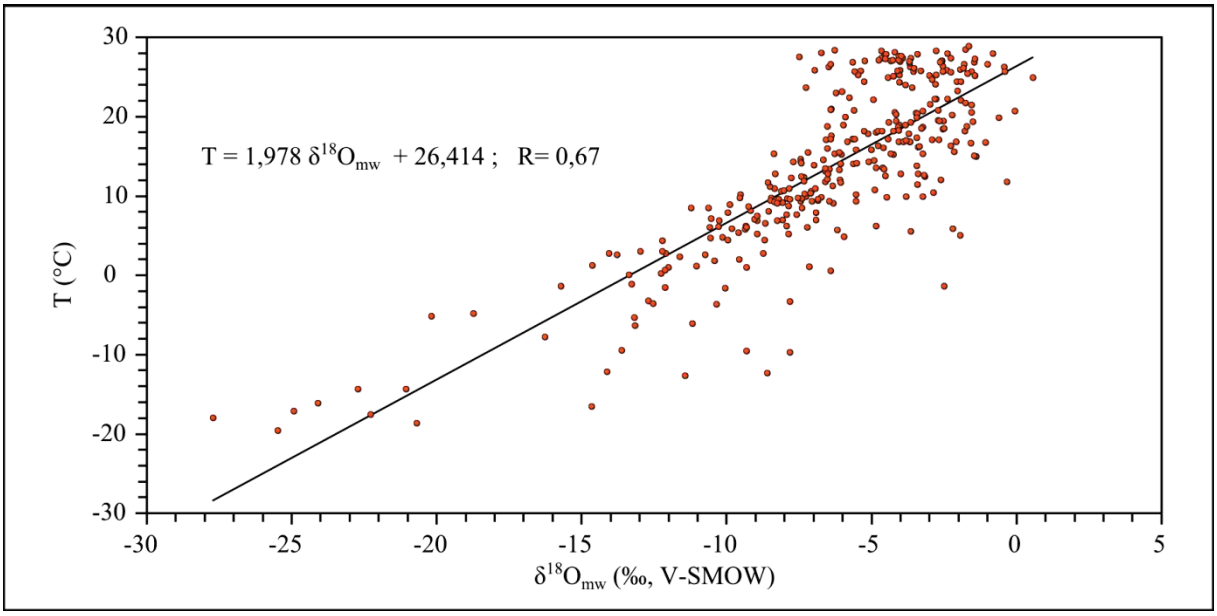


Figure 4 : Température moyenne annuelle de l'air en fonction du $\delta^{18}O$ des précipitations pour des stations en dessous de 1000m d'altitude.

D'après Rey et al. (2013).

Fractionnement phosphate - eau météorique

Une fois ingérée par l'animal, cette eau de boisson va à nouveau subir un fractionnement lié au métabolisme de l'animal, principalement selon sa température corporelle et ses pertes en eau via l'évapotranspiration et les déjections (Bryant et Froelich, 1995). Ce fractionnement, qui enrichit en isotopes lourds l'eau corporelle restante, va donc être plus intense pour les espèces qui renouvellent peu leur eau corporelle en buvant (Cerling et al., 2008) et inversement si elles subissent moins l'évapotranspiration en étant aquatiques ou semi aquatiques (Bocherens, 1996 ; Zazzo et al., 2004b ; Amiot et al., 2010a).

Ainsi, sur les espèces actuelles, plusieurs équations ont été mises en place sur le fractionnement phosphate-eau météorique, que ce soit sur diverses espèces de mammifères, de reptiles ou encore d'oiseaux et sont présentées dans le **Tableau 1** ci-après :

Groupe	Équation	Référence
Humains	$\delta_p = 0{,}46\ \delta_w + 19{,}6$	Levinson et al., 1987
Humains	$\delta_p = 0{,}78\ \delta_w + 22{,}7$	Luz et al., 1984
Humains	$\delta_w = 1{,}54\ \delta_p - 33{,}72$	Daux et al., 2008
Humains	$\delta_p = 0{,}64\ \delta_w + 22{,}37$	Longinelli, 1984
Cochons	$\delta_p = 0{,}86\ \delta_w + 22{,}71$	Longinelli, 1984
Eléphants	$\delta_p = 0{,}935\ \delta_w - 0{,}012\ h + 22{,}71$	Ayliffe et al., 1992
Chevaux	$\delta_p = 0{,}73\ \delta_w + 22{,}04$	Sánchez-Chillón et al., 1994
Chevaux	$\delta_p = 0{,}68\ \delta_w + 22{,}9$	Bryant et al., 1994
Cerfs	$\delta_p = 1{,}13\ \delta_w + 25{,}55$	D'Angela et Longinelli, 1990
Bovidés	$\delta_p = 1{,}016\ \delta_w + 24{,}90$	D'Angela et Longinelli, 1990
Mouton	$\delta_p = 1{,}48\ \delta_w + 27{,}21$	D'Angela et Longinelli, 1990
Rennes	$\delta_p = 0{,}39\ \delta_w + 15{,}96$	Iacumin et Longinelli, 2002
Rennes	$\delta_p = 0{,}44\ \delta_w + 16{,}82$	Longinelli et al., 2003
Renards	$\delta_p = 1{,}34\ \delta_w + 25{,}49$	Longinelli et al., 2003
Rongeur Arvicolinae	$\delta_p = 1{,}07\ \delta_w + 22{,}72$	Longinelli et al., 2003
Rongeur Arvicolinae	$\delta_p = 0{,}572\ \delta_w + 20{,}98$	Navarro et al., 2004
Souris	$\delta_p = 0{,}79\ \delta_w + 21{,}61$	D'Angela et Longinelli, 1990
Rats	$\delta_p = 0{,}49\ \delta_w + 17{,}88$	Luz et Kolodny, 1985
Rongeur Muroidea	$\delta_p = 1{,}21\ \delta_w + 24{,}76$	Royer et al., 2013
Mammifères	$\delta_w = 1{,}11\ \delta_p - 26{,}44$	Amiot et al., 2004
Crocodiles	$\delta_w = 0{,}82\ \delta_p - 19{,}13$	Amiot et al., 2007
Tortues d'eau douce	$\delta_w = 0{,}98\ \delta_p - 21{,}00$	Barrick et al., 1999
Oiseaux	$\delta_p = 0{,}71\ \delta_w - 8{,}6\ h + 29{,}3$	Kohn, 1996

Tableau 1 : Principales équations de fractionnement isotopique de l'oxygène entre le phosphate (δ_p) des tissus minéralisés et l'eau météorique (δ_w) pour les vertébrés continentaux.

L'humidité de l'air (h) est prise en compte dans certaines équations.

Ces équations dépendent de la physiologie et de l'écologie des animaux et sont donc spécifiques à chacun des groupes. Il est ainsi possible de les employer pour déterminer le $\delta^{18}O$ des eaux météoriques passées en utilisant des espèces fossiles seulement si celles-ci sont incluses au sein d'un groupe actuel ayant permis la mise en place d'une équation et possédant une écologie proche.

Dans le cas des thérapsides et des vertébrés associés, aucune de ces équations ne pouvaient être appliquées car elles sont trop restreintes au niveau du groupe, et la thermophysiologie des thérapsides est incertaine. Il a donc été décidé d'appliquer une équation générale (Lécuyer et al., 2013) basée sur des lingulidés (brachiopodes) et des requins. Cette équation permet de passer directement de la température corporelle (considérée similaire à la température environnementale) au $\delta^{18}O$ du phosphate tel que :

Équation 10 : $T\ (°C) = 117,4\ (\pm 9,5) - 4,50\ (\pm 0,43) \times (\delta^{18}O_{PO4} - \delta^{18}O_{H2O})$

Une telle équation s'applique donc pour l'ensemble des organismes complètement aquatiques et une valeur due au fractionnement par évaporation transcutanée doit être ajoutée pour pouvoir l'appliquer à des organismes semi-aquatiques voire terrestres. Ces valeurs dépendent des espèces et Cerling et al. (2008) ont établi chez les mammifères actuels une variabilité de près de 4‰ entre les animaux terrestres qui doivent boire tous les jours et ceux qui sont plus indépendants vis-à-vis de l'eau. L'étude portait également sur des hippopotames, animaux semi-aquatiques, qui présentaient des valeurs plus basses d'environ 3‰ avec les animaux terrestres qui dépendent d'une source d'eau quotidiennement.

Dans les cas des thérapsides analysés, aucun animal complétement aquatique, tels que des poissons, n'a été échantillonné et il n'est donc pas possible d'insérer directement les valeurs précédentes dans l'équation, mais il est cependant possible de faire la comparaison d'espèces deux à deux.

1.4 Le $\delta^{13}C$ - De l'environnement aux tissus

Alors que le $\delta^{18}O$ de l'apatite des vertébrés permet d'estimer des températures, le $\delta^{13}C$ a été utilisé afin d'observer les potentiels injections de carbone légers dans l'atmosphère ainsi que les variations d'humidités de l'air. Le carbone se trouve au sein de l'apatite sous la forme carbonate CO_3 en substitution des groupements phosphate ou hydroxyle.

- Origine

Ces groupements carbonates proviennent du CO_2 atmosphérique respiré ainsi que du carbone contenu dans la nourriture.

Nourriture

Comme pour l'oxygène, la composition isotopique du carbone de l'apatite des vertébrés reflète en grande partie celle de la nourriture avec cependant un enrichissement en isotopes lourds qui varie en fonction des espèces, causé par leur niveau trophique et des physiologies digestives différentes (DeNiro et Epstein, 1978 ; Quade et al., 1992 ; Koch et al., 1994 ; Cerling et Harris, 1999 ; Passey et al., 2005). L'origine du carbone provient soit des plantes pour les animaux herbivores, soit des tissus musculaires des proies pour les animaux carnivores. Les proies elles-mêmes possèdent des valeurs de $\delta^{13}C$ qui reflètent celles de leur nourriture avec un enrichissement en isotopes lourds entre les plantes et leurs muscles d'environ 1±1 ‰ (Barnes et al., 2007).

Dans le cas du carbone contenu dans les plantes, celui-ci provient du CO_2 atmosphérique incorporé aux tissus lors de la photosynthèse (**Figure 5** ; Raven et al., 2005). Ce processus de photosynthèse produit un fractionnement sur les isotopes du carbone avec une meilleure incorporation dans les tissus de l'isotope léger (Farquhar et al., 1982, 1989 ; Ehleringer et Monson, 1993). Á l'heure actuelle, les végétaux sont représentés par des plantes dites en C_3, celles dites en C_4 et les plantes dites CAM (Crassulacean Acid Metabolism). Les termes de C_3 et C_4 proviennent du nombre d'atomes de carbone incorporés lors de l'assimilation du CO_2 et les CAM, spécifiques des environnements arides, ont la particularité de découpler dans le temps les étapes de la photosynthèse (Cushman, 2001). Par la suite, nous nous intéresseront uniquement aux plantes en C_3, seules représentées au Permo-Trias (Osborne et Beerling, 2006).

- Paramètres modifiants le $\delta^{13}C$ du CO_2 atmosphérique

Le $\delta^{13}C$ du CO_2 atmosphérique est homogène à la surface du globe mais varie au cours du temps. Par exemple, l'impact humain avec l'ère industrielle a modifié le $\delta^{13}C$ atmosphérique d'une valeur de -6,5‰ à -8‰ par simple émission de gaz d'origine fossile (Marino et al., 1992).

Au cours des temps géologiques, de telles variations du $\delta^{13}C$ atmosphérique peuvent se produire par l'ajout de carbone dans l'atmosphère aux $\delta^{13}C$ différents. Les sources possibles sont la déstabilisation des clathrates de méthanes, avec des valeurs de $\delta^{13}C$ entre -37‰ et -120‰ avec une moyenne à -60‰ (Krull et al., 2000 ; Berner, 2002), la thermogénèse de méthane par intrusion volcanique de niveaux houilleux, avec des valeurs de $\delta^{13}C$ entre -35‰ et -55‰ avec

une moyenne à -40‰ (Clayton, 1998) ou encore le CO_2 volcanique d'une valeur d'environ -5‰ (Payne et Kump, 2007).

- Variations du $\delta^{13}C$ de la nourriture

Les plantes

Fractionnements isotopiques

La fixation du carbone dans les plantes en C_3 se produit à la suite de deux évènements de fractionnement. Le premier est le passage du CO_2 par diffusion au travers des stomates, créant un CO_2 à l'intérieur de la feuille avec un $\delta^{13}C$ de 4,4‰ (Marshall et al., 2007) plus négatif que celui de l'atmosphère. Ce carbone est ensuite incorporé au sein du cycle métabolique de Calvin à l'aide de l'enzyme ribulose biphosphate carboxylase (RuBisCO) qui va préférentiellement assimiler le ^{12}C du carbone dans le cycle (**Figure 5**). Ce fractionnement total de -29‰ (Marshall et al., 2007) a pour conséquence d'avoir des plantes en C_3 avec un $\delta^{13}C$ beaucoup plus négatif que celui de l'atmosphère. En effet, les valeurs de $\delta^{13}C$ s'étendent entre -35‰ et -20‰ selon les conditions environnementales (Kohn, 2010).

Ces plantes sont ensuite ingérées et le carbone se retrouve alors incorporé soit dans les tissus musculaires soit dans les tissus osseux de l'animal avec un fractionnement différent selon le tissu. Il a été mesuré sur les animaux actuels un fractionnement entre les plantes et l'apatite de mammifères herbivores entre 10‰ et 15‰ (Lee-Thorp et al., 1989 ; Tieszen et Fagre, 1993 ; Sillen et Lee-Thorp, 1994 ; Koch, 1998 ; Cerling et Harris, 1999 ; Passey et al., 2005), de 12‰ entre plantes et reptiles herbivores (Amiot et al., 2010b) et entre 13,4‰ et 16,2‰ pour les oiseaux terrestres herbivores (Johnson et al., 1998 ; Angst et al., 2014). Pour ce qui est du fractionnement entre les plantes et les tissus musculaires, il est beaucoup plus faible et d'environ 1‰ (Kelly, 2000). Ces muscles peuvent ensuite être ingérés par des animaux carnivores et un fractionnement a également lieu entre cette nourriture et les os des prédateurs. Ce fractionnement correspond à un enrichissement en isotopes lourds d'environ 9‰ pour les mammifères et les reptiles carnivores (Stanton, 2006) et de 8,3‰ pour les oiseaux carnivores (Angst et al., 2014).

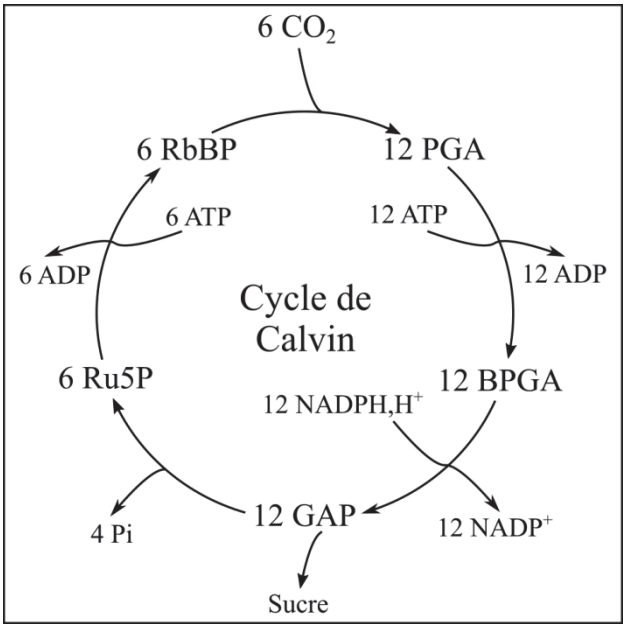


Figure 5 : Schéma de l'incorporation du carbone et sa transformation en sucre au cours de la photosynthèse chez les plantes en C_3.

PGA : Trisphosphoglycérate ;
BPGA : 1,3 bisphosphoaglycérate ;
GAP : Glyceraldehyde 3-phosphate ;
Ru5P : Ribulo5phosphate ;
RbBP : Ribulose 1,5 bisphosphate.

Effet de l'environnement

La forte variabilité du $\delta^{13}C$ des plantes est en partie due à la variabilité des conditions environnementales dans lesquelles les plantes sont à même de survivre. En effet, plusieurs paramètres vont jouer sur l'ouverture et la fermeture des stomates qui permettent le passage du CO_2 entre l'atmosphère et l'intérieur de la feuille. Lors de conditions optimales, les stomates restent ouverts durant le temps de la photosynthèse. Ainsi, lorsque les conditions sont plus stressantes pour la plante, telles qu'une baisse de lumière ou d'eau disponible ou même une augmentation de la salinité, de l'aridité ou de la température, celle-ci ferme ses stomates afin de limiter les pertes en eau (Robinson et al., 1997 ; Heaton, 1999 ; Marshall et al., 2007 ; Schwarcz et Schoeninger, 2012). Ceci a pour conséquence de limiter les apports en CO_2 atmosphérique qui ne rentrera dans la feuille que par diffusion. Cette diffusion est plus rapide pour les molécules de CO_2 composé de l'isotope léger, ce qui produit un fractionnement isotopique d'environ -4,4‰ (Marshall et al., 2007). De plus, cet apport par diffusion n'équivaut pas à l'arrivé de CO_2 par stomates ouverts et ainsi une plus grande proportion du CO_2 disponible est intégré dans le cycle de Calvin. Plus le temps passe, plus la RuBisCO ponctionne majoritairement le CO_2 à l'isotope léger et plus le gaz résiduel possède un $\delta^{13}C$ élevé qui sera fixé dans la plante par la suite entraînant des $\delta^{13}C$ anormalement élevé (Midgley et al., 2004).

En plus de ces différents paramètres ayant un impact sur l'ouverture des stomates et par conséquent le $\delta^{13}C$ final de la plante, il existe un autre effet seulement lié à l'environnement et qui se nomme « l'effet canopée ». Cet effet se produit dans les forêts denses où le brassage de

l'air est plus limité. Après la chute des feuilles, ou la mort de la plante, la matière organique est absorbée par la microfaune et les bactéries libérant ainsi du CO_2. Ce gaz possède non pas le $\delta^{13}C$ moyen de l'atmosphère mais celui de la plante. L'effet canopée crée une micro-zone où le $\delta^{13}C$ du CO_2 de l'air est beaucoup plus négatif que celui du reste de l'atmosphère et est réabsorbé par les plantes présentes leur conférant des valeurs encore plus négatives de $\delta^{13}C$ (Vogel, 1978 ; van der Merwe et Medina, 1989, 1991).

Dans le cas des plantes en C_3, il est possible d'estimer les quantités de précipitations moyennes annuelles. En effet, il existe une relation logarithmique mise en place, à partir de 570 individus de différents groupes de plantes en C_3, par Kohn (2010) et légèrement modifiée par Rey et al. (2013) et représentée par l'équation 11,
avec $\Delta^{13}C_{leaf} = (\delta^{13}C_{atm} - \delta^{13}C_{leaf}) / (1 + \delta^{13}C_{leaf} / 1000)$:

Équation 11 : $\log_{10}$ (MAP + 300 (mm/an)) = 0,0092 (±0,004) $\Delta^{13}C_{leaf}$ + 1,148 (±0,074).

Dans le registre fossile, la valeur des précipitations est plus difficilement déterminable car elle repose à la fois sur le $\delta^{13}C$ de l'atmosphère et celui des plantes. Alors que le premier doit être déterminé par d'autres proxies, et présente une incertitude, le second est déduit de celui des individus analysés considérés comme herbivores. Cependant, il est difficile d'estimer le taux de fractionnement métabolique nourriture-apatite chez ces groupes fossiles, nécessaire pour remonter à la valeur du $\delta^{13}C$ des plantes ingérées et donc aux taux de précipitations de l'époque.

2. Préparations chimiques et mesures isotopiques

Au sein des molécules d'hydroxyapatite, à la fois les groupements phosphates et carbonates sont analysés. Le premier pour les isotopes de l'oxygène et le second pour les isotopes de l'oxygène et du carbone. Afin de pouvoir faire ces analyses, deux traitements indépendants doivent être appliqués à deux aliquotes d'une même poudre d'apatite.

2.1 Préparation de l'apatite pour analyse

Avant de pouvoir être analysées au spectromètre de masse, quelques dizaines de milligrammes de fossiles sont réduits en poudres à l'aide d'une microdremel. Ces poudres doivent ensuite subir des traitements chimiques afin d'analyser que les groupements souhaités.

- Chimie des phosphates

Dans le cas de l'analyse du $\delta^{18}O$ du groupement phosphate de l'apatite, il est nécessaire d'isoler ce groupement du reste de la molécule qui comporte d'autres sites à oxygène. Cette méthode a été mise au point par Crowson et al. (1991) et légèrement modifiée par Lécuyer et al. (1993).

Une fois la dent ou l'os prélevé en une fine poudre, celle-ci est dissoute pendant 24 H dans 2 mL d'acide fluorhydrique à 2 M mettant les différents groupements de la molécule en solution. La solution est ensuite séparée du précipité de CaF_2 puis neutralisée avec de l'hydroxyde de potassium à 2 M et une résine échangeuse d'ions fortement anionique est ajoutée (environ 2.5 mL) afin de fixer les groupements phosphates pendant 24 H. La résine est ensuite rincée plusieurs fois avec 40 mL d'eau distillée afin de supprimer les autres composants de l'apatite puis 27,5 mL de nitrate d'ammonium à 0,5 M est ajouté afin de libérer les groupements phosphates de l'apatite. Après 4 H d'attente, la solution est séparée de la résine à l'aide d'un tamis et récupérée dans des Erlenmeyer avec 15 mL d'eau distillée. Ensuite, 0,5 mL d'hydroxyde d'ammonium concentré sont ajoutés ainsi que 15 mL de nitrate d'argent à 0,2M. Les Erlenmeyer sont ensuite placés dans un bain marie à 68°C et 1 à 2 mL d'eau distillée sont ajoutés toutes les 15 minutes pendant 6 heures, puis les cristaux de phosphates d'argent sont laissés à précipiter pendant 1 H avant que les Erlenmeyers ne soient retirés du bain marie. Chaque solution est ensuite filtrée à l'aide d'une pompe à vide et de filtres en acétate de cellulose de 0,45 µm. La poudre est ensuite laissée à sécher à l'étuve à 50 °C pendant quelques heures puis récupérée délicatement à l'aide de pinceaux puis pesée pour déterminer les rendements.

- Prétraitement des carbonates

Dans le cas de l'analyse du $\delta^{18}O$ et du $\delta^{13}C$ du groupement carbonate de l'apatite, un prétraitement chimique est requis afin de supprimer la matière organique probablement présente mais également des carbonates secondaires qui auraient pu se déposer après la mort de l'animal. Ce prétraitement chimique consiste en deux phases similaires (Koch et al., 1997). La première est d'immerger la poudre fine d'apatite dans du NaOCl à 2 % pendant 24 H avec un rapport poudre/solution de 0,04 $g.mL^{-1}$ puis de rincer et sécher pendant 12 H afin de se débarrasser de toute matière organique. La seconde étape reprend le même principe, mais avec de l'acide acétique à 0,1 M à la place du NaOCl afin d'éliminer des carbonates secondaires. Après ces quatre jours de prétraitement, la poudre est récupérée et pesée pour les analyses au spectromètre de masse.

2.2 Analyses

- Pyrolyse des phosphates

Dans le cadre de cette thèse, j'ai pu analyser l'ensemble des échantillons avec l'analyseur élémentaire VaryoPyroCube pour obtenir le $\delta^{18}O$ des groupements phosphates suivant le protocole mis au point par Lécuyer et al. (2007) et Fourel et al. (2011). Pour chaque échantillon, 5 réplicas de la poudre de phosphate d'argent ont été pesés (300±30 µg) et scellés avec la même quantité de carbone nikelisé dans des capsules en argent. Le système VaryoPyroCube chauffe par pyrolyse chaque échantillon à 1450 °C, ce qui réduit le phosphate d'argent en monoxyde de carbone, qui est ensuite transférer au spectromètre de masse Isoprime permettant l'analyse du rapport isotopique entre ^{16}O et ^{18}O (**Figure 6**).

Les valeurs obtenues sont ensuite corrigées afin de supprimer l'effet des blancs puis corriger d'une dérive au cours du temps grâce à un encadrement des échantillons par des capsules du standard NBS-120c d'une valeur connue et stable de 21,7 ‰. Les cinq réplicas sont ensuite comparés afin de supprimer les valeurs aberrantes et de faire la valeur moyenne des réplicas restants.

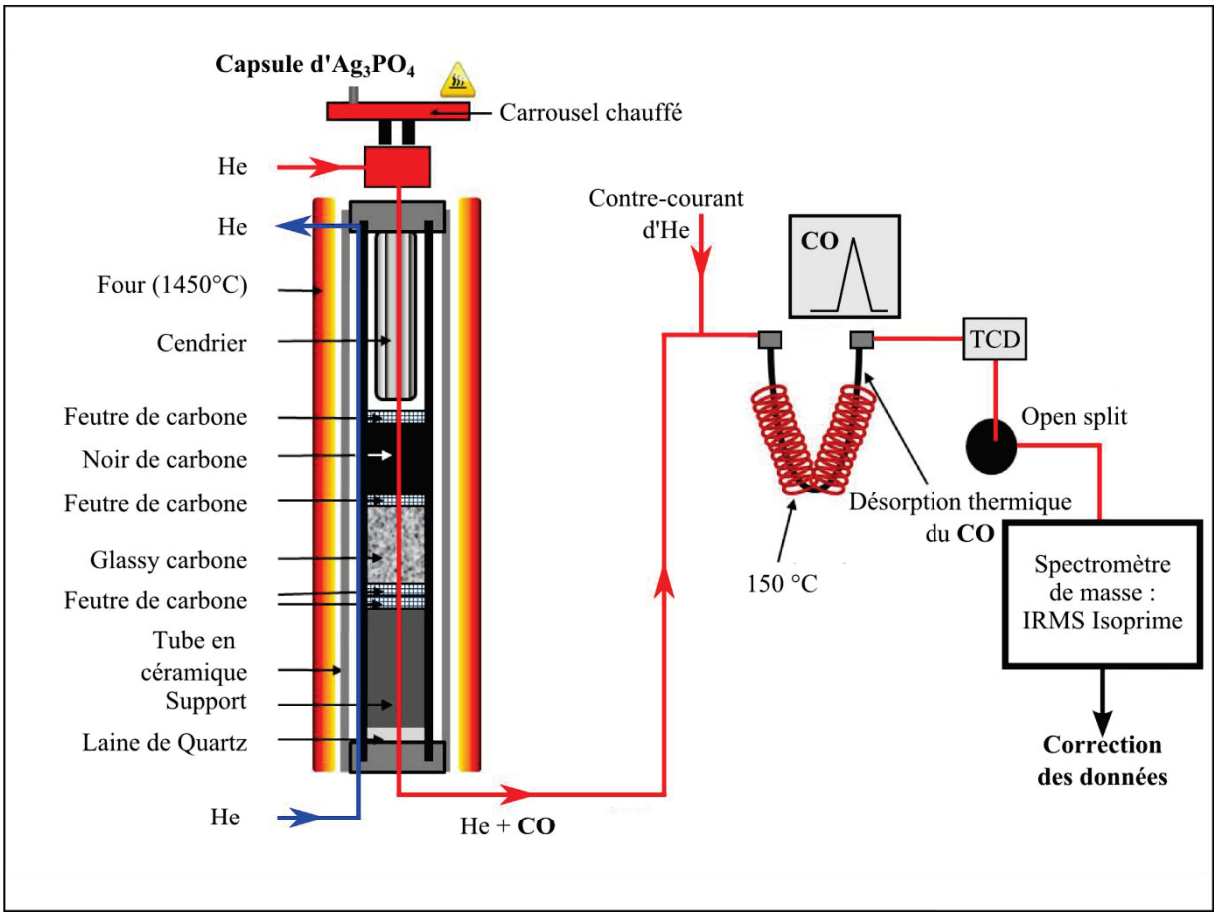


Figure 6 : Schéma de l'analyse isotopique de l'oxygène par la VaryoPyroCube en mode pyrolyse. D'après Lécuyer et al., 2007 et Fourel et al., 2011.

- Attaque acide des carbonates

Les mêmes échantillons que ceux analysés pour le $\delta^{18}O$ des groupements phosphates ont été analysés pour le $\delta^{18}O$ et le $\delta^{13}C$ des groupements carbonates. Les instruments n'étant pas disponible au sein du laboratoire, les analyses ont été effectuées en partie au Centre de Recherches Pétrographiques et Géochimiques (CRPG) de Vandoeuvre les Nancy (France) et en partie à l'Institut de Géologie et de Géophysique de Pékin (Chine).

Le matériel utilisé au CRPG est un système de préparation automatisé Gasbench associé à un spectromètre de masse Thermo Scientific MAT23. Pour chaque échantillon, 2 mL d'acide orthophosphorique sursaturé à 70 °C ont été ajoutés à entre 2 et 4 mg de poudre prétraitée pendant au moins 5 H sous une atmosphère d'Hélium avant de commencer 10 cycles de mesures de la composition isotopique du CO_2 produit avec un spectromètre de masse Thermo Scientific MAT 253 en flux continu. Les valeurs sont obtenues suite à la moyenne des cycles dont le signal est compris entre 2 V et 20 V, ainsi qu'une correction de linéarité.

Le standard utilisé est un standard interne de calcite pure, d'une valeur de -17,90‰ pour le $\delta^{18}O$ et de -8,64‰ pour le $\delta^{13}C$, et calibré avec les standards internationaux IAEA CO-1, IAEA CO-8 et NBS 19. La précision d'analyse sur le standard est de ±0,05‰ pour le $\delta^{18}O$ et de ±0,03‰ pour le $\delta^{13}C$. La précision d'analyse des valeurs est de ±0,10‰ pour le $\delta^{18}O$ et de ±0,08‰ pour le $\delta^{13}C$.

A l'Institut de Géologie et Géophysique à Pékin, le principe d'analyse est sensiblement le même. Le matériel utilisé est un système de préparation automatisé Thermo Finnigan Gasbench II associé à un spectromètre de masse Finnigan MAT 253 en flux continu. Pour chaque échantillon, 2 mg ont été ajoutés à 5 gouttes d'acide orthophosphorique sursaturé à 72 °C pendant une heure sous une atmosphère d'Hélium avant de commencer 10 cycles de mesures de la composition isotopique du CO_2 produit. Les valeurs sont obtenues suite à la moyenne des cycles. Le standard interne utilisé est calibré en fonction du standard international NBS 18.

Ainsi il a été possible au cours de cette thèse d'utiliser le $\delta^{18}O$ de l'apatite des os et dents de vertébrés afin d'estimer la thermophysiologie des thérapsides. En utilisant le $\delta^{13}C$ associé au $\delta^{18}O$, il a également été possible de déterminer les variations climatiques en milieu continental qui ont eu lieu en Afrique du Sud au cours du Permo-Trias.

PARTIE III : APPLICATION AU PERMO-TRIAS

Dans le but de remonter aux informations de thermométabolisme des thérapsides ainsi que des conditions environnementales et climatiques auxquelles ils étaient soumis, il faut pouvoir contraindre le plus possible les différents paramètres qui jouent dans cette détermination. Ceux-ci peuvent se diviser en deux catégories. La première est la précision spatio-temporelle car plus l'individu échantillonné possède un interval temporel et une position géographique restreints, plus il sera facile de le replacer dans un contexte paléogéogragraphique. Connaître la paléolatitude de vie des individus est nécessaire afin de pouvoir déduire la température corporelle des thérapsides car les deux sont liés aux températures de l'environnement, soit par l'intermédiaire du $\delta^{18}O$ des précipitations, soit par la température corporelle de la faune associée des thérapsides. La seconde catégorie est la précision phylogénétique. Une fois la présence ou absence d'un métabolisme élevé est estimé pour l'ensemble des espèces étudiées, la précision phylogénétique peut aider à déduire si la présence de ce caractère est liée à une question de position phylogénétique ou écologique.

1. Contexte paléogéographique

La période du Permo-Trias commence il y a 298,9±0,15 Ma pour se terminer il y a 201,3±0,2 Ma (Cohen et al., 2013). Durant cette période, la géographie globale était complètement différente de l'actuel avec la formation d'un continent unique, la Pangée, constitué par la collision entre un contient dans l'hémisphère Sud, le Gondwana, et un continent dans l'hémisphère Nord, la Laurasie. Cette collision forma une chaîne de montagne axée Est-Ouest au niveau de l'équateur et nommée la chaîne varisque ou hercynienne. Ce que l'on appelle la Pangée au Permien n'est pas exactement un continent unique. Bien qu'il représente la grande majorité des terres émergées de l'époque, plusieurs séries de blocs à l'Est du Gondwana dérivent vers le Nord (Yang et Besse, 2001 ; Meng, 1992 ; Yuan et Yang, 2015). Une partie de ces blocs est entrée en collision avec la Laurasie au début du Trias pour donner ce qu'est la Chine de nos jours. De plus, la côte Est du Gondwana va s'ouvrir formant la bande continentale cimmérienne qui va remonter vers le Nord et rentrer en collision avec la Laurasie. Lors de sa remontée, cette bande continentale divisa l'océan intérieur entre la Paléothéthys au Nord-Est et la Néothéthys au Sud-Ouest (**Figure 7** ; Torsvik et Cocks, 2013 ; Zhang et al., 2013). C'est à partir du début du Jurassique que la Pangée commença à s'ouvrir, séparant l'Amérique du Nord de l'Eurasie, puis l'Amérique du Sud de l'Afrique.

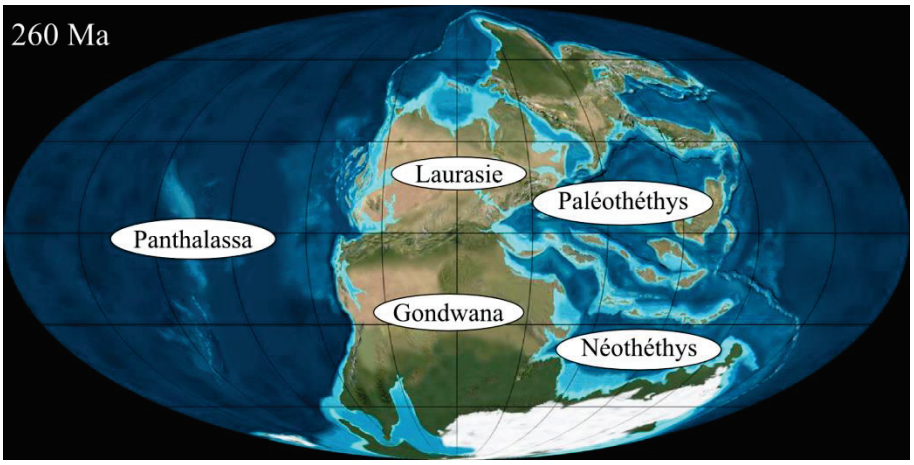


Figure 7 : Paléocarte de la Pangée, il y a 260 Ma. D'après Blakey, 2015.

2. Origine des fossiles

Les gisements d'où proviennent les fossiles échantillonnés (**Figure 8**) ont été sélectionnés pour représenter au mieux les différentes paléolatitudes au cours du Permo-Trias (**Figure 9**). Cette démarche a dû prendre en compte la rareté de gisements continentaux de cette époque ainsi que certaines impossibilités d'accès pour causes géopolitiques. L'ensemble des gisements sont présentés dans le **Tableau 2** ainsi que l'**Annexe 1**.

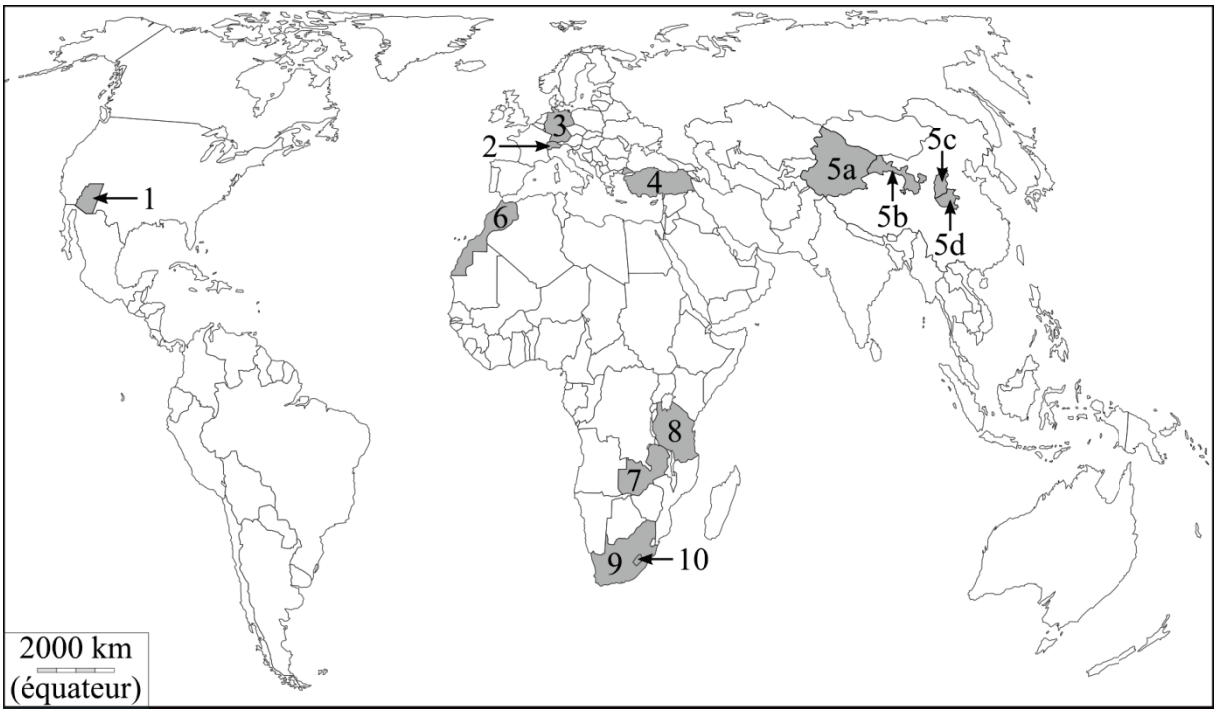


Figure 8 : Carte actuelle avec les pays d'origine des fossiles analysés en gris.

1 : Arizona (USA) ; 2 : Suisse ; 3 : Allemagne ; 4 : Turquie ; 5a : Province du Xinjiang (Chine) ; 5b : Province du Gansu (Chine) ; 5c : Province du Shanxi (Chine) ; 5d : Province du Henan (Chine) ; 6 : Maroc ; 7 : Zambie ; 8 : Tanzanie ; 9 : Afrique du Sud ; 10 : Lesotho.

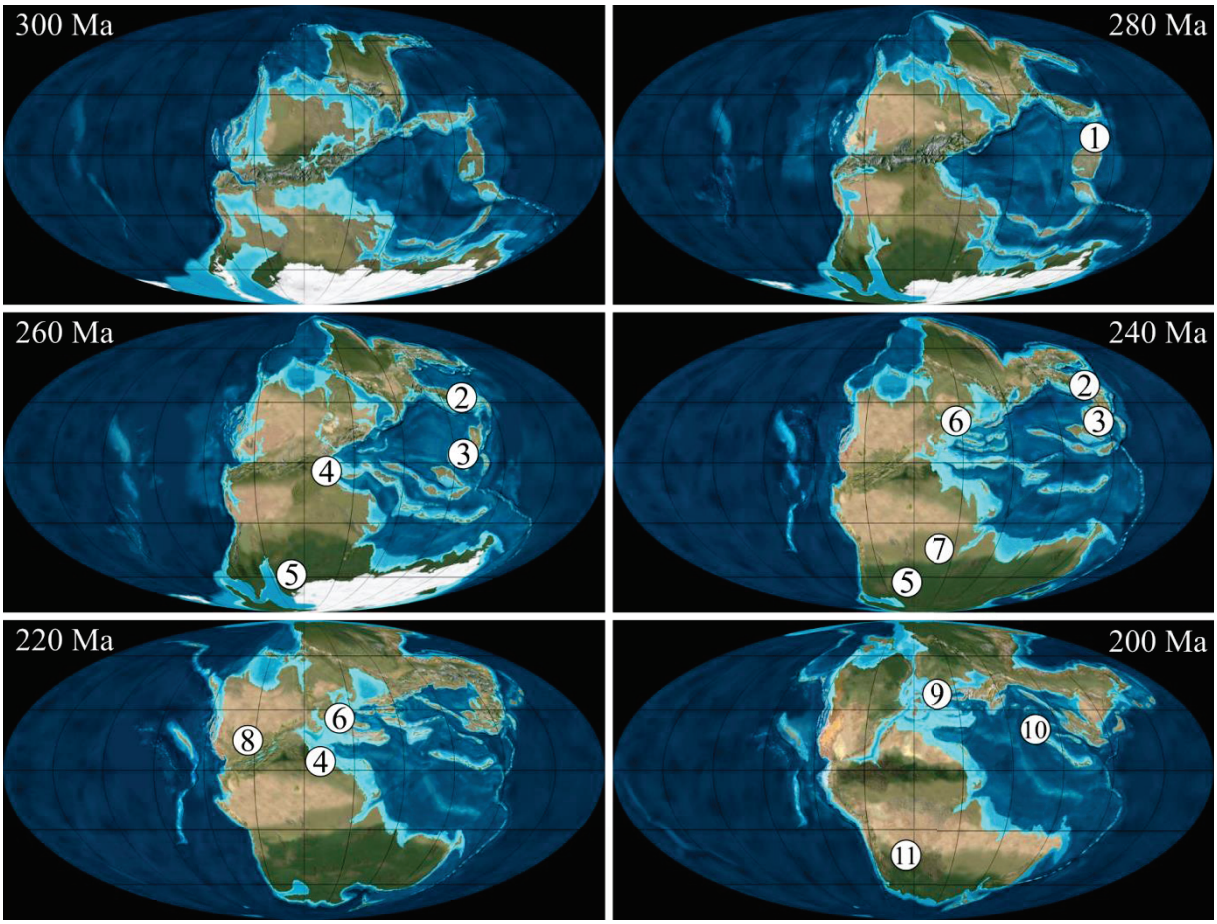


Figure 9 : Paléocartes entre le début du Permien et la fin du Trias avec la position des différents gisements. D'après Blakey, 2015.

1 : Province du Gansu (Chine) ; 2 : Province du Xinjiang (Chine) ; 3 : Provinces du Shanxi et Henan (Chine) ; 4 : Maroc ; 5 : Afrique du Sud ; 6 : Allemagne ; 7 : Zambie et Tanzanie ; 8 : Etat d'Arizona (Etats-Unis) ; 9 : Suisse ; 10 : Turquie.

2.1 Afrique

- Afrique du Sud

Les fossiles provenant d'Afrique du Sud (**Figure 8** et **Figure 9**) ont été échantillonnés dans les collections de l'Iziko Museum d'Afrique du Sud au Cap, de l'Institut des Etudes sur l'Evolution à l'Université de Witwatersrand à Johannesburg ainsi que de la collection d'Ellenberger entreposée à l'université des Sciences Montpellier 2. Ils proviennent tous du groupe sédimentaire du Beaufort (**Figure 10**) divisé en neuf assemblages fauniques, cinq permiens et quatre triasiques (Hancox et al., 1995 ; Shishkin et al., 1995 ; Rubidge, 1995, 2005 ; Neveling et al., 2005 ; van der Walt et al., 2010) dont certains ont pu être datées radiochronologiquement (Rubidge et al., 2013 ; Day et al., 2015). Les sédiments continentaux du groupe Beaufort se sont accumulés au sein d'un bassin d'avant pays (Catuneanu et al., 1998

; Smith et Ward, 2001 ; De Kock et Kirschvink, 2004 ; Ward et al., 2005 ; Botha et Smith, 2007 ; Coney et al., 2007 ; Fildani et al., 2009 ; Botha-Brink et al., 2014) de manière ininterrompue depuis le Permien moyen jusqu'au Trias moyen (Ochev et Shishkin, 1989 ; Hancox et al., 1995 ; Rubidge, 1995 ; Hancox et Rubidge, 1996). Le dépôt s'est passé sous des conditions fluviatiles à lacustres avec un climat semi-aride (Smith et al., 1993 ; Smith, 1995 ; Rubidge et al., 2000 ; Retallack et al., 2003).

Ces fossiles ayant tous été récoltés avant l'avènement du GPS, leurs positions géographiques sont restreintes aux noms des fermes possédant le terrain d'où provient chaque fossile. Leurs positions temporelles sont, quant à elles, restreintes aux assemblages fauniques affleurant dans ces fermes qui ont pu être corrélés aux Formations sédimenataires (

Tableau 2 ; **Figure 11**).

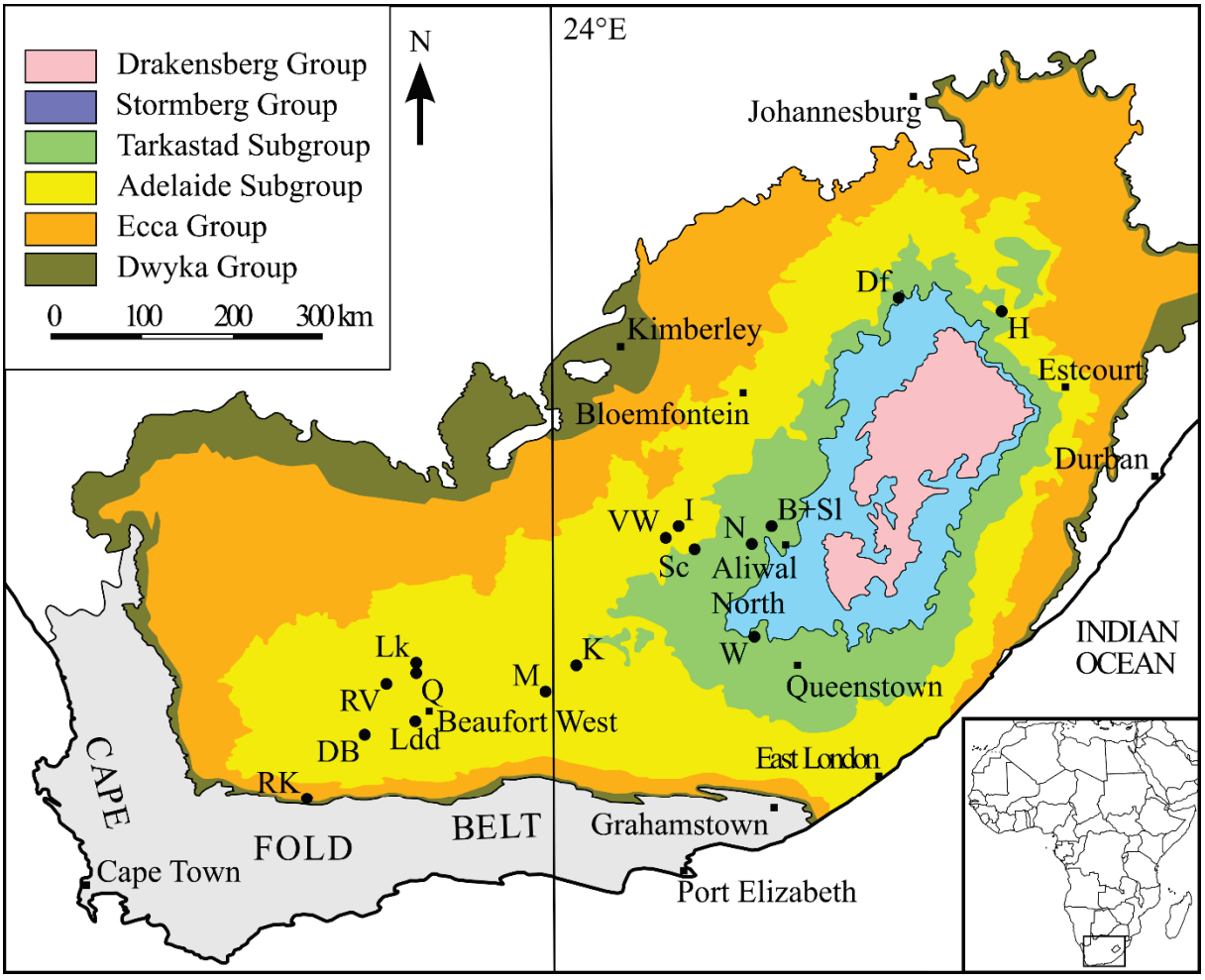


Figure 10 : Carte actuelle de l'Afrique du Sud avec les gisements échantillonnés.

B : Bethel ; DB : Die Bad ; Df : Driefontein ; H : Harrismith Commonage ; I : Inhoek ; K : Klipfontein ; Ldd : La-de-da ; Lk : Leuuw Kloof ; M : Matjeshoek ; N : Nooitgedacht ; Q : Quaggafontein ; RK : Ruiters Kop ; RV : Ryers Valley ; Sc : Schalkwykskraal ; Sl : Slootkraal ; VW : Van Wyksfontein ; W : Wilgerkloof. D'après Rey et al., 2015.

Gisement	Formation/Membre	Age	Espèces échantillonnées
		Afrique du Sud, Afrique	
Wilgekloof	F. Burgersdorp	243,30±1,30	*Kannemeyeria* cf. *simocephalus* *Diademodon tetragonus* *Xenotosuchus africanus* *Paracyclotosaurus* sp.
Bethel	F. Burgersdorp	245,90±1,30	*Kannemeyeria* cf. *simocephalus* *Cynognathus crateronotus* *Diademodon tetragonus* *Erythrosuchus africanus* *Xenotosuchus africanus* *Microposaurus casei*
Nooitgedacht	F. Burgersdorp	245,90±1,30	*Cynognathus crateronotus* *Diademodon tetragonus*
Slootkraal	F. Burgersdorp	245,90±1,30	*Kannemeyeria* cf. *simocephalus* *Xenotosuchus africanus*
Driefontein	F. Driekoppen	248,50±1,30	*Garjainia* sp. *Kestrosaurus kitchingi* *Batrachosuchus* sp.
Harrismith_Commonage	F. Normandien M. Harrismith	251,55±0,35	*Lydekkerina huxleyi* *Lystrosaurus* cf. *youngi*
Klipfontein	F. Balfour	254,38±0,83	*Dicynodon lacerticeps* *Oudenodon* cf. *bainii* *Pareiasaurus serridens* *Rhinesuchus* sp.
Spitskop, Inhoek	F. Balfour M. Elandsberg	252,60±0,45	*Dicynodon* indet.
Spitskop, Inhoek	F. Balfour M. Palingkloof	252,03±0,13	Therocephalia indet.
Van Wyksfontein	F. Balfour M.Daggaboersnek	254,38±0,83	*Diictodon feliceps*
Van Wyksfontein	F. Balfour	252,03±0,13	*Diictodon feliceps* *Oudenodon* cf. *bainii* *Aulacephalodon baini*
Schalkwykskraal	F. Balfour M. Elandsberg	252,60±0,45	*Daptocephalus leoniceps*
Matjeshoek		256,40±0,40	*Pareiasaurus serridens* *Dicynodon lacerticeps* *Cistecephalus microrhinus* *Cyonosaurus*sp. *Rhachiocephalus* cf. *magnus* *Oudenodon* cf. *bainii*

Gisement	Formation/Membre	Age	Espèces échantillonnées
		Afrique du Sud, Afrique	
Leeuw Kloof	F. Teekloof M. Hoedemaker	257,65±0,85	Rhinesuchidae *Aelurosaurus* sp. *Diictodon feliceps* *Ictidosuchoides longiceps* *Oudenodon* cf. *bainii* *Tropidostoma microtrema*
Quagga_Fontein	F. Teekloof M. Hoedemaker	257,65±0,85	*Diictodon feliceps* *Oudenodon* cf. *bainii* *Procynosuchus* sp. *Rhachiocephalus* cf. *magnus*
Ryers Valley	F. Teekloof M. Poortjie	259,32±0,82	*Diictodon feliceps* *Ictidosuchoides longiceps*
La-de-da	F. Abrahamskraal	261,38±1,25	*Diictodon feliceps*
Die_Bad	F. Abrahamskraal	263,86±1,25	*Parieasauridae* indet. *Anteosaurus magnificus* *Pristerognathus polyodon* *Tapinocephalus atherstonii*
Ruiters_Kop	F. Abrahamskraal	263,86±1,25	*Rhinesuchus* sp. *Anteosaurus magnificus*
Queenstown	F. Burgersdorp	244,60±2,60	*Diademodon tetragonus*
		Lesotho, Afrique	
Pokane	F. Elliot inférieure	203,1±1,80	Sauropodomorpha non-Sauropoda Mammaliaforme indet.
Tsaba-Tsoeu	F. Elliot supérieure	200,3±1,00	Sauropodomorpha non-Sauropoda
Likhoele	F. Elliot supérieure	200,3±1,00	Diademodon ? giganteum ? Cynodontia indet.
Localité XI supérieur, T5	F. Timezgadiouine M. Irohalene	231,5±2,30	*Moghreberia nmachousensis* *Almasaurus habbazi*
Localité XXII, T2	F. Ikakern M. Tourbihine	256,0±3,80	*Arganaceras vacanti*
		Zambie, Afrique	
Sitwe	F. N'Tawere	244,60±2,60	Archosaure Capitosauroidea
		Tanzanie, Afrique	
C22	F. Manda	243,30±1,30	Archosaure Capitosauroidea

Gisement	Formation/Membre	Age	Espèces échantillonnées
		Allemagne, Europe	
Aixheim	F. Löwenstein	217,80±1,50	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*
			Teratosaurus suevicus
Stuttgart	F. Erfurt	234,50±0,80	*Mastodonsaurus giganteus*
		Suisse, Europe	
Niederschönthal	F. Trossingen	209,50±1,00	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*
			Sauropterygia indet. ?
			Stegocephalia
			Plateosaurus sp.
			Capitosauridae
		Chine, Asie	
Dashankou	F. Qingtoushan	270,60±1,80	*Sinophoneus yumenensis*
			Belebey chengi
Santai	F. Kelamayi	244,60±2,60	*Parakannemeyria chengi ?*
Taoshuyuan	F. Jiucaiyuan	251,60±0,40	Lystrosauridae
			Chasmatosaurus yuani
Dongxialongkou	F. Guodikeng inférieure	253,00±1,10	*Lystrosaurus* cf. *youngi*
Taoshuyuangou	F. Guodikeng inférieure	253,00±1,10	*Dicynodon taoshuyuanensis*
Taoshuyuangou	F. Quanzijie	262,10±3,00	Therocephalia ?
			Dicynodontia
Baidaoyu	F. Tongchuan terminale	237,80±0,80	*Parakannemeyeria* sp.
Sanjiao	F. Ermaying supérieure	244,60±2,60	Kannemeyeriidae
Yinjiao	F. Ermaying supérieure	244,60±2,60	*Shansiodon wangi*
Louzeyu	F. Ermaying supérieure	244,60±2,60	*Parakannemeyeria youngi*
			Shansisuchus shansisuchus
Tianjialing Village	F. Sunjiagou inférieure	235,00±1,10	*Shansisaurus xuecunensis*
Jiyuan	F. Shihezi supérieure	256,60±2,50	*Honania complicidentata*
		Turquie, Asie	
Çal Dağ	F. Cenger	204,90±3,60	Phytosauria
			Ceratodontiformes
		Arizona, Etats-Unis, Amérique du Nord	
Adamana	F. Chinle	228,70±1,70	Phytosauria

Tableau 2 : Ensemble des gisements échantillonnés, la Formation, ou le Membre, sédimentaire auquelle ils appartiennent, l'âge estimé (Ma) et l'ensemble des espèces échantillonées.

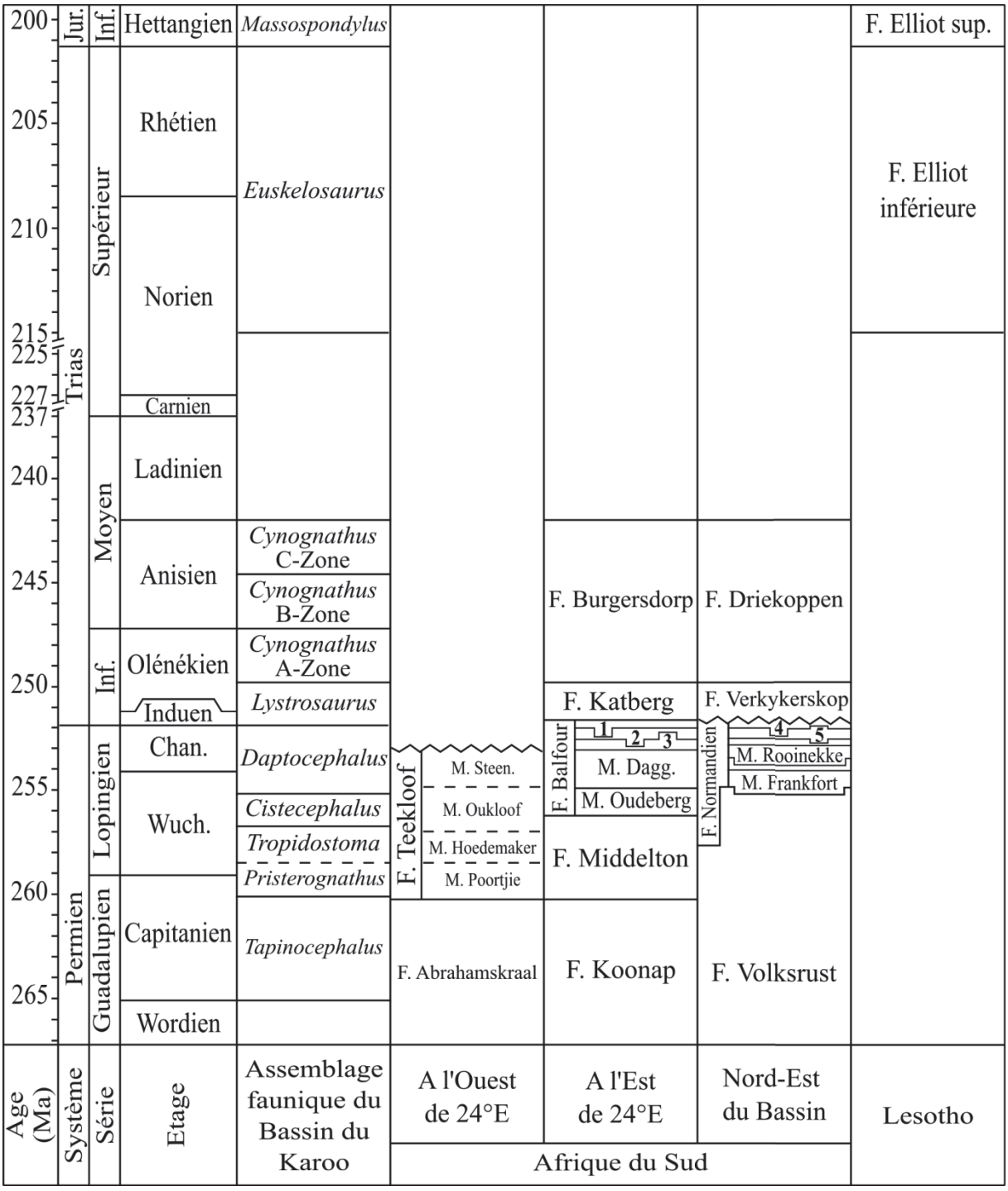


Figure 11 : Intervalle temporel des assemblages fauniques et Formations d'Afrique du Sud et du Lesotho le long de la charte stratigraphique internationale.

Jur. : Jurassique ; Inf. : Inférieur ; sup. : supérieure ; Wuch. : Wuchiapingien ; Chan. : Changhsingien ; F. : Formation ; M. : Membre ; Steen : Steenkampsvlakte ; Dagg : Daggaboersnek ; 1 : Membre Palingkloof ; 2 : Membre Elandsberg ; 3 : Membre Barberskrans ; 4 : Membre Harrismith ; 5 : Membre Schoondraai.

- Lesotho

Tous les gisements représentés dans l'échantillonnage provenant du Lesotho font partie du groupe Stormberg, stratigraphiquement en contact au-dessus du groupe Beaufort, et plus particulièrement de la Formation Elliot corrélée avec la transition entre le Trias terminal et la base du Jurassique (Smith et Kitching, 1997; **Tableau 2**; **Figure 11**). Cependant, la précision concernant l'âge et la position des gisements est limitée par les indications manuscrites présentes avec les fossiles et l'utilisation d'une division stratigraphique maintenant obsolète.

Certains échantillons ne possèdent même pas de localité comme deux sauropodomorphe non-sauropode ainsi qu'un individu non identifié. Un quatrième individu, un sauropodomorphe non-sauropode proviendrait des 'Red Beds' d'une localité Makhaleng, mais la lecture manuscrite est difficilement lisible. Tous les quatre ont eu de l'os d'échantillonné.

- Maroc

Les fossiles marocains proviennent du bassin de l'Argana et ont été préparés et stockés au Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) de Paris. Les fossiles échantillonnés proviennent de deux gisements (**Tableau 2** ; **Figure 12**) décrits au sein de l'**Annexe 1.**

- Zambie

Les gisements d'où proviennent les fossiles analysés se situent au Nord-Est du pays, proche de la ville de Sitwe.

Ils appartiennent à la Formation N'Tawere, dans le bassin du Luangwa, estimée d'âge Anisien (**Tableau 2** ; **Figure 12 ;** Peecook et al., 2013).

- Tanzanie

Le gisement, nommé C22, se situe au Sud du pays, proche de la ville de Gingama. Il appartient à la Formation Manda, dans le bassin du Ruhuhu, qui comme la Formation N'Tawere est d'âge Anisien (**Tableau 2** ; **Figure 12** ; Nesbitt et al., 2013).

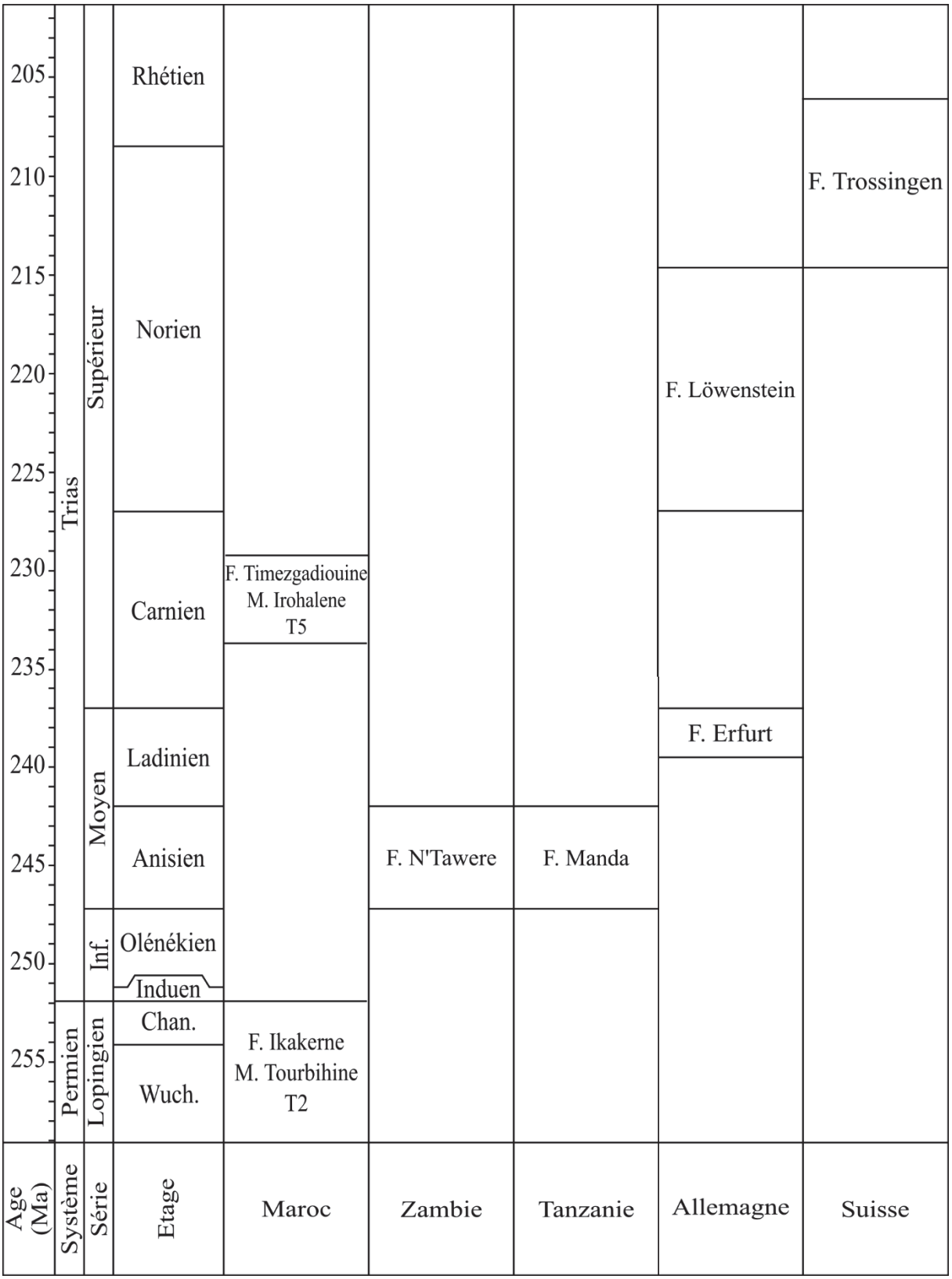


Figure 12 : Intervalle temporel des Formations d'Afrique du Nord et Central et d'Europe le long de la charte stratigraphique internationale.

Inf. : Inférieur ; Wuch. : Wuchiapingien ; Chan. : Changhsingien ; F. : Formation ; M. : Membre.

2.2 Europe

- Allemagne

Les fossiles allemands proviennent comté de Baden-Württemberg et ont été préparés et stockés au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle. Les fossiles échantillonnés proviennent de deux gisements (**Tableau 2** ; **Figure 12**) décrits au sein de l'**Annexe 1.**

- Suisse

Un seul gisement provenant de ce pays a pu avoir plusieurs fossiles d'échantillonés au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle. Ce gisement est daté du Norien supérieur (**Tableau 2** ; **Figure 12** ; **Annexe 1).**

2.3 Asie

- Chine

Les fossiles chinois échantillonnés proviennent de l'Institut de Paléontologie des Vertébrés et de Paléoanthropologie de Pékin. Ils proviennent de plusieurs gisements datés du Permien ou du Trias provenant de trois séries stratigraphiques réparties dans quatre provinces chinoises (**Tableau 2** ; **Figure 13**; **Annexe 1).**

- Turquie

Un seul gisement provenant de ce pays a pu avoir plusieurs fossiles d'échantillonés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Ce gisement est daté Rhétien (**Tableau 2** ; **Figure 13**; **Annexe 1).**

2.1 Amérique du Nord

- Etats-Unis

Un seul gisement provenant de ce pays a pu avoir plusieurs fossiles d'échantillonés au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle. L'estiamtion de l'age de ce gisement était plus difficile a cause d'un manque de données mais semble être d'âge Norien (**Tableau 2** ; **Figure 12** ; **Annexe 1).**

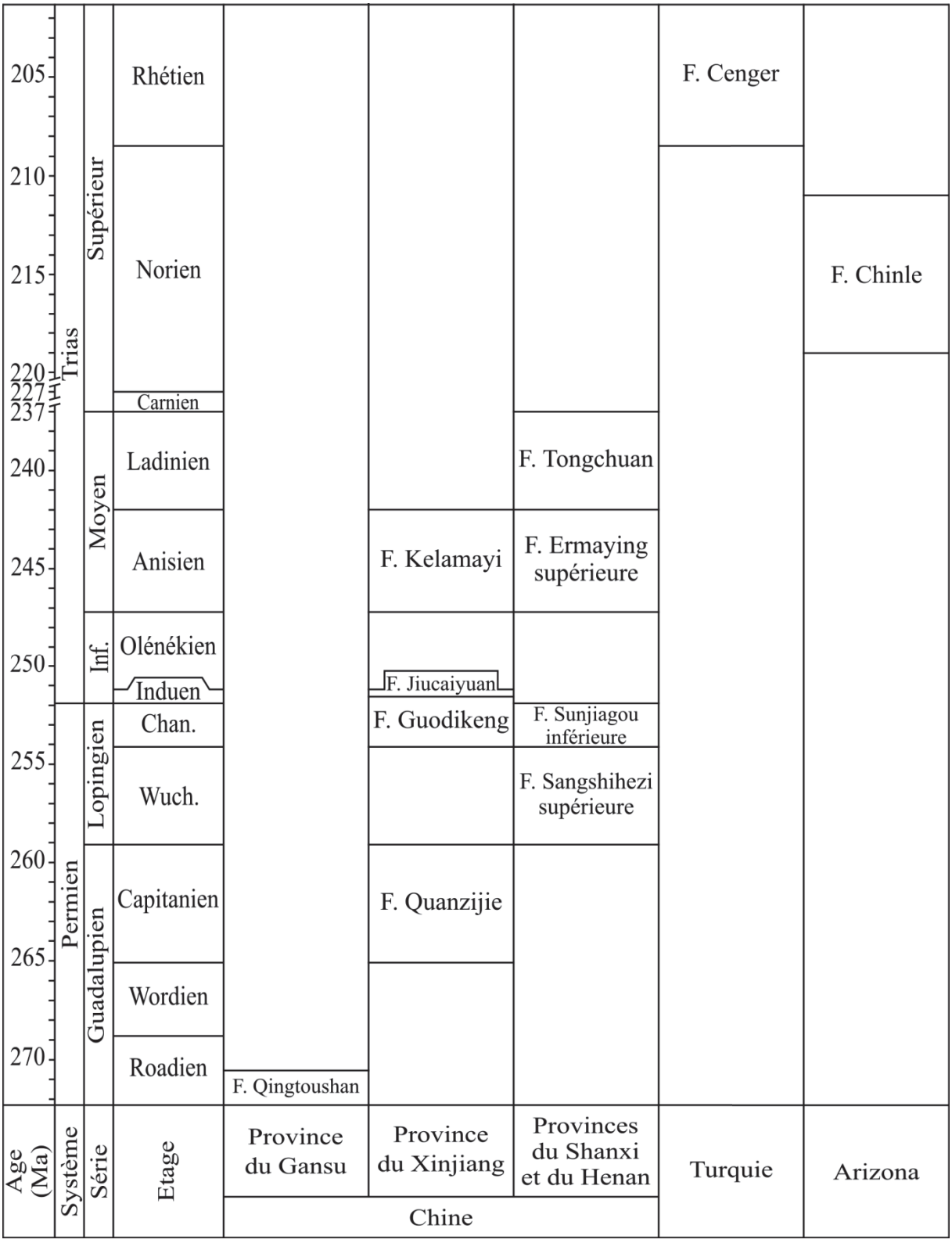


Figure 13 : Intervalle temporel des Formations d'Asie et d'Amérique du Nord le long de la charte stratigraphique internationale.

Inf. : Inférieur ; Wuch. : Wuchiapingien ; Chan. : Changhsingien ; F. : Formation ; M. : Membre.

3. Espèces et parties anatomiques analysées

Dans le but de déterminer l'origine de l'endothermie mammalienne, la majorité des espèces échantillonnées provient du groupe des synapsides, mais les autres groupes de tétrapodes (**Figure 14** ; stéréospondyles, parareptiles et diapsides) ont été analysés ainsi que quelques dipneustes afin de pouvoir les comparer aux synapsides en termes de thermophysiologie connaissant leur écologies (**Tableau 3**).

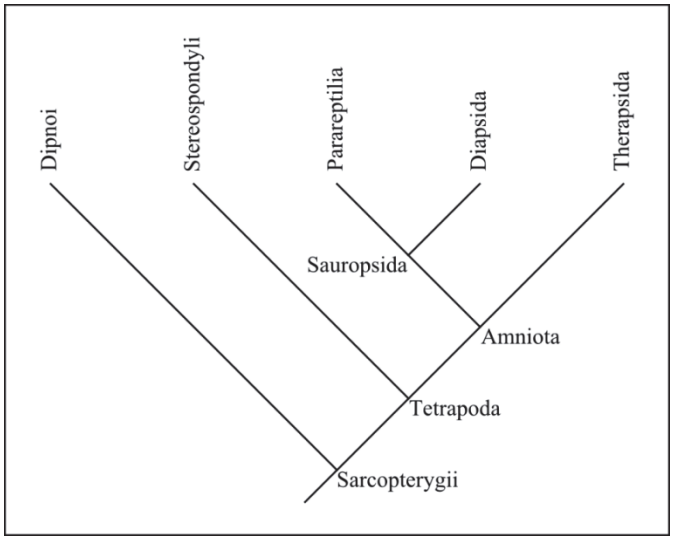


Figure 14 : Phylogénie des cinq grands groupes de vertébrés échantillonnés.

Espèce	Clade	Ecologie	References	Taux métabolique	References
Sinophoneus yumenensis	Therapsida	Terrestre	Kammerer, 2011	Indeterminé	
Anteosaurus magnificus	Therapsida	Terrestre	Kammerer, 2011	Indeterminé	
		Semi-aquatique	Boonstra, 1962	Indeterminé	
Tapinocephalus atherstonii	Therapsida	Terrestre		Indeterminé	
Cistecephalus microrhinus	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
		Semi-aquatique	Nasterlack et al., 2012	Indeterminé	
Diictodon feliceps	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Oudenodon cf. *bainii*	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Tropidostoma microterma	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Aulacephalodon baini	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Rhachiocephalus cf. *magnus*	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Dicynodon lacerticeps	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Dicynodon taoshuyuanensis	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Daptocephalus leoniceps	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Lystrosaurus sp.	Therapsida	Terrestre	Botha et Smith, 2006	Indeterminé	
		Semi-aquatique	Canoville et Laurin, 2010	Indeterminé	
Lystrosaurus cf. *youngi*	Therapsida	Terrestre	Botha et Smith, 2006	Indeterminé	
		Semi-aquatique	Canoville et Laurin, 2010	Indeterminé	
Kannemeyeriiformes	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Shansiodon wangi	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Kannemeyeria simocephalus	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Parakannemeyeria sp.	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Parakannemeyeria youngi	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Parakannemeyeria chengi?	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Moghreberia nmachousensis	Therapsida	Terrestre	Sues et Reisz, 1998	Indeterminé	
Cyonosaurus sp.	Therapsida	Terrestre	Gebauer, 2007	Indeterminé	
Aelurosaurus cf. *felinus*	Therapsida	Terrestre	Gebauer, 2007	Indeterminé	
Therocephalia indet.	Therapsida	Terrestre	Huttenlocker, 2014	Indeterminé	
Ictidosuchoides longiceps	Therapsida	Terrestre	Huttenlocker, 2014	Indeterminé	
Pristerognathus polyodon	Therapsida	Terrestre	Huttenlocker, 2014	Indeterminé	
Cynodontia indet.	Therapsida	Terrestre		Indeterminé	
Cynognathus crateronotus	Therapsida	Terrestre		Indeterminé	
Diademodon tetragonus	Therapsida	Terrestre		Indeterminé	
Mammaliaformes	Therapsida	Terrestre		Indeterminé	
Sauropterygia indet.	Diapsida	Aquatique		Faible	
Chasmatosaurus yuani	Diapsida	Terrestre	Botha-Brink et Smith, 2011	Elevé	Botha-Brink et Smith, 2011
Erythrosuchus africanus	Diapsida	Terrestre	Botha-Brink et Smith, 2011	Elevé	Botha-Brink et Smith, 2011
Garjainia sp.	Diapsida	Terrestre	Gower, 2014	Elevé	Gower, 2014
Shansisuchus shansisuchus	Diapsida	Terrestre		Elevé	
Phyrosauria indet.	Diapsida	Semi-aquatique	Stubbs et al., 2013	Faible	
Angistorhinopsis ruetimeyeri	Diapsida	Semi-aquatique	Stubbs et al., 2013	Faible	
Teratosaurus suevicus	Diapsida	Terrestre	Brusatte et al., 2009	Faible	
Sauropodomorpha indet.	Diapsida	Terrestre		Elevé	Amiot et al., 2006
Plateosaurus sp.	Diapsida	Terrestre		Elevé	Amiot et al., 2006
Belebey chengi	Parareptilia	Terrestre	Berman et al., 2000	Faible	
Pareiasauridae indet.	Parareptilia	Terrestre	Canoville et al., 2014	Faible	
		Semi-aquatique	Kriloff et al., 2008	Faible	
		Aquatique	Ivakhnenko, 2001	Faible	
Honania complicidentata	Parareptilia	Terrestre		Faible	
Shansisaurus xuecunensis	Parareptilia	Terrestre		Faible	
Pareiasaurus serridens	Parareptilia	Terrestre	Canoville et al., 2014	Faible	
		Semi-aquatique	Kriloff et al., 2008	Faible	
		Aquatique	Ivakhnenko, 2001	Faible	
Arganaceras vacanti	Parareptilia	Terrestre	Jalil et Janvier, 2005	Faible	

Espèce	Clade	Ecologie	References	Taux métabolique	References
Rhinesuchus sp.	Stereospondyli	Aquatique	McHugh, 2014	Faible	
Lydekkerina huxleyi	Stereospondyli	Terrestre	Canoville et Chinsamy, 2015	Faible	
		Semi-aquatique		Faible	
Batrachosuchus sp.	Stereospondyli	Semi-aquatique	McHugh, 2012	Faible	
Microposaurus casei	Stereospondyli	Semi-aquatique	Schoch, 2009	Faible	
Almasaurus habbazi	Stereospondyli	Semi-aquatique	Schoch, 2009	Faible	
Capitosauria indet.	Stereospondyli	Semi-aquatique	Schoch, 2009	Faible	
Kestrosaurus kitchingi	Stereospondyli	Semi-aquatique	Schoch, 2009	Faible	
Xenotosuchus africanus	Stereospondyli	Semi-aquatique	Schoch, 2009	Faible	
Mastodonsaurus giganteus	Stereospondyli	Semi-aquatique	Schoch, 2009	Faible	
Paracyclotosaurus sp.	Stereospondyli	Semi-aquatique	Schoch, 2009	Faible	
Ceratodontiformes	Dipnoi	Aquatique		Faible	

Tableau 3 : Ensemble des espèces échantillonnées, leur grand clade respectif ainsi que leur écologie et taux métabolique possible selon la littérature.

3.1 Therapsida

Les synapsides représentent un des grands groupes d'amniotes et se caractérisent morphologiquement par la présence d'une seule fenêtre temporale sur chaque côté du crâne. Ils se divisent généralement en deux grandes catégories, avec les synapsides basaux appelés les « pélycosaures » et les thérapsides. Les « pélycosaures » correspondent à un groupe paraphylétique ayant vécu du milieu du Carbonifère supérieur jusqu'au début du Capitanien, moitié supérieure du Permien moyen (Modesto et al., 2011). Les thérapsides correspondent au groupe frère de la famille Sphénacodontidae, dont *Dimetrodon* faisait partie, et s'en sont séparés au cours du Permien inférieur (Laurin et Reisz, 1990, 1996 ; Amson et Laurin, 2011) et ils sont représentés à l'heure actuelle par les mammifères. Les thérapsides se divisent en six grands groupes : les Biarmosuchia, les Dinocephalia, les Anomodontia, les Gorgonopsia, les Therocephalia et les Cynodontia qui incluent les mammifères (**Figure 15**). Ces différents groupes représentent des animaux terrestres (**Tableau 3 ; Annexe 2**) qui ont dominé les écosystèmes continentaux du Permien, à la fois chez les herbivores et les carnivores, et restèrent parmi les groupes les plus significatifs du Trias (Kemp, 2012).

Dans le cadre de ce travail de thèse, seul le groupe des Eutherapsida a été échantillonné car aucun matériel d'espèces plus basales n'était disponible pour être échantillonné. Il représente l'ensemble des thérapsides sauf le groupe basal des Biarmosuchia.

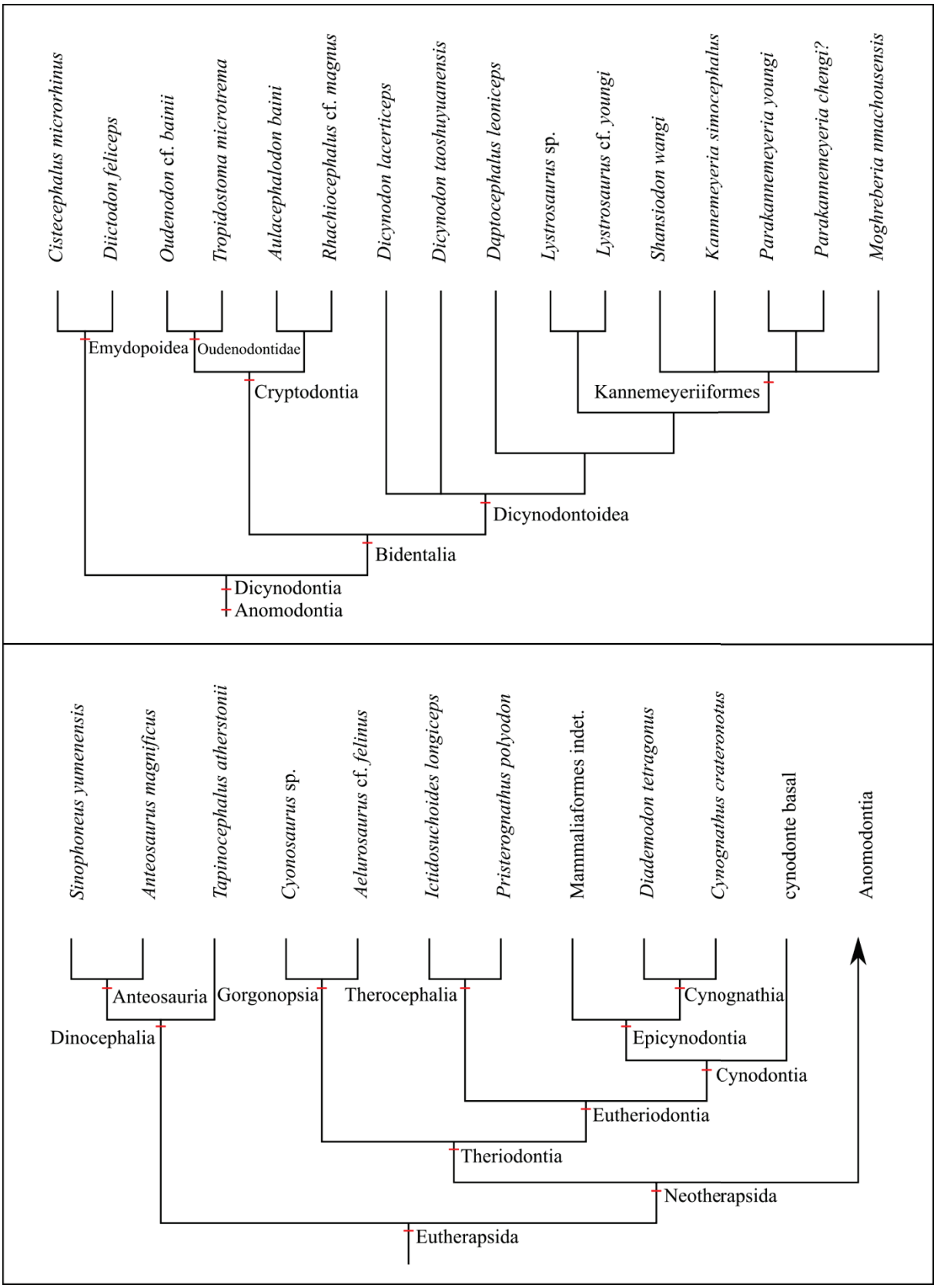


Figure 15 : Phylogénie des thérapsides analysés.

D'après Gebauer, 2007 ; Kammerer et al., 2011, 2013 ; Liu, 2013 ; Ruta et al., 2013 ; Huttenlocker, 2014.

3.2 Diapsida

Le groupe frère des synapsides correspond à celui nommé Reptilia (ou Sauropsida) qui se divisent au cours de la second moitié du Carbonifère Inférieur (Benton, 2015a) entre les parareptiles et les eureptiles. C'est dans ce dernier que sont présents les diapsides (**Figure 14**), que l'on commence à retrouver, avec le groupe des Araeoscelidia, dès le début du Gzhélien (dernier étage du Carbonifère). Ce taxon est le groupe frère des Neodiapsida identifiés dans le registre fossile à partir du Permien supérieur, à l'exception de quelque taxons éparses (Reisz et al., 2011). Ce groupe se diversifie principalement au sein des Sauria à partir du Wuchiapingien avec la division entre les deux grands groupes actuels que sont les Lepidosauromorpha (avec les lézards et les serpents) et les Archosauromorpha (avec les crocodiles et les oiseaux). Ils se distinguent morphologiquement par la présence de deux fenêtres temporales qui au cours de l'histoire évolutive du groupe, ont pu fusionner, comme chez les serpents, ou se résorber pour n'en laisser que la fenêtre supérieure chez les sauropterygiens ou même aucune chez les tortues (Rieppel et Reisz, 1999 ; Schoch et Sues, 2015). L'ensemble des échantillons de diapsides (**Annexe 2**) provient de gisements triasiques et appartient à ce clade des Sauria et plus particulièrement au groupe Neodiapsida (**Figure 16**).

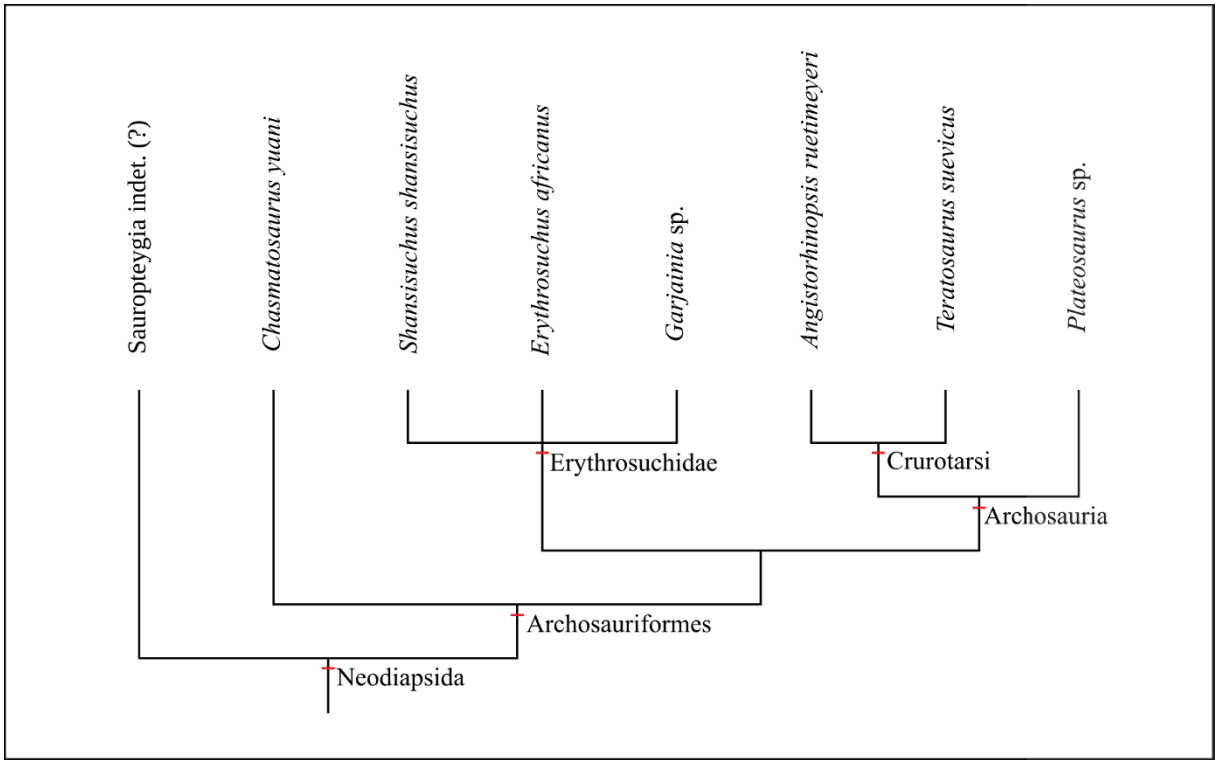


Figure 16 : Phylogénie des diapsides analysés.

D'après Brusatte et al., 2010 ; Gower et al., 2014.

3.3 Parareptilia

D'après Lee (2013), les parareptiles constituent un clade composé uniquement d'espèces éteintes, groupe frère des Eureptilia avec qui il forme les Sauropsida (**Figure 14**). Au sein des parareptiles, le clade Ankyramorpha s'est grandement développé avec notamment les grands groupes Lanthanosuchoidea, Bolosauridae, Pareiasauridae, Procolophonoidea et Nyctiphruretidae (MacDougall et Reisz, 2014).

Les parareptiles seraient apparus lors de la séparation avec les eureptiles que l'on retrouve dès le Moscovien (environ 310 Ma), mais le plus ancien parareptile attesté date de la toute fin du Carbonifère (environ 300 Ma ; Modesto et al., 2015). Ce groupe s'est alors développé au cours du Permien, mais seul le groupe des Procolophonidae fut capable de survivre la fin du Permien et de se rediversifier jusqu'à la fin du Trias (Cisneros et Ruta, 2010).

Parmi toute cette diversité, il a été possible d'échantillonner un individu chinois appartenant aux Bolosauridae et plusieurs espèces de Pareiasauridae (**Tableau 3** ; **Annexe 2**).

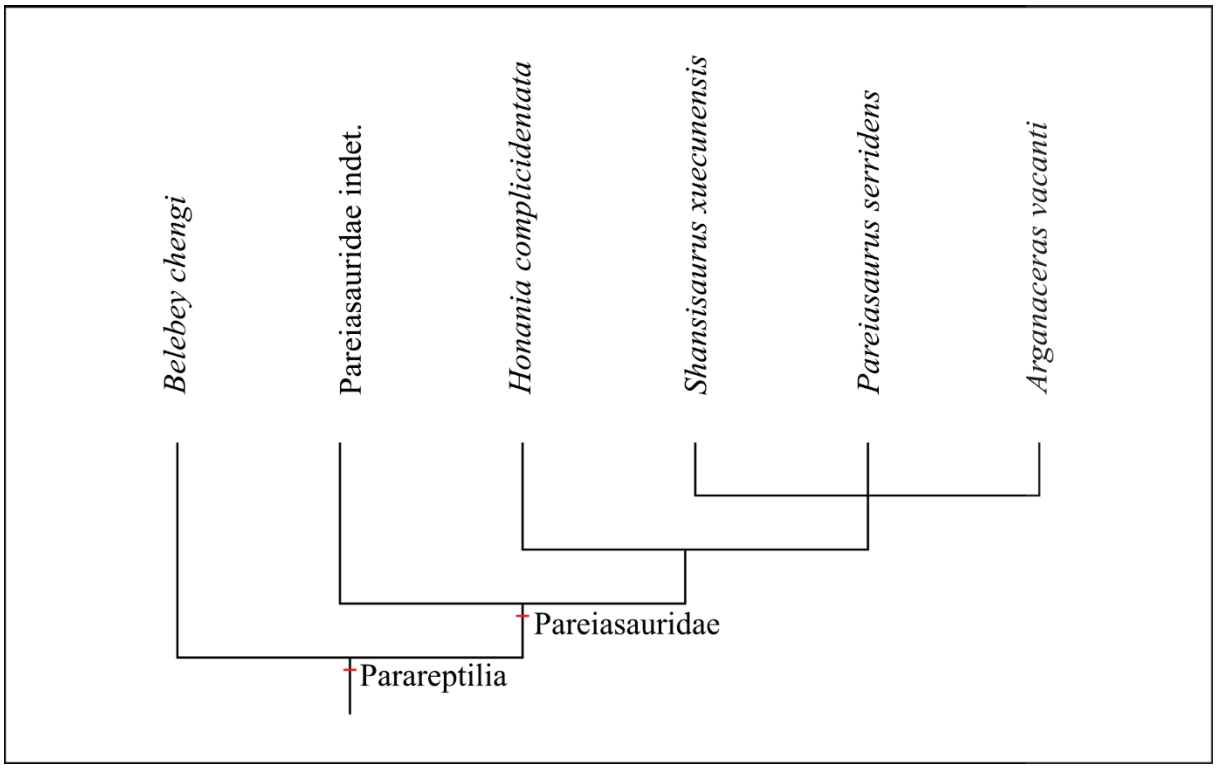


Figure 17 : Phylogénie des parareptiles analysés.

D'après Xu et al., 2015.

3.4 Stereospondyli

Les stéréospondyles représentent un groupe d'amphibiens apparu au cours du Permien supérieur mais se sont principalement diversifiés à la suite de la crise Permo-Trias, en faisant l'un des groupes d'amphibiens les plus diversifiés de l'époque. Leur morphologie a laissé entendre que l'ensemble des espèces du groupe avait une écologie de carnivore de moyennes à grandes tailles semi-aquatique à complètement aquatique, mais de récentes études plus spécifiques (Canoville et Chinsamy, 2015) témoignent pour certaines espèces d'une possible terrestrialité plus importante que précédemment interprétée (Shishkin et Rubidge, 2000; **Tableau 3**; **Annexe 2**). Ce groupe n'est pas à l'origine des amphibiens actuels et l'ensemble des stéréospondyles est maintenant éteint. D'une répartition cosmopolite, il a été possible d'échantillonner des stéréospondyles basaux du Permien d'Afrique du Sud ainsi que la plupart des grands groupes triasiques d'Afrique et d'Europe (**Figure 18**).

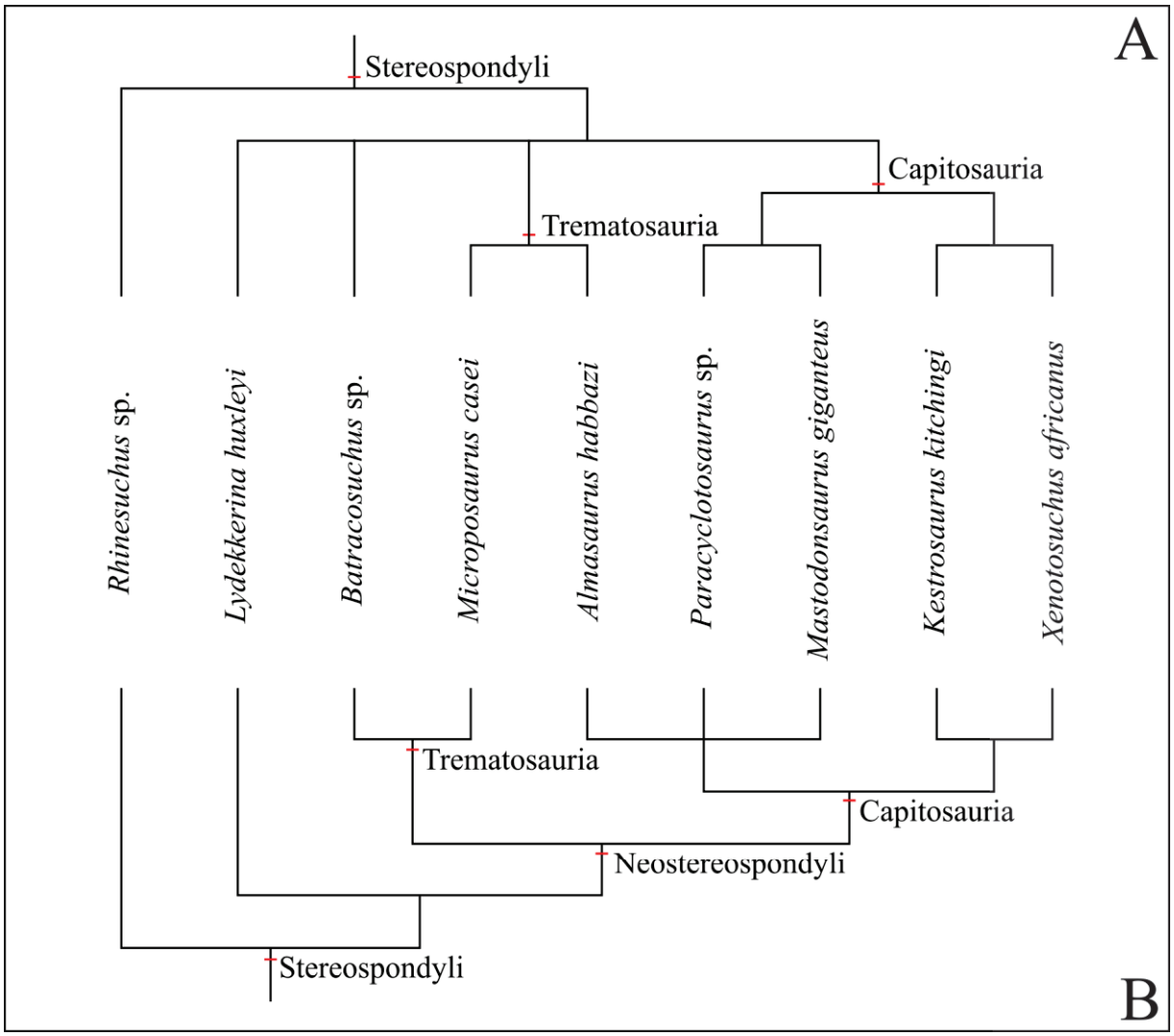


Figure 18 : Phylogénies des stéréopsondyles analysés.

(A : d'après Ruta et al., 2007 et Schoch, 2011 ; B : d'après McHugh, 2012)

3.5 Dipnoi

En plus de tous les tétrapodes cités précédemment, il a été possible d'échantillonner des plaques dentaires de Dipnoi en même temps que les dents de phytosaures du Rhétien de Turquie (Soycan et al., 2015). Sans plus d'informations sur les plaques dentaires analysées, la détermination se limite à Ceratodontiformes.

Tous ces groupes de vertébrés présentent un très large panel d'écologies qui sont pour la plupart très bien connues grâce à diverses analyses morphologiques osseuses et dentaires, ou histologiques. Malgré toutes ces analyses certains genres, comme *Anteosaurus*, *Lystrosaurus*, *Lydekkerina*, ou encore les Pareiasauridea, possèdent des modes de vie qui ne sont pas encore connus avec certitude. Avec l'aide de l'étude des isotopes de l'oxygène et du carbone, cette thèse va essayer de mettre en avant le mode de vie de ces espèces.

C'est pour cela qu'une identification la plus précise est nécessaire car une écologie peut varier d'une espèce à son espèce-sœur. Par exemple, les Pareaisauridae regroupent plusieurs espèces qui ont pu se partager l'espace avec certaines espèces terrestres et d'autres plutôt aquatiques.

Comme les isotopes étudiés dépendent de la température du corps de l'animal et du fractionnement induit par les apports et pertes en eau (pour l'oxygène), il est crucial de connaître quel était le mode de vie de l'animal afin de pouvoir estimer au mieux sa thermophysiologie (pour les thérapsides) et inversement (pour les Pareiasauridae).

PARTIE IV : THERMOPHYSIOLOGIE DES THERAPSIDES

Les thérapsides représentent un groupe très florissant au cours du Permo-Trias avec une forte diversité que ce soit en taille, en régime alimentaire ou encore en mode de vie. Une des particularités des thérapsides est leur état 'transitionnel' entre les synapsides basaux et les premiers mammifères avec une apparition progressive de caractères pendant environ 100 Ma d'évolution (Amson et Laurin, 2011 ; Ruta et al., 2013) tels qu'une posture érigée (Blob, 2001), ou encore la migration des os de la mandibule vers l'oreille interne (Maier et Ruf, 2016). Parmi les espèces étudiées dans la littérature, le genre *Thrinaxodon* est beaucoup mis en avant comme étant potentiellement endotherme, notamment pour la présence de foramens (Fourie, 1974), pouvant traduire la présence de poils, mais présente également une variété de caractères morphologiques (Hillenius et Ruben, 2004) ou encore sa possible capacité d'estivation (Fernandez et al., 2013). Alors que les caractères 'de type reptiles' proviennent des ancêtres du groupe, l'acquisition des caractères mammaliens s'est effectuée tout au long de son évolution dont l'un des taxons a vu l'émergence des ancêtres des mammifères actuels. Cette période transitoire dans l'acquisition de caractères mammaliens est également une période qui sépare les 'pélycosaures' à 'sang froid' des mammifères à 'sang chaud'. Ainsi, parmi les 48 caractères apparus chez les thérapsides (Sidor et Hopson, 1998), certains auraient pu favoriser ou être la conséquence d'une mise en place d'un métabolisme élevé.

1. Terminologie

Les termes 'sang froid' et 'sang chaud' ne représentent pas une réalité dichotomique entre deux modes de régulation de température corporelle. Ces termes regroupent chacun plusieurs paramètres physiologiques qui se divisent généralement en deux catégories, celle de la génération de chaleur et celle de la capacité à maintenir une chaleur constante.

1.1 Ectothermie

Un animal ectotherme puise la majeure partie de la chaleur nécessaire à son activité métabolique de son environnement (**Figure 19**). Ainsi, un animal ectotherme possède une activité métabolique qui est dépendante de la température de l'environnement, avec une activité qui devient maximale en se rapprochant de la température optimale de l'animal comme par exemple une croissance osseuse maximale à 27°C chez le crapaud boréal (Lillywhite et al.,

1973) ou encore la vitesse de capture de proies optimal au-delà de 27°C chez le serpent des pins (Greenwald, 1974).

1.2 Endothermie

Dans le cas d'un animal endotherme, celui-ci produit sa propre chaleur afin de pouvoir maintenir une activité métabolique (**Figure 19**). Cette chaleur est principalement produite par la respiration des mitochondries, un cycle de fuite et pompage de protons au travers de la membrane interne de ces organites (Porter et Brand, 1993) ainsi que la formation d'ATP (Rolfe et Brown, 1997 ; Little et Seebacher, 2014 ; Rowland et al., 2015), une molécule permettant le transport d'énergie nécessaire aux différentes réactions chimiques du corps. Ces processus, bien plus couteux en énergie que chez les animaux ectothermes (Brand et al., 1991), permet à l'animal d'être actif indépendamment de la température du milieu. Cette capacité à générer de la chaleur est due à un haut taux métabolique de l'animal, même au repos, chez les mammifères et les oiseaux. Les températures corporelles ainsi produites sont dépendantes de la masse de l'animal, les mammifères les plus grands ayant tendance à posséder une température corporelle plus élevée alors que la corrélation est inverse pour les oiseaux (McNab, 1966 ; White et Seymour, 2003 ; Clarke et Rothery, 2008). La température corporelle a également été montrée comme corrélée avec le régime alimentaire. Clarke et O'Connor (2014) ont ainsi montré que chez les mammifères, les carnivores possèdent en moyenne des températures corporelles plus basses et peuvent être divisés entre ceux qui chassent des vertébrés (T(°C) = 37,1±2,70) et ceux qui chassent des invertébrés (T(°C) = 35,0±2,01). Pour les herbivores, les valeurs obtenues se divisent entre les mangeurs de feuilles (T(°C) = 37,3±1,38), de graines (T(°C) = 36,4±1,84), de fruits (T(°C) = 36,4±1,11) et de fleurs ou nectars (T(°C) =34,7±0,54). Chez les oiseaux, les températures sont plus élevées mais moins diversifiées avec des températures corporelles de 41,4°±1,31 et 40,4°±1,02 pour les oiseaux carnivores chassant respectivement des invertébrés et des vertébrés. Pour les oiseaux herbivores, beaucoup moins nombreux, les températures respectivement pour les folivores, granivores, frugivores et nectarivores sont de 41,3°±0,65, 42,0°±1,00, 41,3°±1,85 et 39,8°±2,12.

En plus de ces espèces à métabolisme basal élevé, il existe des espèces qui produisent de la chaleur via d'autres activités comme le battement des nageoires pectorales chez l'opah (ou lampris royal, *Lampris guttatus* ; Wegner et al., 2015) ou certains thons, requins ou encore des marlins (Katz, 2002).

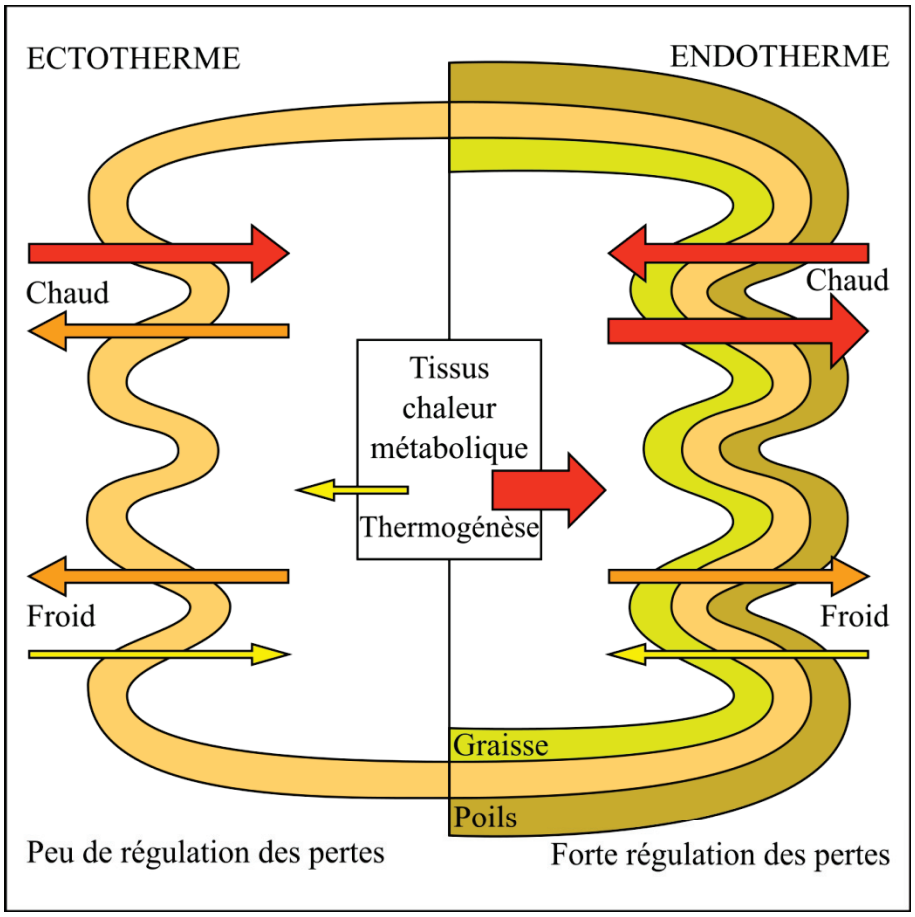


Figure 19 : Comparaison entre les échanges de chaleurs chez un ectotherme et chez un endotherme.

1.3 Homéothermie

L'homéothermie est la capacité que possèdent certains animaux à conserver et maintenir constante leur température corporelle. La plupart des animaux homéothermes sont également endothermes, et cette combinaison se retrouve chez la grande majorité des mammifères et des oiseaux grâce à différents processus physiques (activité musculaire, frissonnements ; West, 1965 ; Ivanov, 1989), chimique (processus hormonaux) ou structures morphologiques (couches isolantes de graisse, poils ou encore plumes ; Scholander et al., 1950). Une autre structure aidant à la conservation de la chaleur est le *rete mirabile*, un réseau de veines entourant des artères permettant notamment de récupérer de la chaleur et de la conserver dans les parties les plus centrales du corps. Cette structure est aussi bien présente chez certains mammifères et oiseaux que chez des ectothermes tels que le thon ou certains requins (Bernal et al., 2012) leur permettant une meilleure conservation de leur chaleur corporelle.

Un autre moyen de conservation de la chaleur se base sur la taille de l'animal et est appelé gigantothermie, ou homéothermie inertielle ou de masse. Ce principe passif limite les

pertes de chaleurs de l'animal en diminuant les surfaces d'échange thermique par rapport au volume de l'animal. On retrouve ce mode d'homéothermie chez des ectothermes telles que les tortues luths ou le dragon de komodo et est avancé pour les dinosaures sauropodes (McNab et Auffenberg, 1976 ; de Ricqlès, 1983 ; Paladino et al., 1990 ; Spotila et al., 1991 ; O'Connor et Dodson, 1999).

1.4 Poïkilothermie.

Ce processus est associé à des animaux qui sont dans l'incapacité de conserver leur température corporelle constante. Il en résulte donc des animaux qui possèdent une température corporelle qui suit les variations des températures environnementales.

Le plus souvent associé à l'ectothermie (Hildebrand et Goslow, 2001), la poïkilothermie se retrouve également chez quelques espèces endothermes tels que le rat taupe nu dont le mode de vie fouisseur limite les variations de température de l'environnement diminuant la contrainte de sélection sur le caractère de l'homéothermie (Daly et al., 1997 ; Sherwin, 2010).

2. Caractères fossiles des thérapsides

Dans le cas des mammifères actuels, une série de caractères morphologiques ont pour fonction l'aide à la conservation de chaleur. Apparaissant au fur et à mesure de l'évolution vers les mammifères actuels, ces différents caractères ne permettent pas de savoir s'ils ont favorisé l'apparition de l'endothermie ou s'ils se sont développés en réponse à la mise en place de celle-ci chez les précurseurs des mammifères.

2.1 Poils

Parmi les éléments morphologiques limitant la perte de chaleur, la couche isolante externe se retrouve chez presque tous les endothermes actuels recouvrant plus ou moins le corps de l'animal. Chez les mammifères, cette couche isolante est constituée de poils qui s'enchevêtrent pour former une multitude de couches qui séparent de fins niveaux d'air. Chacun de ces niveaux limite le transfert de chaleur par conduction du corps de l'animal vers l'environnement. Elément caractéristique des mammifères, on le retrouve dans le registre fossile à partir du Jurassique Moyen à Supérieur de Chine avec des taxons tel que *Castorocauda* (Ji et al., 2006), *Megaconus* (Zhou et al., 2013) ou encore *Agilodocodon* (Meng et al., 2015). Considérant ce caractère comme monophylétique, la mise en place d'un corps recouvert ou semi-recouvert de poils a eu lieu au moins à l'époque de l'ancêtre commun de ces espèces. Celles-ci appartiennent aux clades Haramiyida et Docodontia qui semblent être séparés depuis

au moins le Trias supérieur (Bi et al., 2014 ; Luo et al., 2015). Une récente étude utilisant la tomodensitométrie sur des crânes de thérapsides suggère une apparition des poils au sein des Probainognathia, chez les cynodontes (Benoit et al., 2016).

Comme souligné par Ruben et Jones (2000), la présence de vibrisses, organes sensoriels, n'est pas forcement liée à la présence de poils sur le reste du corps. De plus, ces foramens se retrouvent également sur des animaux actuels, tels que des lézards, serpents ou crocodiliens qui ne possèdent aucun poil ou vibrisse (Leitch et Catania, 2012). Ainsi la mise en place même des poils est assez mal contrainte temporellement et aurait pu se produire au sein même des thérapsides triasiques.

2.2 Palais secondaire osseux

La formation d'un palais secondaire a permis au cours de l'histoire évolutive des espèces de séparer la respiration de l'alimentation. Cette séparation physique permet une capacité respiratoire plus efficace avec un apport constant en oxygène nécessaire dans le cas d'animaux à métabolisme élevé. De plus cette séparation entraine une humidification de la fosse nasale par la présence de mucus qui interagit dans des échanges thermiques avec l'air entrant et sortant de la respiration, limitant les pertes en chaleur du corps de l'animal (Schmidt-Nielsen, 1981 ; Franciscus et Long, 1991). A l'heure actuelle, on retrouve un palais secondaire osseux chez tous les mammifères et un équivalent membranaire est présent chez les oiseaux, qui représentent l'ensemble des vertébrés endothermes actuels.

Au sein des thérapsides, ce palais secondaire est connu chez les thérocéphales Bauriidae, seuls thérocéphales présents au Trias, et les cynodontes (Abdala et al., 2014). Etant absent du reste des thérocéphales, on peut supposer deux apparitions indépendantes d'un palais secondaires chez les thérapsides, avec celui formé dans la lignée cynodonte ancêtre du palais secondaire des mammifères. Cependant, on retrouve également des palais secondaires chez des ectothermes comme certains crocodiliens (Ferguson, 1981), et sa présence a pu être interprétée chez les cynodontes comme ayant eu seulement une fonction mécanique de résistance aux forces de mastication entrainées par l'utilisation de dents jugales plus complexes (Thomason et Russell, 1986). Ces interprétations remettent en cause la présence d'un palais secondaire associée à un métabolisme élevé et aurait pu apparaitre chez les cynodontes avant qu'ils n'acquièrent l'endothermie.

2.3 Os turbinaux

En plus d'un palais secondaire, on retrouve chez les endothermes actuels et absents des ectothermes (Witmer, 1995), les os turbinaux, également appelés cornets nasaux. Ce caractère

morphologique est considéré par certains auteurs comme le seul permettant de suggérer la présence de l'endothermie sur des espèces fossiles (Bennett et Ruben, 1986). Ces os permettent la mise en place d'un contre-courant et d'augmenter le trajet de l'air qui se déplace le long de parois recouvertes de mucus permettant de réchauffer et d'humidifier l'air rentrant, et de récupérer de la chaleur et de l'humidité de l'air expiré limitant ainsi les pertes de chaleur du corps (Ruben, 1995). Ce caractère est très difficile à mettre en évidence dans le registre fossile à cause de la fragilité de conservation des os, mais il a été suggéré qu'il était présent chez les thérocéphales, dicynodontes et cynodontes en se basant sur la présence de crêtes osseuses dans leurs cavités nasales, interprétées comme support des os turbinaux (Hillenius, 1992, 1994).

2.4 Os fibro-lamellaires

Comme décrit précédemment (II, 1.2), ce type de structure osseuse est présente chez les endothermes et est le résultat d'un métabolisme élevé dû à la forte vascularisation au sein de l'os et l'activité des ostéoblastes et ostéoclastes. Présente à l'intérieur de l'os, elle est facilement fossilisée et est donc utilisée comme marqueur métabolique et développemental chez des espèces maintenant disparues (Montes et al., 2007, 2010, Cubo et al., 2008, 2012).

Cette structure a notamment été retrouvée chez plusieurs grands groupes de thérapsides de manière plus ou moins continue durant la croissance de l'individu étudié (Ray et al., 2004). Cette présence dans les quatre groupes les plus proches des mammifères (Anomodontia, Gorgonopsia, Therocephalia et Cynodontia) laisserait entendre une apparition d'un métabolisme élevé au sein des thérapsides. Cependant, il a été montré que cette structure osseuse se retrouve également chez *Ophiacodon*, un genre appartenant aux synapsides non-thérapsides, suggérant une origine d'un métabolisme élevé antérieur aux thérapsides, au cours du Permien inférieur (Enlow et Brown, 1957 ; Enlow, 1969 ; Shelton et Sander, 2015).

Cependant, ce caractère se retrouve également chez des ectothermes actuels (Reid, 1984, 1997), tels que tortues ou crocodiles, et est absent de certains petits mammifères tels que des rongeurs ou des chauves-souris (de Ricqlès, 1974 ; Bouvier, 1977 ; Reid, 1984), remettant en cause la corrélation avec la présence de l'endothermie.

3. Comparaisons Thérapsides – Faune associées

Dans la mesure où il n'existe aucun caractère morphologique que l'on retrouve préservé à l'état fossile permettant de mettre en évidence la présence d'un métabolisme élevé de manière certaine, il est difficile de déterminer si, et à partir de quand, les thérapsides ont acquis la

capacité de générer et réguler leur température corporelle. La suite de cette thèse correspond à un article que j'ai pu rédiger sur le sujet. Il est actuellement soumis à *Gondwana Research*.

Ce travail a consisté à étudier le $\delta^{18}O$ du phosphate d'apatite d'un grand nombre de thérapsides ainsi que d'autres vertébrés provenant des mêmes gisements (**Annexe 3**). Comme les valeurs de ces $\delta^{18}O$ dépendent à la fois de la température de l'environnement et de la température corporelle de chaque animal, comparer les thérapsides aux autres vertébrés a permis de soustraire l'impact de l'environnement sur la valeur du $\delta^{18}O$. Une fois les spécificités écologiques de chaque animal prises en compte, il a été possible de comparer la différence 'thérapside-faune associée' des valeurs de $\delta^{18}O$ par rapport à des gammes de valeurs 'endotherme terrestre - ectotherme terrestre', 'endotherme terrestre - ectotherme semi aquatique', ectotherme terrestre - ectotherme terrestre' et 'ectotherme terrestre - ectotherme semi aquatique' selon des gradients latitudinaux de température.

Les principaux résultats obtenus dans cette étude sont :

- Au sein des dicynodontes, les lystrosauridés et les kannemeyeriiformes sont interprétés comme possédant une température corporelle supérieure à celle de l'environnement. Une origine commune placerait l'apparition de cette endothermie au cours du Permien supérieur.
- Des résultats similaires sont obtenus au sein des cynodontes entre les cynognathes et les mammaliaformes, dont l'origine commune serait de la fin du Permian ou du tout début du Trias.
- L'acquisition de l'endothermie semble 'synchrone' entre les deux groupes et coïnciderait avec les changements climatiques globaux de la fin du Permien qui auraient eu un rôle de sélection sur ces groupes qui ont passé la crise.

En plus de ces résultats directement liés au thermométabolisme des thérapsides, d'autres résultats semblent apporter des éléments de réponse sur des spécificités écologiques d'autres groupes tels que:

- Les pareiasauridés analysés se diviseraient écologiquement entre le genre *Pareiasaurus* interprété comme un animal semi aquatique et les autres paréiasauridés indéterminés plus anciens, interprétés comme terrestres.

Oxygen isotopes suggest elevated thermometabolism within multiple Permo-Triassic therapsid clades

Kévin Rey[1,2,*], Romain Amiot[1], François Fourel[1], Fernando Abdala[2], Frédéric Fluteau[3], Nour-Eddine Jalil[4], Jun Liu[5], Bruce S. Rubidge[2], Roger M.H. Smith[2,6], J.-Sébastien Steyer[4], Pia A.Viglietti[2], Xu Wang[7], Christophe Lécuyer[1,8].

[1] Univ Lyon, Université Lyon 1, Ens de Lyon, CNRS, UMR 5276 LGL-TPE, F-69622, Villeurbanne, France, 2, Rue Raphaël Dubois, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

[2] Evolutionary Studies Institute and School of Geosciences, University of the Witwatersrand, P.O. WITS 2050, Johannesburg, South Africa.

[3] Institut de Physique du Globe de Paris, 2 place Jussieu, F-75005 Paris, France.

[4] Centre de Recherches en Paléobiodiversité et Paléoenvironnements, UMR 7207 CNRS-MNHN-UPMC, Museum National d'Histoire Naturelle, CP 38, 8 Rue Buffon, 75005 Paris, France.

[5] Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044, China.

[6] Iziko South African Museum of Cape Town, P.O. Box 61, Cape Town, 8000, South Africa.

[7] Key Laboratory of Cenozoic Geology and Environment, Institute of Geology and Geophysics, Chinese Academy of Sciences, P.O. Box 9825, Beijing, 100029, China.

[8]Also at Institut Universitaire de France.

[*] Corresponding author at: Evolutionary Studies Institute and School of Geosciences, University of the Witwatersrand, P.O. WITS 2050, Johannesburg, South Africa.

E-mail address: kevin.rey@wits.ac.za (K. Rey).

Abstract

The only true living endothermic are birds and mammals. They produce and regulate their internal temperature quite independently from their surroundings. Whereas birds likely inherited their thermophysiology from their dinosaur ancestors, the oldest definitive evidence of mammal endothermy dates back to the Middle Jurassic, but anatomical clues suggest an older origin, during the Triassic or the Permian. Here we investigate the temporal and phylogenetic frames of the origin of mammalian thermoregulation by analysing apatite stable oxygen isotope compositions ($\delta^{18}O_p$) of some of their Permo-Triassic therapsid relatives. By comparing the $\delta^{18}O_p$ values of therapsid bone and tooth apatites to those of co-existing tetrapods, body temperature differences and thermoregulatory strategies of the various ecologies and physiologies are proposed. Within the analysed Dicynodontia clade, Induan Lystrosauridae and Anisian and Carnian Kannemeyeriiformes may have acquired elevated thermometabolism. This is also the case in the analysed Cynodontia clade within Anisian Cynognathia and Rhaetian Mammaliaformes. According to these results, mammalian thermoregulation would have therefore originated from the Epicynodontia group during the middle late Permian. Timing of acquisition of elevated thermometabolism seems to coincide with major global climatic and environmental fluctuations that may have acted as selective pressures at the origin of mammal endothermy.

Introduction

Endothermy, the ability to actively produce and regulate body heat for thermoregulation, constitutes a major step in vertebrate evolution because it modified the energetic relationships between organisms and their environments. By actively raising and maintaining body temperature in a narrow range that allows optimal physiological and biochemical functions, endothermic vertebrates are able to colonize environments with extreme thermal conditions such as the cold high latitudes and altitudes. Contrarily, ectothermic vertebrates raise their body temperature toward optimal levels using external heat sources. This less energy consuming strategy is the most common one. Within vertebrates, various thermoregulatory strategies between these two end-members have been adopted, such as regional endothermy (Bernal et al., 2001; Katz, 2002) or inertial homeothermy (McNab and Auffenberg, 1976).

Nowadays, only birds and mammals are true endotherms. It has been proposed that bird thermoregulation originated within non-avian dinosaurs (Seebacher, 2003; Amiot et al., 2006; Grady et al., 2014), or even earlier, within basal archosauriforms (Farmer and Carrier, 2000; de Ricqlès et al., 2003; Seymour et al., 2004; Summers, 2005; Gower et al., 2014). In contrast, a

limited number of studies have assessed the origin of mammalian endothermy using various approaches (Bennett and Ruben, 1986; Farmer, 2000; Kemp, 2006a). For some authors, the appearance of endothermy occurred during the transition from basal synapsid "pelycosaurs" to therapsids, and is either due to a shift in foraging ecology (Hopson, 2012) or to a response to the availability of a seasonally arid, savanna-like biome by the end of the Early Permian (Kemp, 2006b). However, how and why endothermy evolved in mammals remains a highly discussed issue, mostly because of the very low fossilization potential of anatomical and behavioural features associated with thermoregulation. Among the latter features, the presence of hairs as an insulating integument is unequivocally associated with endothermy in all extant mammals. The oldest synapsid fossils preserved with fur imprints are *Castorocauda* (Ji et al., 2006)and *Megaconus* (Zhou et al., 2013). These early relatives of mammals were recovered from the Middle-Late Jurassic of China, implying that hairs and fur appeared before ~165 Ma. Moreover, the occurrence of preserved retracted, fully ossified and non-ramified infraorbital canals (a structure associated with the presence of maxillary vibrissae) within non-mammaliaform Prozostrodontia, implies an older age of about 240 to 246 Ma for the occurrence of fur and hairs (Benoit et al., 2016).

Among other anatomical features interpreted as associated with endothermy is the secondary palate present in all extant endotherms. This is a feature associated with efficient respiratory capabilities considered as linked to the high energy required for elevated metabolic rates. In some Triassic non-mammaliamorph therapsids, the therocephalian bauriids and cynodonts, a complete bony secondary palate is already fully-developed (Abdala et al., 2014). Although a secondary palate is ubiquitous in mammals and birds, it also occurs in a few ectotherms (crocodiles, scincid lizards) thus questioning its direct link to endothermy (Bennett and Ruben, 1986).

All extant endotherms possess nasal turbinate bones covered with mucosa that reduce heat loss and moisten air during respiration. This feature, absent in extant ectotherms (Witmer, 1995), may have been present in therocephalian, cynodont and dicynodont therapsids, as postulated from bony ridges in their nasal cavities interpreted as supports for the turbinate complex (Hillenius, 1992, 1994). Fibrolamellar bone (FLB), a peculiar histological structure of fast-growing bone associated with highly vascularised woven-fibred matrix and primary osteons, is another feature often used as evidence of a high metabolic activity (Montes et al., 2010). Accordingly, several studies of bone palaeohistology have focused on looking for FLB in therapsids (Botha, 2003; Botha and Chinsamy, 2001, 2004; Ray et al., 2004). Ray et al. (2004) analysed several therapsid groups (anomodont, gorgonopsian, therocephalian,

cynodont) and found FLB in some genera (*Aelurognathus*, *Pristerognathus*, *Tritylodon*), suggesting sustained fast growth, thus elevated metabolic activity. However, FLB also occurs in a few ectotherms such as in some turtles and crocodilians and is absent in small mammals and passerine birds (Bouvier, 1977). Therefore, these characters alone cannot be considered as definitive evidence of endothermy, leaving the question of the origin of mammal endothermy still heavily debated.

Because of the temperature-dependence of the oxygen isotope fractionation between bone or tooth phosphate and body fluids, as well as the strong resistance of phosphate to diagenetic alteration, the oxygen isotope compositions of therapsid apatite phosphate ($\delta^{18}O_p$) has been used in this pilot study to investigate the origin of mammalian endothermy. Indeed, the $\delta^{18}O_p$ value of vertebrate apatite (bone, tooth) reflects both the oxygen isotope composition of the animal body water ($\delta^{18}O_{bw}$) and its body temperature (T_b). The body water mainly derives from drinking meteoric water or plant water (D'Angela and Longinelli, 1990; Kohn, 1996), the $\delta^{18}O$ values of which depend in turn on climatic parameters such as air temperature, hygrometry, and amount of precipitation (Dansgaard, 1964; Grafenstein et al., 1996; Fricke and O'Neil, 1999). Because ectotherm body temperatures follow environmental ones, variations in the $\delta^{18}O$ values of their apatite along with increasing latitude are expected to reflect decreasing air temperatures, whereas endotherms having a constant body temperature should not be affected by environmental temperatures. Moreover, physiological adaptation to specific habitat use (aquatic, semi-aquatic or terrestrial) affects the $\delta^{18}O_{bw}$ value by controlling the magnitude of body input and output oxygen fluxes, some of them being associated with oxygen isotopic fractionations (Amiot et al., 2010). Therefore, endotherms and co-existing ectotherms should have distinct apatite $\delta^{18}O_p$ values reflecting their body temperature and ecological differences. By comparing therapsids with co-existing ectotherms of known ecologies at various palaeolatitudes, it should be possible to infer therapsid thermophysiology, a method that has previously been applied to non-avian dinosaurs (Fricke and Rogers, 2000; Amiot et al., 2004, 2006).

Material and Methods

Sample collection:

Nineteen new fossil apatite samples were analysed for their stable oxygen isotope composition of apatite phosphate and carbonate, along with 89 samples for which oxygen isotope compositions have already been published (Rey et al., 2016; Supplementary Table 1).

These samples comprise 41 teeth and 67 bones of 92 tetrapod individuals (Therapsida, Archosauriformes, Parareptilia and Stereospondyli) recovered from Permian and Triassic deposits of South Africa, Lesotho, Morocco and China. All sampled localities have been correlated to the marine stages using the absolute ages accepted by the International Commission on Stratigraphy (Cohen et al., 2013), with the exceptions of the Permo-Triassic and Guadalupian-Lopingian boundaries considered to be at 251.90±0.02 Ma (Burgess et al., 2014) and 259.1±0.5 (Zhong et al., 2014) Ma, respectively.

South African samples consist of Permian and Triassic bones and teeth of therapsid, pareiasaur, archosauriform and stereospondyl recovered from 11 localities, and housed in the collections of the Iziko South African Museum, Cape Town (SAM, Supplementary Table 1) and at the Evolutionary Studies Institute, University of the Witwatersrand, Johannesburg (ESI, Supplementary Table 1). Permian biozone ages of South African localities were taken from Day et al. (2015), whereas Triassic age determination has been achieved by biostratigraphic correlation with Laurasian sequences (Hancox et al., 1995; Rubidge, 2005; Abdala and Ribeiro, 2010).

Lesotho samples consist of a mammaliaform and a basal sauropodomorph from a Triassic locality near the town of Pokane and are part of the Paul Ellenberger Collection of the Institut des Sciences de l'Evolution, University Montpellier 2, France (ISEM, Supplementary Table 1). The locality belongs to the "Red Beds inférieurs a or b" which belong to the Lower Elliot Formation of latest Triassic (late Rhaetian) (Knoll, 2004).

Moroccan samples comprise therapsid and stereospondyl bones recovered from the 'Locality 11' of the Argana Group (Jalil, 1999) near the village of Alma, and housed at the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France (MNHN, Supplementary Table 1). The locality is biostratigraphically correlated to the last segment of the Timezgadiouine Formation, dated as Middle to early Late Carnian (Jalil, 1999).

Chinese samples were recovered from Permian and Triassic localities situated in the Gansu, Shanxi and Xinjiang provinces and comprise therapsids found in association with archosauriforms or parareptiles. These remains are housed at the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology in Beijing, China (IVPP, Supplementary Table 1). The Dashankou locality, from the Gansu province, is biostratigraphically dated as Early Roadian (Liu et al., 2009; Liu, 2010). From the Shanxi province, sampled fossils originate from three localities belonging to the Ermaying Formation which is considered to be Anisian (Liu et al., 2013). From the Xinjiang province, two localities in the Jiucaiyuan Formation have been sampled and are considered Early Triassic (Metcalfe et al., 2009).

Calculation of palaeogeographic coordinates of the sampling sites was performed after a careful selection of the magnetic poles of West Gondwana (Muttoni et al., 2001), North China (Yang and Besse, 2001), South Jungar (Choulet et al., 2013) and the Alashan terrane (Meng, 1992; Yuan and Yang, 2015). The Apparent Polar Wander Path (APWP) of South Africa (Torsvik et al., 2012) was used to constrain the palaeolatitudinal position of the South African and Lesotho fossil sites. Palaeolatitudes and associated uncertainties (A95) are shown in Supplementary Table 1.

Analytical techniques:

To measure the oxygen isotope composition of the apatite phosphate group, we isolated the phosphate ions using acid dissolution and anion-exchange resin applying a standard protocol (Lécuyer, 2004). Silver phosphate was quantitatively precipitated in a thermostatic bath set at a temperature of 70 °C. After filtration, washing with double deionized water, and drying at 50 °C, an aliquot of 300 µg of Ag_3PO_4 was mixed with 300 µg of nickelized carbon in a silver reaction capsule. Silver phosphate was then reduced into CO to measure its $^{18}O/^{16}O$ ratio (Lécuyer et al., 2007; Fourel et al., 2011). Each sample was heated at 1450 °C by pyrolysis using a VarioPYROcube EA system (Elementar™) interfaced to an IsoPrime isotope ratio mass spectrometer working in continuous flow mode at the UMR CNRS 5276 LGLTPE, University Claude Bernard Lyon 1. Isotopic compositions are quoted in the standard δ notation relative to V-SMOW. Silver phosphate precipitated from standard NBS120c (natural Miocene phosphorite from Florida) was repeatedly analysed ($\delta^{18}O = 21.71 \pm 0.20‰$; n = 30) along with the silver phosphate samples derived from the tetrapod remains. For the oxygen isotope analysis of apatite carbonate, about 10 mg of tooth or bone powder was pre-treated (Koch et al., 1997). Powders were washed with a 2% NaOCl solution to remove organic matter then rinsed five times with double deionized water and air-dried at 40 °C for 24 hours. Potential secondary carbonate was removed by adding 0.1 M acetic acid and leaving for 24 hours, after which the powder was again rinsed five times with double deionized water and air-dried at 40 °C for 24 hours. The powder/solution ratio was kept constant at 0.04 g mL^{-1} for both treatments. Stable isotope ratios were determined by using a Thermo Finnigan Gasbench II at the geochemistry laboratory of the Institute of Geology and Geophysics (Chinese Academy of Sciences, China). For each sample, an aliquot of 2 mg of pre-treated apatite was reacted with 5 drops of supersaturated orthophosphoric acid at 72 °C for one hour under a He atmosphere before starting 10 measurement cycles of the isotopic composition of the CO_2 produced with a Finnigan MAT 253 continuous flow isotope ratio mass spectrometer. The measured carbon and

oxygen isotopic compositions were normalized relative to the NBS-19 calcite standard. Reproducibility for the carbon and oxygen isotopic compositions of apatite carbonate is better than ±0.1‰ and ±0.2‰, respectively. The carbon and oxygen isotopic compositions are expressed as δ values relative to V-PDB for carbon and V-SMOW for oxygen.

Results

Analysed materials consist of bone or tooth dentine. Their apatite is more porous than in enamel with small and less densely inter-grown crystals (Mills, 1967). Thus, their original stable isotope compositions are more prone to diagenetic alterations that may have taken place through precipitation of secondary minerals within and at the surface of bioapatite crystals, adsorption of ions on the surface of apatite crystals, or dissolution and recrystallization with isotopic exchange. South African samples have been previously tested for primary preservation through the comparison between their $\delta^{18}O_p$ values, $\delta^{18}O_c$ values and carbonate content, on the basis of the following considerations: 1) the carbonate content in apatite of modern vertebrates typically ranges from less than 1% to 13.4 %. Thus, samples that have carbonate contents exceeding 13.4 wt% likely contain additional inorganic carbonate precipitated from diagenetic fluids, and would result in $\delta^{18}O_c$ values of apatite carbonate potentially biased (Fig. 1). 2) In modern vertebrates, the oxygen isotope compositions of apatite carbonate are higher than those of co-occurring apatite phosphate (7-9 ‰ in mammals), and up to 14.7‰ in sharks (Vennemann et al., 2001). Experimental (Zazzo et al., 2004a) and empirical studies (Zazzo et al., 2004b) have shown that microbially-mediated diagenetic alteration of apatite phosphate results in a higher difference between $\delta^{18}O_c$ and $\delta^{18}O_p$ values. Therefore, fossil samples exhibiting $\delta^{18}O_c$-$\delta^{18}O_p$ differences larger than 14.7‰ are most likely altered and can be discarded (Fig. 1). Inorganic alteration at low temperature has little effect on the $\delta^{18}O_p$ values of phosphates, even at geological time scales (Lécuyer et al., 1999), so samples affected by inorganic diagenetic alteration of carbonates, (resulting either in a high overall carbonate content or anomalous $\delta^{18}O_c$-$\delta^{18}O_p$ differences), may still preserve the original oxygen isotope composition of their phosphate (Fig. 1). Using these two assessments, newly measured $\delta^{18}O_p$ values are considered to have preserved at least partially their original isotopic signatures and can be interpreted in terms of ecologies and physiologies.

Oxygen isotope compositions of phosphate ($\delta^{18}O_p$) and carbonate ($\delta^{18}O_c$) for the specimens are reported in Supplementary Table 1. The $\delta^{18}O_p$ and $\delta^{18}O_c$ values of all samples range from -0.5‰ to +21.0‰ V-SMOW, and from +8.6‰ to +28.4‰ V-SMOW, respectively. For all localities, average $\delta^{18}O_p$ values were calculated for each tetrapod species. Differences in $\delta^{18}O_p$

values between therapsid species and co-occurring non-therapsid tetrapods (amphibians, parareptiles or archosauriforms) were calculated and plotted against their corresponding palaeolatitude for three time intervals: the middle to late Permian (Fig. 2), the Early to Middle Triassic (Fig. 3) and the Middle Triassic to latest Triassic (Fig. 4). These differences were compared to the following four theoretical areas of values represented as shaded areas in Fig. 2-4 (see Supplementary Information for their construction details): shaded areas in figures 2A, 2A and 3A represent expected $\delta^{18}O_p$ value differences between terrestrial therapsids and semi-aquatic stereospondyls (white symbols) or parareptiles (black symbols); shaded areas in figures 2B, 3B and 4B represent expected $\delta^{18}O_p$ value differences between terrestrial therapsids and terrestrial Permian pararepiles or Triassic archosauriforms (black symbols). Light grey areas in figures 2-4 represent expected $\delta^{18}O_p$ value differences between an endotherm and an ectotherm. Dark grey areas in figures 2-4 represent expected $\delta^{18}O_p$ value differences between animals having similar thermophysiology.

Therapsid thermophysiology

Permian therapsids

Analysed Permian therapsids comprise 11 taxa from South Africa, from palaeolatitudes as high as 60°S, and one taxon from China from a low palaeolatitude of 19.3±2.7°N (Supplementary Table 1). The South African Permian therapsids come from three different assemblage zones (AZ); the Lower *Tapinocephalus* AZ, the *Tropidostoma* AZ and the Lower *Daptocephalus* AZ (Viglietti et al., 2016). Oxygen isotope compositions of the therapsids *Dicynodon*, *Diictodon* and *Oudenodon* from the youngest assemblage zone (Lower *Daptocephalus* AZ), and the three therapsids, *Anteosaurus*, *Tapinocephalus* and *Pristerognathus* from the older Lower *Tapinocephalus* AZ are compared with those of the co-occurring amphibian *Rhinesuchus*. From the *Tropidostoma* AZ, seven therapsids have been analysed (including *Diictodon* and *Oudenodon* also represented in the Lower *Daptocephalus* AZ:): *Aelurosaurus, Diictodon*, *Ictidosuchoides*, *Oudenodon*, *Rhachiocephalus, Tropidostoma* and a basal cynodont. Their $\delta^{18}O_p$ values are compared to that of one associated rhinesuchid amphibian. Differences between all those Permian therapsids and ectothermic amphibians range from +1.1±0.6‰ to +8.0±0.7‰ (Fig. 2A) encompassing the expected range for which therapsids are considered ectothermic.

Moreover, $\delta^{18}O_p$ values of the therapsids *Dicynodon*, *Diictodon* and *Oudenodon* are compared to those of the supposedly semi-aquatic (Ivakhnenko, 2001; Kriloff et al., 2008) (see Supplementary Information) parareptile *Pareiasaurus*, with an observed range of +4.3±0.4‰

to +6.8±0.5‰ (Fig. 2A) that is included within the one measured between therapsids and amphibians. This also supports the ectothermic status of *Dicynodon*, *Diictodon* and *Oudenodon*.

Anteosaurus, *Tapinocephalus* and *Pristerognathus* from the Lower *Tapinocephalus* AZ have also been compared to two basal pareiasaurs that could be attributed to *Embrithosaurus*, *Nochelosaurus* or *Bradysaurus* (Lee, 1997), considered as terrestrial animals (Canoville et al., 2014). In figure 2B, those $\delta^{18}O_p$ differences range from -1.3±0.8‰ to -0.3±2.1‰, also supporting the ectothermic status of these therapsids.

The Chinese Middle Permian anteosaurid *Sinophoneus yumenensis* recovered from the low palaeolatitude locality of Dashankou has a $\delta^{18}O_p$ value 4.4±0.3‰ lower than the co-existing bolosaurid parareptile *Belebey chengi*, considered as a terrestrial ectotherm (Berman et al., 2000; Müller et al., 2008). This difference between only two values would indicate that *Sinophoneus* was endotherm, but it is also very close to the expected ranges predicting ectothermic therapsids (Fig. 2B). Considering *Sinophoneus* as semi-aquatic as suggested for some anteosaurids (Boonstra, 1955, 1962), the $\delta^{18}O_p$ difference would imply an ectothermic thermophysiology for this therapsid. This hypothesis needs to be tested with a larger number of samples which are not yet available.

Early to Middle Triassic therapsids

The analysed therapsids from the Early Triassic to the lower Anisian consist of four taxa from the *Lystrosaurus* AZ and *Cynognathus* subzone B AZ from South Africa, from high palaeolatitudes of about 60°S, two taxa from the Shanxi province and one from the Xinjiang province of China situated at palaeolatitudes of 17.1±5.4°N and 40.9±14.6°N, respectively (Supplementary Table 1; Fig. 3).

From the *Cynognathus* subzone B AZ, differences between the therapsids *Kannemeyeria*, *Cynognathus* and *Diademodon* and the amphibians *Xenotosuchus* and *Microposaurus* range from -1.5±1.1‰ to +0.9±1.5‰ (Fig. 3A), which fit within the expected range predicting endothermic therapsids. Interestingly, these therapsids are 0.0±1.6‰ to +1.8±1.6‰ more positive than the coexisting terrestrial archosauriform *Erythrosuchus* (Botha-Brink and Smith, 2011), a range suggesting that they shared a similar thermophysiology (Fig. 3B). Therefore $\delta^{18}O_p$ values imply that, as these therapsids, *Erythrosuchus* was also endothermic as suggested by palaeohistology (de Ricqlès et al., 2008; Botha-Brink and Smith, 2011).

Five *Lystrosaurus* individuals from the Lower *Lystrosaurus* AZ have $\delta^{18}O_p$ values similar to those of the co-existing semi-aquatic stereospondyl *Lydekkerina* (Schoch, 2008; Canoville and Chinsamy, 2015).

In addition, an indeterminate lystrosaurid from the Induan Jiucaiyuan Formation of the Xinjiang province has a $\delta^{18}O_p$ value similar (with a difference of -0.1±0.6‰; Fig. 3B) to that of the proterosuchid '*Chasmatosaurus*' *yuani*, a basal archosauriform which is considered terrestrial and possessing an intermediate thermometabolsim based on a palaeohistological study (Botha-Brink and Smith, 2011). The combined results from South Africa and China suggest that analysed lystrosaurids were terrestrial endotherms (Fig. 3; see Supplementary Information).

From the Ermaying Formation of the Shanxi province (China), the therapsids *Shansiodon wangi* and *Parakannemeyeria youngi* have respectively $\delta^{18}O_p$ values of 2.0±0.7‰ and 1.7±0.7‰ lower than the sampled erythrosuchid archosauriform *Shansisuchus shansisuchus*, which fall within two theoretocal overlapping ranges (Fig. 3B). As for the South African erythosuchids, if we consider *Shansisuchus* as a terrestrial endotherm-like animal and the low palaeolatitude of this part of China region, then the two therapsids also fall within the range of endotherms.

Middle to Late Triassic therapsids

The late Anisian cynodont *Diademodon* and the kannemeyeriiform *Kannemeyeria* from the *Cynognathus* subzone C AZ both have lower $\delta^{18}O_p$ values than those of the co-existing semi-aquatic stereospondyls *Paracyclotosaurus* and *Xenotosuchus* with differences ranging from -3.9±2.7‰ to -0.5±0.6‰ (Fig. 4A). This pattern fits within the expected range predicting endothermic therapsids.

The Moroccan kannemeyeriiform *Moghreberia nmachouensis* from the early middle Carnian of the Argana Basin has a mean $\delta^{18}O_p$ value 2.0±0.5‰ higher than the co-existing aquatic stereospondyl *Almasaurus habbazi* (Fig. 4A), thus implying that *Moghreberia nmachouensis* was also endothermic.

An indeterminate mammaliaform from the Rhaetian Lower Elliot Formation of Lesotho has a $\delta^{18}O_p$ value 2.1±0.3‰ higher than that of an indeterminate basal sauropodomorph. The suspected endothermy and terrestriality of both dinosaurs (Amiot et al., 2006; D'Emic, 2015) and mammaliaforms (Ruben and Jones, 2000) are in agreement with their $\delta^{18}O_p$ difference that falls within the expected range predicting similar thermophysiology between the two (Fig. 4B).

Discussion

According to the $\delta^{18}O_p$ value differences between therapsids and co-existing non-therapsid tetrapods, elevated thermometabolism seems to have been acquired by at least two clades: the non-"*Dicynodon*" Dicynodontoidea and the Eucynodontia (Fig. 5).

Among the interpreted endothermic therapsids, six belong to the clade of the non-"*Dicynodon*" Dicynodontoidea (Kammerer et al., 2013) (Fig. 5). They are divided into two different sub-clades, the Kannemeyeriiformes including *Moghreberia nmachouensis*, *Parakannemeyeria youngi*, *Kannemeyeria simocephalus* and *Shansiodon wangi,* and the Lystrosauridae comprising *Lystrosaurus* and the Chinese indeterminate lystrosaurid. The interpretation of these taxa as endotherm-like animals is better supported for the African Kannemeyeriiformes, *M. nmachouensis* and *K. simocephalus*, where more individuals were sampled, than for the Chinese species, *S. wangi* and *P. youngi*.

Based on the above interpretations, *Dicynodon* seems to have been ectothermic. This would suggest the rise of endothermy within the non-"*Dicynodon*" Dicynodontoidea clade during the latest Permian (Lopingian), and could be investigated through the isotopic study of dicynodont-grade taxa such as *Daptocephalus* from the Lopingian of South Africa (Viglietti et al., 2016) or *Peramodon* from the Salarevo Formation of Russia (Sushkin, 1926).

Based on our interpretations, the monophyletic group Eucynodontia (Ruta et al., 2013) (that includes mammals*, Cynognathus*, *Diademodon* and an indeterminate mammaliaform from Lesotho) possessed endothermic-like metabolism. A parsimonious interpretation would imply to root the origin of mammal endothermy within non-Eucynodontia Epicynodontia, between the end-Permian and the earliest Triassic. According to our results, the closest sampled relative of Eucynodontia, the late Permian basal cynodont (SAM-PK-K05339), was probably ectothermic. Therefore the origin of mammal endothermy could have taken place among "intermediate" groups belonging to the Epicynodontia (such as *Cynosaurus* from the latest Permian or *Thrinaxodon* from the Early Triassic of South Africa) that are suspected to have been endothermic based on anatomical features (Hillenius and Ruben, 2004; Benoit et al., 2015).

In agreement with recent phylogenies (Kemp, 2012; Ruta et al., 2013), endothermic-like body temperature regulations seem to root sometime during the late Permian (Lopingian) independently within non-"*Dicynodon*" dicynodontoid and epicynodont clades, the latter being at the origin of mammal endothermy.

A second valid hypothesis considers that both non-"*Dicynodon*" dicynodontoid and epicynodont clades possessed a homologous endothermy inherited by their direct common

ancestors, the basal Neotherapsida (Fig. 5). This suggests that biochemicals and physiological mechanisms allowing mammal endothermy appeared at the base of the neotherapsids at any given time during the middle Permian, but the effective acquisition of mammal endothermy was expressed within these two lineages, possibly as a result of extrinsic factors.

Studies devoted to global and regional palaeoclimate reconstructions showed a cooling trend toward the end-Permian, followed by an abrupt and intense warming at the Permian-Triassic Boundary (Chen et al., 2013; Rey et al., 2016). Interestingly, among therapsids, most of the clades that survived the end-Permian mass extinction were supposedly endothermic. It would appear that climatic fluctuations may have acted as selecting pressures that favoured or 'activated' elevated thermometabolic capabilities within therapsids, at the origins of mammal endothermy.

Concluding remarks

In order to investigate the possible origin of mammal endothermy within the Permo-Triassic therapsids, stable oxygen isotope compositions of apatite phosphate and carbonate from therapsids and associated taxa recovered from several palaeolatitudes were analysed. The following results are highlighted:

- Primary preservation of the original stable oxygen isotope compositions of vertebrate bone and tooth apatite has been positively assessed for the majority of analysed samples.
- Triassic representatives of two therapsid clades are interpreted as having possessed endotherm-like thermoregulation: the non-"*Dicynodon*" Dicynodontoidea and the Eucynodontia.
- It is proposed that elevated thermometabolism appeared either independently, at least twice during therapsid evolution, most likely during the late Permian, according to the parsimony method, or once during the middle Permian within the ancestors of Neotherapsida, which is suggested by our knowledge of the integration of functional systems and the low probability of a double occurrence, and expressed later within the non-"*Dicynodon*" Dicynodontoidea and the Eucynodontia.
- It seems that the timing of the acquisition of elevated thermometabolism among amniotes coincides with major global climatic and environmental fluctuations at the Permo-Triassic boundary that may have acted as selective pressures at the development of mammal endothermy.

Acknowledgements

The authors thank the MNHN, the IVPP, Iziko SA Museum and the ESI for granting access to the fossils, and the South African Heritage Resources Agency (SAHRA) for their authorizations to sample and export fossils for stable isotope analysis (PermitID: 1858). We also thank S. Jiquel (ISEM) for the access to the Ellenberger's collection of the University Montpellier 2, J. Falconnet (MNHN) for his identification, L. Cui (IGGCAS) for laboratory help and J. Cubo (UPMC) for constructed discussions that improved the manuscript. This work was supported by a French project INSU of the CNRS, the Palaeontological Scientific Trust (PAST) and its Scatterlings of Africa programmes, National Research Foundation (NRF) and DST/NRF Centre of Excellence in Palaeosciences. A. R. and W. X. were supported by the National Basic Research Program of China (2012CB821900), and L. J. by the National Basic Research Program of China (2012CB821902).

Author Contributions Statement

K.R., R.A., C.L. and F.Fo. designed the research and performed the studies. K.R., R.A. and C.L. wrote the manuscript. F.A., B.S.R., R.M.H.S, and P.A.V. collected and identified South Africa samples. N-E.J. and J.S.S. collected and identified Moroccan samples. J.L. collected and identified Chinese sampled. X.W. performed analyses. F.Fl. estimated all the paleolatitudes. All authors reviewed the manuscript.

Additional Information

Competing financial interests

The authors declare no competing financial interests.

References

Abdala, F., Jashashvili, T., Rubidge, B.S., Heever, J. van den, 2014. New Material of *Microgomphodon oligocynus* (Eutherapsida, Therocephalia) and the Taxonomy of Southern African Bauriidae, in: Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D., Fröbisch, J. (Eds.), Early Evolutionary History of the Synapsida, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Netherlands, pp. 209–231.

Abdala, F., Ribeiro, A.M., 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 286, 202–217. doi:10.1016/j.palaeo.2010.01.011

Amiot, R., Buffetaut, E., Lecuyer, C., Wang, X., Boudad, L., Ding, Z., Fourel, F., Hutt, S., Martineau, F., Medeiros, M.A., Mo, J., Simon, L., Suteethorn, V., Sweetman, S., Tong, H., Zhang, F., Zhou, Z., 2010. Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. Geology 38, 139–142. doi:10.1130/G30402.1

Amiot, R., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Escarguel, G., Fluteau, F., Martineau, F., 2006. Oxygen isotopes from biogenic apatites suggest widespread endothermy in Cretaceous dinosaurs. Earth Planet. Sci. Lett. 246, 41–54. doi:10.1016/j.epsl.2006.04.018

Amiot, R., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Fluteau, F., Legendre, S., Martineau, F., 2004. Latitudinal temperature gradient during the Cretaceous Upper Campanian–Middle Maastrichtian: $\delta^{18}O$ record of continental vertebrates. Earth Planet. Sci. Lett. 226, 255–272. doi:10.1016/j.epsl.2004.07.015

Bennett, A.F., Ruben, J.A., 1986. The metabolic and thermoregulatory status of therapsids. Ecol. Biol. Mammal- Reptil. Smithson. Inst. Press Wash. DC 207–218.

Benoit, J., Abdala, F., Van den Brandt, M.J., Manger, P.R., Rubidge, B.S., 2015. Physiological implications of the abnormal absence of the parietal foramen in a late Permian cynodont (Therapsida). Naturwissenschaften 102, 69. doi:10.1007/s00114-015-1321-4

Benoit, J., Manger, P.R., Rubidge, B.S., 2016. Palaeoneurological clues to the evolution of defining mammalian soft tissue traits. Sci. Rep. 6, 25604. doi:10.1038/srep25604

Berman, D.S., Reisz, R.R., Scott, D., Henrici, A.C., Sumida, S.S., Martens, T., 2000. Early Permian bipedal reptile. Science 290, 969–972.

Bernal, D., Dickson, K.A., Shadwick, R.E., Graham, J.B., 2001. Review: Analysis of the evolutionary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas. Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. 129, 695–726. doi:10.1016/S1095-6433(01)00333-6

Boonstra, L.D., 1962. The dentition of the titanosuchian dinocephalians. Ann. South Afr. Mus. 46, 57–112.

Boonstra, L.D., 1955. The girdles and limbs of the South African Deinocephalia. Ann. South Afr. Mus. 42, 185–326.

Botha, J., 2003. Biological aspects of the Permian dicynodont *Oudenodon* (Therapsida: Dicynodontia) deduced from bone histology and cross-sectional geometry. Palaeontol. Afr. 39, 37–44.

Botha, J., Chinsamy, A., 2004. Growth and life habits of the Triassic cynodont *Trirachodon*, inferred from bone histology. Acta Palaeontol. Pol. 49, 619–627.

Botha, J., Chinsamy, A., 2001. Growth patterns deduced from the bone histology of the cynodonts *Diademodon* and *Cynognathus*. J. Vertebr. Paleontol. 20, 705–711. doi:10.1671/0272-4634(2000)020[0705:GPDFTB]2.0.CO;2

Botha-Brink, J., Smith, R.M.H., 2011. Osteohistology of the Triassic archosauromorphs *Prolacerta*, *Proterosuchus*, *Euparkeria*, and *Erythrosuchus* from the Karoo Basin of South Africa. J. Vertebr. Paleontol. 31, 1238–1254. doi:10.1080/02724634.2011.621797

Bouvier, M., 1977. Dinosaur haversian bone and endothermy. Evolution 31, 449–450.

Burgess, S.D., Bowring, S., Shen, S., 2014. High-precision timeline for Earth's most severe extinction. Proc. Natl. Acad. Sci. 111, 3316–3321. doi:10.1073/pnas.1317692111

Canoville, A., Chinsamy, A., 2015. Bone microstructure of the stereospondyl *Lydekkerina huxleyi* reveals adaptive strategies to the harsh post Permian-extinction environment. Anat. Rec. 298, 1237–1254. doi:10.1002/ar.23160

Canoville, A., Thomas, D.B., Chinsamy, A., 2014. Insights into the habitat of Middle Permian pareiasaurs (Parareptilia) from preliminary isotopic analyses. Lethaia 47, 266–274.

Chen, B., Joachimski, M.M., Shen, S., Lambert, L.L., Lai, X., Wang, X., Chen, J., Yuan, D., 2013. Permian ice volume and palaeoclimate history: Oxygen isotope proxies revisited. Gondwana Res. 24, 77–89. doi:10.1016/j.gr.2012.07.007

Choulet, F., Chen, Y., Cogné, J.-P., Rabillard, A., Wang, B., Lin, W., Faure, M., Cluzel, D., 2013. First Triassic palaeomagnetic constraints from Junggar (NW China) and their implications for the Mesozoic tectonics in Central Asia. J. Asian Earth Sci. 78, 371–394. doi:10.1016/j.jseaes.2013.01.023

Cisneros, J.C., Abdala, F., Atayman-Güven, S., Rubidge, B.S., Şengör, A.M.C., Schultz, C.L., 2012. Carnivorous dinocephalian from the Middle Permian of Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea. Proc. Natl. Acad. Sci. 109, 1584–1588. doi:10.1073/pnas.1115975109

Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.-X., 2013. The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36, 199–204.

D'Angela, D., Longinelli, A., 1990. Oxygen isotopes in living mammal's bone phosphate: Further results. Chem. Geol. Isot. Geosci. Sect. 86, 75–82. doi:10.1016/0168-9622(90)90007-Y

Dansgaard, W., 1964. Stable isotopes in precipitation. Tellus 16, 436–468. doi:10.1111/j.2153-3490.1964.tb00181.x

Day, M.O., Ramezani, J., Bowring, S.A., Sadler, P.M., Erwin, D.H., Abdala, F., Rubidge, B.S., 2015. When and how did the terrestrial mid-Permian mass extinction occur? Evidence from the tetrapod record of the Karoo Basin, South Africa. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 282, 20150834.

de Ricqlès, A., Padian, K., Knoll, F., Horner, J.R., 2008. On the origin of high growth rates in archosaurs and their ancient relatives: Complementary histological studies on Triassic

archosauriforms and the problem of a “phylogenetic signal” in bone histology. Ann. Paléontol. 94, 57–76. doi:10.1016/j.annpal.2008.03.002

de Ricqlès, A.J., Padian, K., Horner, J.R., 2003. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. Ann. Paléontol. 89, 67–101. doi:10.1016/S0753-3969(03)00005-3

D’Emic, M.D., 2015. Comment on “Evidence for mesothermy in dinosaurs.” Science 348, 982–982. doi:10.1126/science.1260061

Farmer, C.G., 2000. Parental Care: The Key to Understanding Endothermy and Other Convergent Features in Birds and Mammals. Am. Nat. 155, 326–334. doi:10.1086/303323

Farmer, C.G., Carrier, D.R., 2000. Ventilation and gas exchange during treadmill locomotion in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). J. Exp. Biol. 203, 1671–1678.

Fourel, F., Martineau, F., Lécuyer, C., Kupka, H.-J., Lange, L., Ojeimi, C., Seed, M., 2011. $^{18}O/^{16}O$ ratio measurements of inorganic and organic materials by elemental analysis-pyrolysis-isotope ratio mass spectrometry continuous-flow techniques. Rapid Commun. Mass Spectrom. RCM 25, 2691–2696. doi:10.1002/rcm.5056

Fricke, H.C., O’Neil, J.R., 1999. The correlation between $^{18}O/^{16}O$ ratios of meteoric water and surface temperature: its use in investigating terrestrial climate change over geologic time. Earth Planet. Sci. Lett. 170, 181–196. doi:10.1016/S0012-821X(99)00105-3

Fricke, H.C., Rogers, R.R., 2000. Multiple taxon–multiple locality approach to providing oxygen isotope evidence for warm-blooded theropod dinosaurs. Geology 28, 799. doi:10.1130/0091-7613(2000)28<799:MTLATP>2.0.CO;2

Gebauer, E.V., 2007. Phylogeny and Evolution of the Gorgonopsia with a Special Reference to the Skull and Skeleton of GPIT/RE/7113 (*’Aelurognathus?’parringtoni*). Universität Tübingen.

Gower, D.J., Hancox, P.J., Botha-Brink, J., Sennikov, A.G., Butler, R.J., 2014. A new species of *Garjainia* Ochev, 1958 (Diapsida: Archosauriformes: Erythrosuchidae) from the Early Triassic of South Africa. PloS One 9.

Grady, J.M., Enquist, B.J., Dettweiler-Robinson, E., Wright, N.A., Smith, F.A., 2014. Evidence for mesothermy in dinosaurs. Science 344, 1268–1272.

Grafenstein, U.V., Bocherens, H., Müller, J., Trimborn, P., Alefs, J., 1996. A 200 year mid-European air temperature record preserved in lake sediments: An extension of the $\delta^{18}O_p$-air temperature relation into the past. Geochim. Cosmochim. Acta 60, 4025–4036. doi:10.1016/S0016-7037(96)00230-X

Hancox, P.J., Shishkin, M.A., Rubidge, B.S., Kitching, J.W., 1995. A threefold subdivision of the *Cynognathus* Assemblage Zone (Beaufort Group, South Africa) and its palaeogeographical implications. South Afr. J. Sci. 91, 143–144.

Hillenius, W.J., 1994. Turbinates in Therapsids: evidence for late Permian origins of mammalian endothermy. Evolution 48, 207–229. doi:10.2307/2410089

Hillenius, W.J., 1992. The evolution of nasal turbinates and mammalian endothermy. Paleobiology 18, 17–29.

Hillenius, W.J., Ruben, J.A., 2004. The evolution of endothermy in terrestrial vertebrates: Who? When? Why? Physiol. Biochem. Zool. 77, 1019–1042.

Hopson, J.A., 2012. The role of foraging mode in the origin of therapsids: implications for the origin of mammalian endothermy. Fieldiana Life Earth Sci. 126–148.

Huttenlocker, A.K., 2014. Body size reductions in nonmammalian eutheriodont therapsids (Synapsida) during the end-Permian mass extinction. PloS One 9, e87553.

Ivakhnenko, M.F., 2001. Tetrapods from the east european placket—Late Paleozoic natural territorial complex. Tr Paleontol Inst Ross Akad Nauk 283, 1–200.

Jalil, N.-E., 1999. Continental Permian and Triassic vertebrates from Algeria and Morocco: stratigraphic correlation. J. Afr. Earth Sci. 29, 219–226. doi:10.1016/S0899-5362(99)00091-3

Ji, Q., Luo, Z.-X., Yuan, C.-X., Tabrum, A.R., 2006. A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals. Science 311, 1123–1127.

Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D., Fröbisch, J., 2011. A comprehensive taxonomic revision of *Dicynodon* (Therapsida, Anomodontia) and its implications for dicynodont phylogeny, biogeography, and biostratigraphy. J. Vertebr. Paleontol. 31, 1–158.

Kammerer, C.F., Fröbisch, J., Angielczyk, K.D., 2013. On the validity and phylogenetic position of *Eubrachiosaurus browni*, a kannemeyeriiform dicynodont (Anomodontia) from Triassic North America. PLoS ONE e64203.

Katz, S., 2002. Design of heterothermic muscle in fish. J. Exp. Biol. 205, 2251–2266.

Kemp, T.S., 2012. The origin and radiation of Therapsids, in: Chinsamy-Turan, A. (Ed.), Forerunners of Mammals: Radiation, Histology, Biology. Indiana University Press, Bloomington, pp. 3–28.

Kemp, T.S., 2006a. The origin of mammalian endothermy: a paradigm for the evolution of complex biological structure. Zool. J. Linn. Soc. 147, 473–488.

Kemp, T.S., 2006b. The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis. J. Evol. Biol. 19, 1231–1247.

Knoll, F., 2004. Review of the tetrapod fauna of the “Lower Stormberg Group” of the main Karoo Basin (southern Africa): implication for the age of the Lower Elliot Formation. Bull. Société Géologique Fr. 175, 73–84.

Koch, P.L., Tuross, N., Fogel, M.L., 1997. The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite. J. Archaeol. Sci. 24, 417–430.

Kohn, M.J., 1996. Predicting animal $\delta^{18}O$: Accounting for diet and physiological adaptation. Geochim. Cosmochim. Acta 60, 4811–4829. doi:10.1016/S0016-7037(96)00240-2

Kriloff, A., Germain, D., Canoville, A., Vincent, P., Sache, M., Laurin, M., 2008. Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference. J. Evol. Biol. 21, 807–826. doi:10.1111/j.1420-9101.2008.01512.x

Lécuyer, C., 2004. Oxygen isotope analysis of phosphate. Handb. Stable Isot. Anal. Tech. 1, 482–499.

Lécuyer, C., Amiot, R., Touzeau, A., Trotter, J., 2013. Calibration of the phosphate $\delta^{18}O$ thermometer with carbonate–water oxygen isotope fractionation equations. Chem. Geol. 347, 217–226. doi:10.1016/j.chemgeo.2013.03.008

Lécuyer, C., Fourel, F., Martineau, F., Amiot, R., Bernard, A., Daux, V., Escarguel, G., Morrison, J., 2007. High-precision determination of $^{18}O/^{16}O$ ratios of silver phosphate by EA-pyrolysis-IRMS continuous flow technique. J. Mass Spectrom. JMS 42, 36–41. doi:10.1002/jms.1130

Lécuyer, C., Grandjean, P., Sheppard, S.M.F., 1999. Oxygen isotope exchange between dissolved phosphate and water at temperatures ≤135°C: inorganic versus biological fractionations. Geochim. Cosmochim. Acta 63, 855–862. doi:10.1016/S0016-7037(99)00096-4

Lee, M.S.Y., 1997. A taxonomic revision of pareiasaurian reptiles: implications for Permian terrestrial palaeoecology. Mod. Geol. 21, 231–298. doi:10.1111/j.1096-3642.1997.tb01279.x

Liu, J., 2013. Osteology, ontogeny, and phylogenetic position of *Sinophoneus yumenensis* (Therapsida, Dinocephalia) from the Middle Permian Dashankou Fauna of China. J. Vertebr. Paleontol. 33, 1394–1407.

Liu, J., 2010. Dashankou Fauna: a unique window on the early evolution of therapsids. Bull. Chin. Acad. Sci. 24, 83–85.

Liu, J., Li, L., Li, X.W., 2013. SHRIMP U-Pb zircon dating of the Triassic Ermaying and Tongchuan formations in Shanxi, China and its stratigraphic implications. Vert PalAs 51, 162–168.

Liu, J., Rubidge, B., Li, J., 2009. New basal synapsid supports Laurasian origin for therapsids. Acta Palaeontol. Pol. 54, 393–400.

McNab, B.K., Auffenberg, W., 1976. The effect of large body size on the temperature regulation of the komodo dragon, *Varanus komodoensis*. Comp. Biochem. Physiol. A Physiol. 55, 345–350. doi:10.1016/0300-9629(76)90058-X

Meng, Z.F., 1992. Paleomagnetic results from the Late Permian redbeds along the Hexi Corridor, China. Chin. Sci. Bull. 1452–1456.

Metcalfe, I., Foster, C.B., Afonin, S.A., Nicoll, R.S., Mundil, R., Xiaofeng, W., Lucas, S.G., 2009. Stratigraphy, biostratigraphy and C-isotopes of the Permian–Triassic non-marine sequence at Dalongkou and Lucaogou, Xinjiang Province, China. J. Asian Earth Sci. 36, 503–520.

Mills, A., 1967. Structural and Chemical Organization of Teeth. Elsevier.

Montes, L., Castanet, J., Cubo, J., 2010. Relationship between bone growth rate and bone tissue organization in amniotes: first test of Amprino's rule in a phylogenetic context. Anim. Biol. 60, 25–41.

Müller, J., Li, J.-L., Reisz, R.R., 2008. A new bolosaurid parareptile, *Belebey chengi* sp. nov., from the Middle Permian of China and its paleogeographic significance. Naturwissenschaften 95, 1169–1174. doi:10.1007/s00114-008-0438-0

Muttoni, G., Garzanti, E., Alfonsi, L., Cirilli, S., Germani, D., Lowrie, W., 2001. Motion of Africa and Adria since the Permian: paleomagnetic and paleoclimatic constraints from northern Libya. Earth Planet. Sci. Lett. 192, 159–174.

Ray, S., Botha, J., Chinsamy, A., 2004. Bone histology and growth patterns of some nonmammalian therapsids. J. Vertebr. Paleontol. 24, 634–648. doi:10.1671/0272-4634(2004)024[0634:BHAGPO]2.0.CO;2

Rey, K., Amiot, R., Fourel, F., Rigaudier, T., Abdala, F., Day, M.O., Fernandez, V., Fluteau, F., France-Lanord, C., Rubidge, B.S., others, 2016. Global climate perturbations during the Permo-Triassic mass extinctions recorded by continental tetrapods from South Africa. Gondwana Res.

Ruben, J.A., Jones, T.D., 2000. Selective Factors Associated with the Origin of Fur and Feathers. Am. Zool. 40, 585–596. doi:10.1093/icb/40.4.585

Rubidge, B.S., 2005. 27th Du Toit memorial lecture re-uniting lost continents – Fossil reptiles from the ancient Karoo and their wanderlust. South Afr. J. Geol. 108, 135–172. doi:10.2113/108.1.135

Ruta, M., Botha-Brink, J., Mitchell, S.A., Benton, M.J., 2013. The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 280, 20131865.

Schoch, R.R., 2008. The Capitosauria (Amphibia): characters, phylogeny, and stratigraphy. Palaeodiversity 1, 189–226.

Seebacher, F., 2003. Dinosaur body temperatures: the occurrence of endothermy and ectothermy. J. Inf. 29.

Seymour, R.S., Bennett-Stamper, C.L., Johnston, S.D., Carrier, D.R., Grigg, G.C., 2004. Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem of archosaur evolution. Physiol. Biochem. Zool. PBZ 77, 1051–1067. doi:10.1086/422766

Summers, A.P., 2005. Evolution - Warm-hearted crocs. Nature 434, 833–4. doi:10.1038/434833a

Sushkin, P.P., 1926. Notes on the pre-Jurassic Tetrapoda from Russia. Palaeontol. Hung. 1, 323–344.

Torsvik, T.H., Van der Voo, R., Preeden, U., Mac Niocaill, C., Steinberger, B., Doubrovine, P.V., van Hinsbergen, D.J.J., Domeier, M., Gaina, C., Tohver, E., Meert, J.G., McCausland, P.J.A.,

Cocks, L.R.M., 2012. Phanerozoic polar wander, palaeogeography and dynamics. Earth-Sci. Rev. 114, 325–368. doi:10.1016/j.earscirev.2012.06.007

Vennemann, T.W., Hegner, E., Cliff, G., Benz, G.W., 2001. Isotopic composition of recent shark teeth as a proxy for environmental conditions. Geochim. Cosmochim. Acta 65, 1583–1599. doi:10.1016/S0016-7037(00)00629-3

Viglietti, P.A., Smith, R.M., Angielczyk, K.D., Kammerer, C.F., Fröbisch, J., Rubidge, B.S., 2016. The *Daptocephalus* Assemblage Zone (Lopingian), South Africa: A proposed biostratigraphy based on a new compilation of stratigraphic ranges. J. Afr. Earth Sci. 113, 153–164.

Witmer, L.M., 1995. Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodilians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. J. Morphol. 225, 269–327. doi:10.1002/jmor.1052250304

Yang, Z., Besse, J., 2001. New Mesozoic apparent polar wander path for south China: tectonic consequences. J. Geophys. Res. Solid Earth 1978–2012 106, 8493–8520.

Yuan, W., Yang, Z., 2015. The Alashan Terrane did not amalgamate with North China block by the Late Permian: Evidence from Carboniferous and Permian paleomagnetic results. J. Asian Earth Sci. 104, 145–159.

Zazzo, A., Lécuyer, C., Mariotti, A., 2004a. Experimentally-controlled carbon and oxygen isotope exchange between bioapatites and water under inorganic and microbially-mediated conditions. Geochim. Cosmochim. Acta 68, 1–12. doi:10.1016/S0016-7037(03)00278-3

Zazzo, A., Lécuyer, C., Sheppard, S.M.F., Grandjean, P., Mariotti, A., 2004b. Diagenesis and the reconstruction of paleoenvironments: A method to restore original $\delta^{18}O$ values of carbonate and phosphate from fossil tooth enamel. Geochim. Cosmochim. Acta 68, 2245–2258. doi:10.1016/j.gca.2003.11.009

Zhong, Y.-T., He, B., Mundil, R., Xu, Y.-G., 2014. CA-TIMS zircon U–Pb dating of felsic ignimbrite from the Binchuan section: Implications for the termination age of Emeishan large igneous province. Lithos, Special Issue Permian large igneous provinces: Characteristics, mineralization and paleo-environment effects 204, 14–19. doi:10.1016/j.lithos.2014.03.005

Zhou, C.-F., Wu, S., Martin, T., Luo, Z.-X., 2013. A Jurassic mammaliaform and the earliest mammalian evolutionary adaptations. Nature 500, 163–167. doi:10.1038/nature12429

Figure captions:

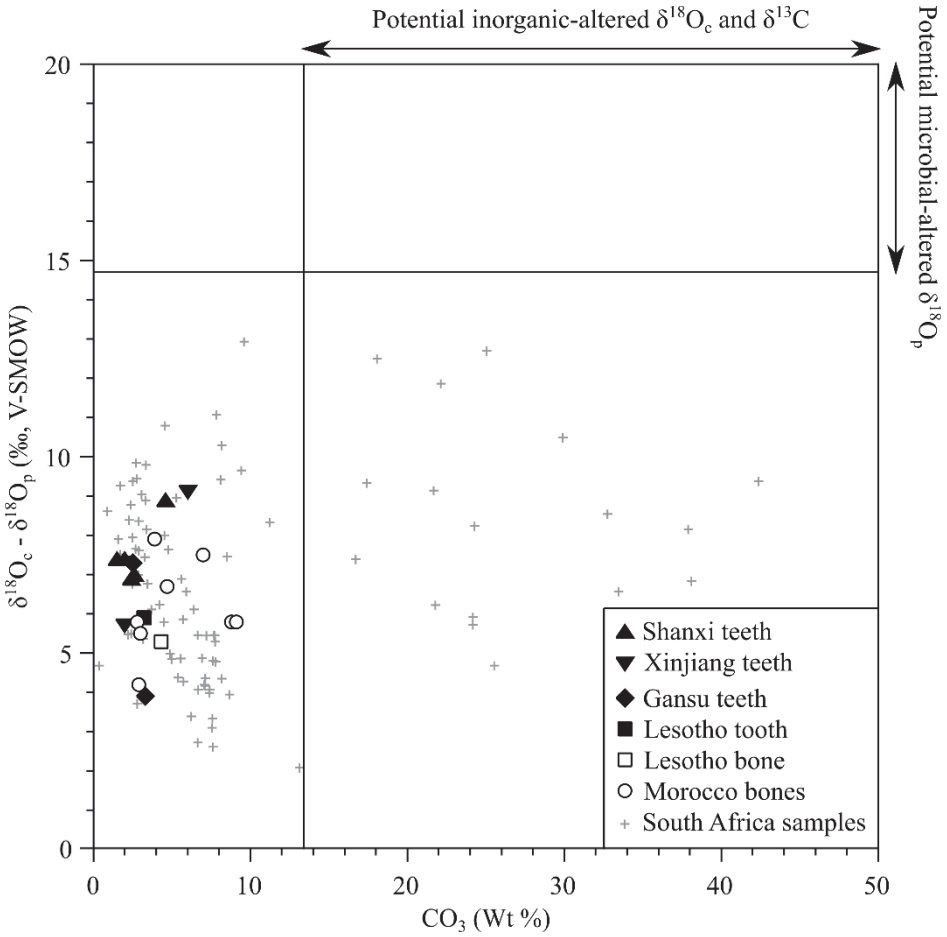


Figure 1: Isotopic preservation assessment

$\delta^{18}O_c$-$\delta^{18}O_p$ differences between teeth and bones plotted against the structural carbonate content (wt%) of apatite. Samples that have $\delta^{18}O_c$-$\delta^{18}O_p$ differences higher than 14.7‰ are considered doubtful regarding a potential diagenetic alteration (see text). For carbonate contents (wt%) higher than 13.4, the $\delta^{18}O_c$ and $\delta^{13}C$ values are considered to be inherited from inorganic diagenetic processes, whereas a too high difference between $\delta^{18}O_c$ and $\delta^{18}O_p$ is interpreted as the result of a microbially-mediated alteration of the apatite phosphate or too high $\delta^{18}O_c$ values resulting from the addition of inorganic carbonate or isotopic exchange with an external source of inorganic carbon. The grey crosses refer to previously published South African bone and tooth samples (Rey et al., 2016).

Figure 2: $\delta^{18}O_p$ differences between Permian therapsids and other tetrapods

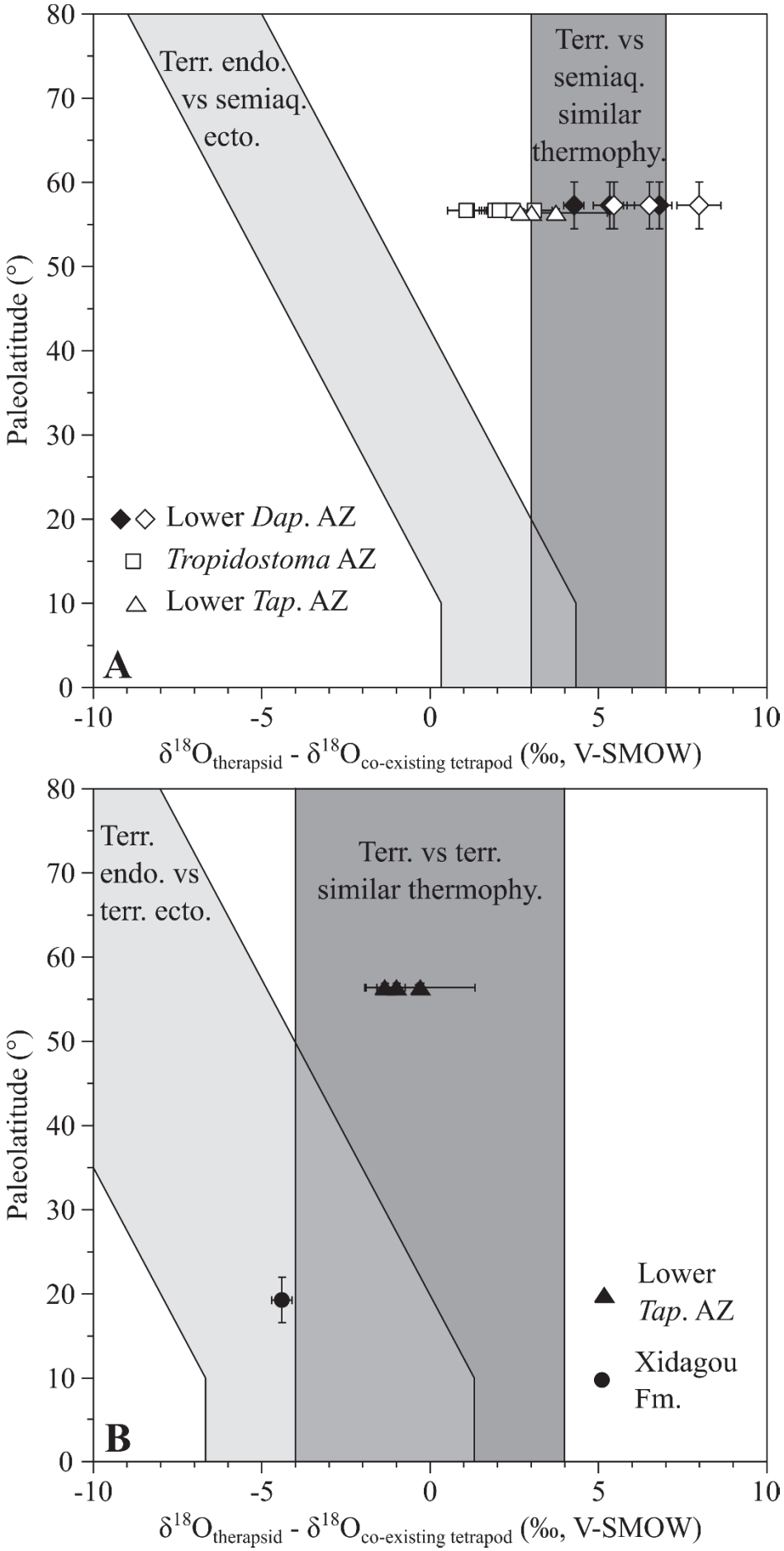
Differences in $\delta^{18}O_p$ values between therapsids and stereospondyls (white symbols) and between therapsids and parareptiles (black symbols) from the same localities are plotted against their corresponding palaeolatitude. A theoretical framework based on modern temperature gradient (0.6°C/°Lat; see Supplementary Information) and phosphate-water-temperature oxygen isotope fractionation (Lécuyer et al., 2013) predicts various $\delta^{18}O_p$ values differences. White symbols refer to therapsids compared to stereospondyls and black symbols refer to therapsids compared to parareptiles. Terr.: terrestrial; semiaq.: semi-aquatic; endo.: endotherm; ecto.: ectotherm; thermophy.: thermophysiology; *Dap*.: *Daptocephalus*; *Tap*.: *Tapinocephalus*.

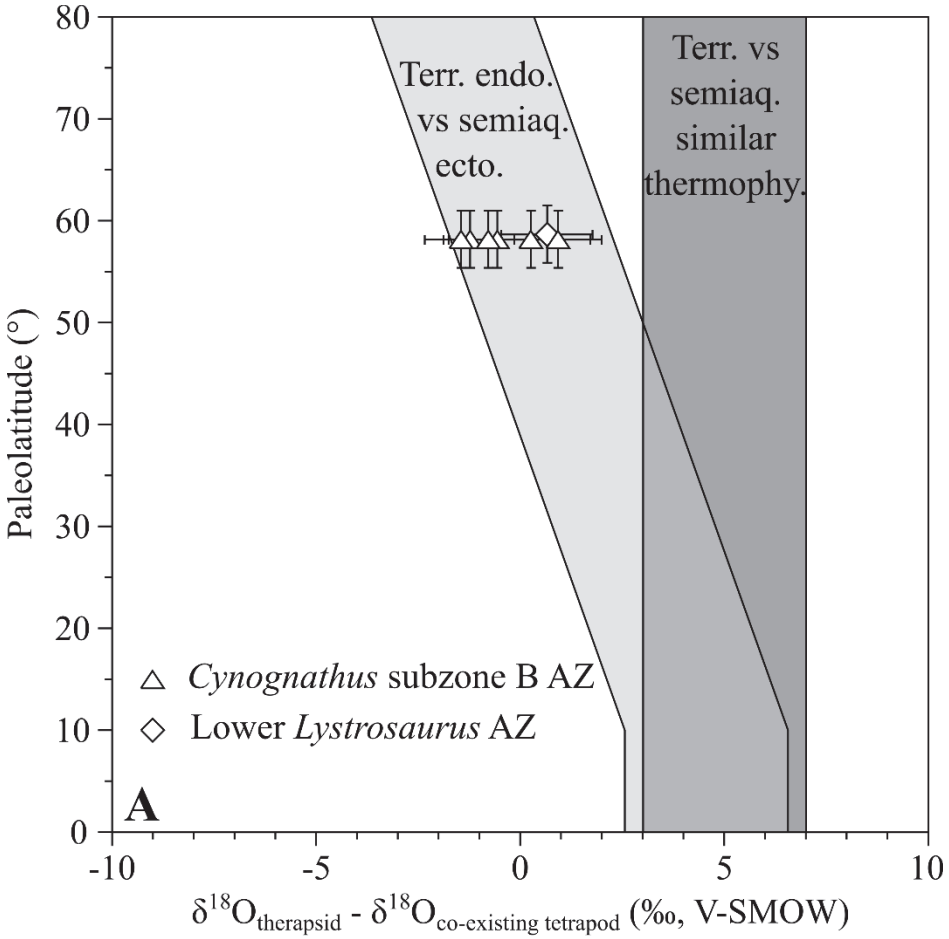
Figure 3: $\delta^{18}O_p$ differences between Early to Middle Triassic therapsids and other tetrapods

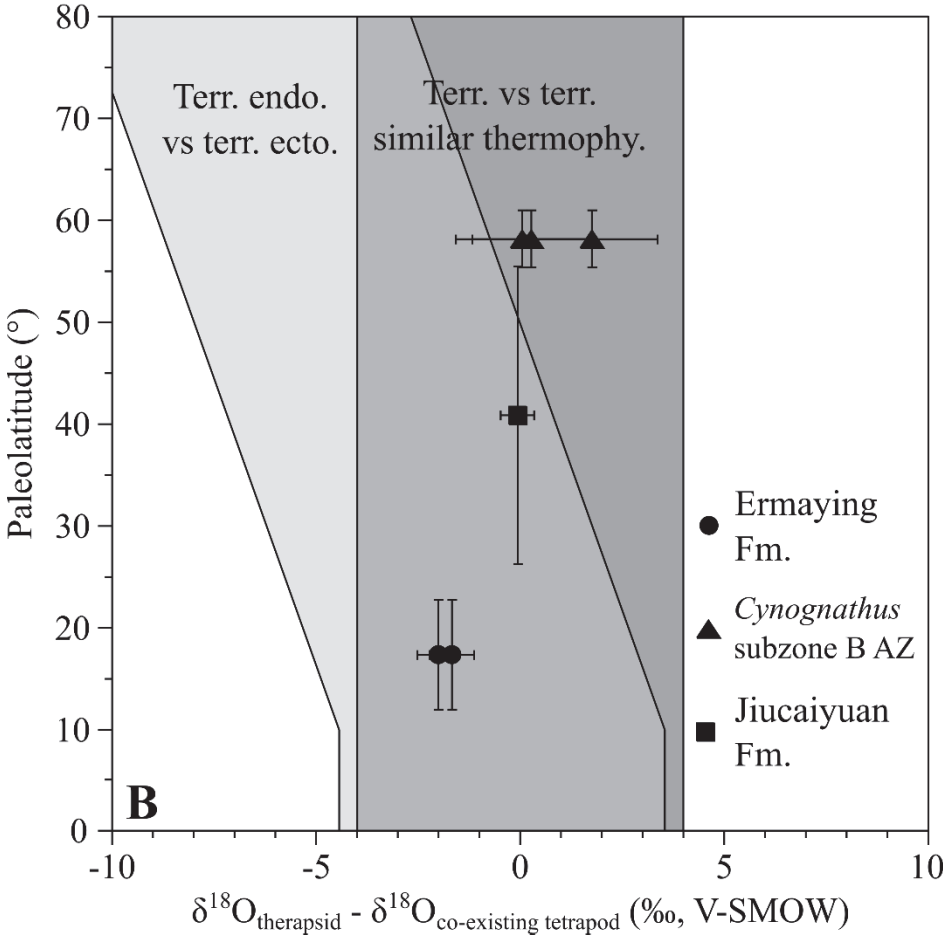
Differences in $\delta^{18}O_p$ values between therapsids and stereospondyls (white symbols) and between therapsids and archosauriforms (black symbols) from the same localities are plotted against their corresponding palaeolatitude. A theoretical framework based on a lower-than-today thermal gradient (0.4°C/°Lat; see Supplementary Information) and phosphate-water-temperature oxygen isotope fractionation (Lécuyer et al., 2013) predicts various $\delta^{18}O_p$ values differences. White symbols refer to therapsids compared to stereospondyls and black symbols refer to therapsids compared to archosauriformes. Terr.: terrestrial; semiaq.: semi-aquatic; endo.: endotherm; ecto.: ectotherm; thermophy.: thermophysiology.

Figure 4: $\delta^{18}O_p$ differences between Middle to latest Triassic therapsids and other tetrapods

Differences in $\delta^{18}O_p$ values between therapsids and stereospondyls (white symbols) and between therapsids and archosauriforms (black symbols) from the same localities are plotted against their corresponding palaeolatitude. A theoretical framework based on a lower-than-today thermal gradient (0.5°C/°Lat; see Supplementary Information) and phosphate-water-temperature oxygen isotope fractionation (Lécuyer et al., 2013) predicts various $\delta^{18}O_p$ values differences. White symbols refer to therapsids compared to stereospondyls and black symbols refer to therapsids compared to archosauriformes. Terr.: terrestrial; semiaq.: semi-aquatic; endo.: endotherm; ecto.: ectotherm; thermophy.: thermophysiology.


Terr. endo. vs semiaq. ecto.
Terr. vs semiaq. similar thermophy.
Lower *Dap*. AZ
Tropidostoma AZ
Lower *Tap*. AZ
A
Paleolatitude (°)
$\delta^{18}O_{therapsid}$ - $\delta^{18}O_{co\text{-}existing\ tetrapod}$ (‰, V-SMOW)
Terr. endo. vs terr. ecto.
Terr. vs terr. similar thermophy.
Lower *Tap*. AZ
Xidagou Fm.
B


Terr. endo. vs semiaq. ecto.
Terr. vs semiaq. similar thermophy.
△ Cynognathus subzone B AZ
◇ Lower Lystrosaurus AZ
A
Paleolatitude (°)
δ18Otherapsid - δ18Oco-existing tetrapod (‰, V-SMOW)


Terr. endo. vs terr. ecto.
Terr. vs terr. similar thermophy.
Ermaying Fm.
Cynognathus subzone B AZ
Jiucaiyuan Fm.
B
Paleolatitude (°)
δ18Otherapsid - δ18Oco-existing tetrapod (‰, V-SMOW)

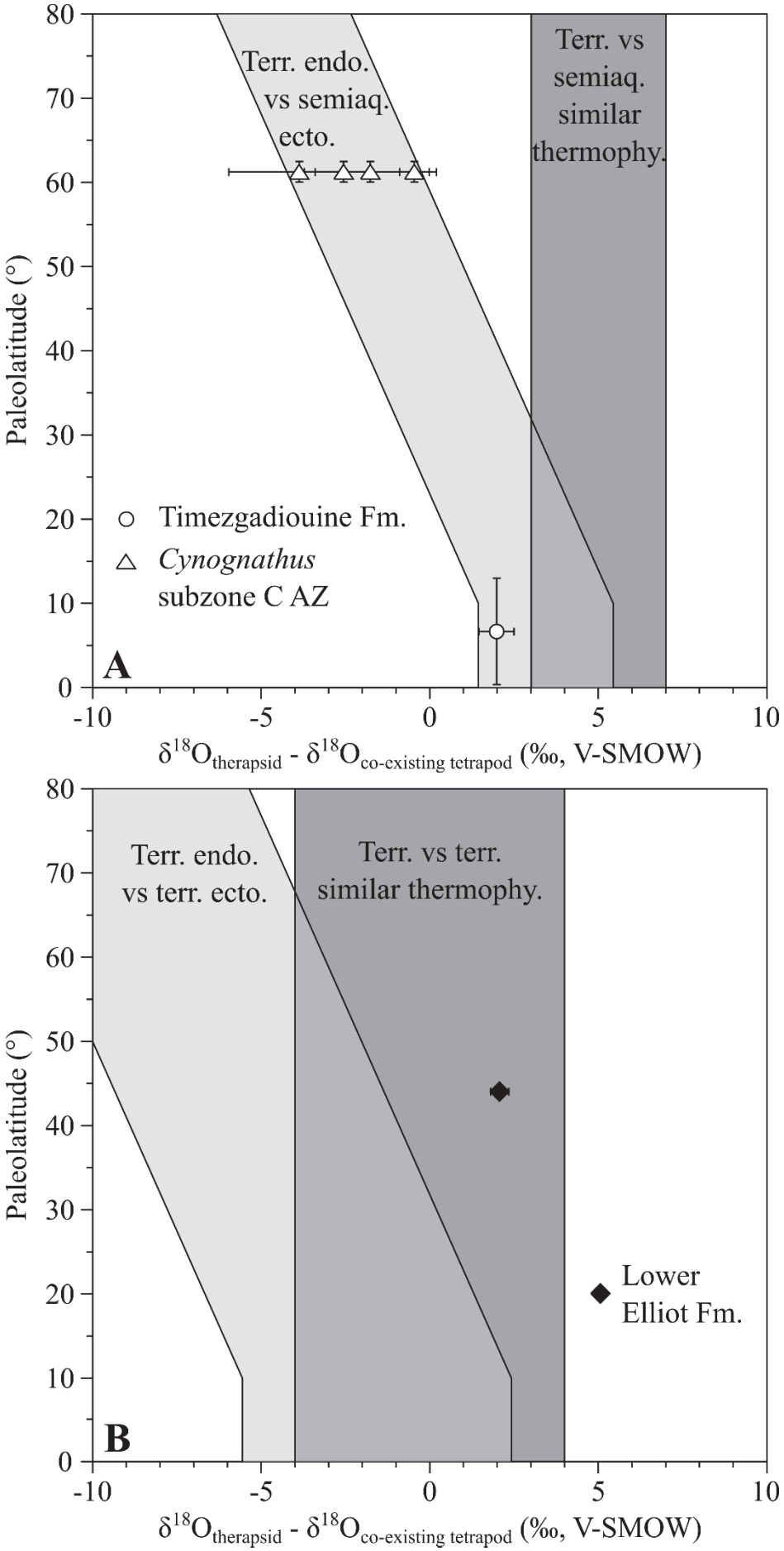
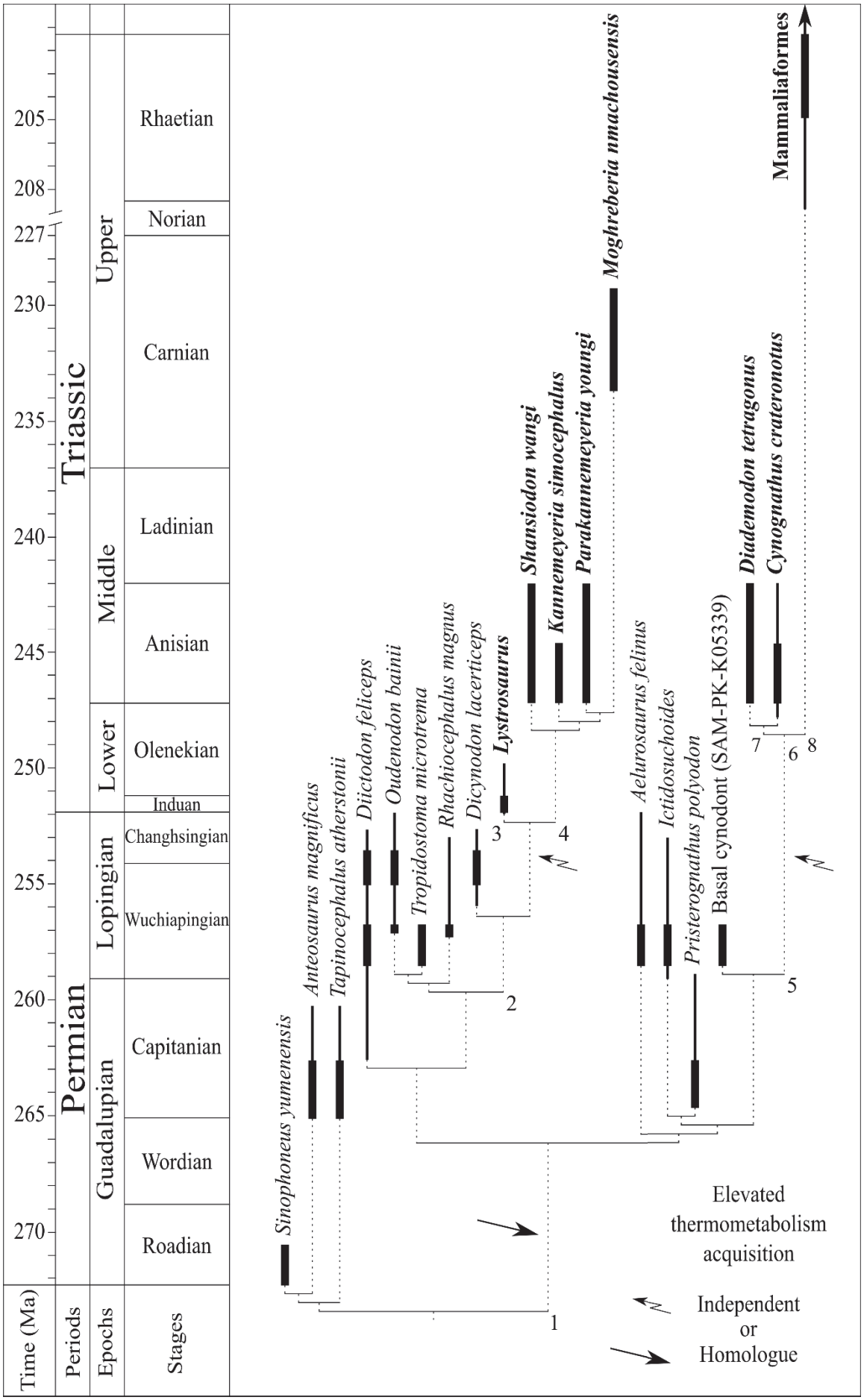

Terr. endo. vs semiaq. ecto.
Terr. vs semiaq. similar thermophy.
Timezgadiouine Fm.
Cynognathus subzone C AZ
A
Paleolatitude (°)
δ18Otherapsid - δ18Oco-existing tetrapod (‰, V-SMOW)
Terr. endo. vs terr. ecto.
Terr. vs terr. similar thermophy.
Lower Elliot Fm.
B
Paleolatitude (°)
δ18Otherapsid - δ18Oco-existing tetrapod (‰, V-SMOW)

Figure 5: Phylogeny of sampled therapsids

Phylogeny of the sampled therapsids plotted alongside a stratigraphic scale, based on proposed therapsid phylogenies (Ruben and Jones, 2000; Hillenius and Ruben, 2004; Gebauer, 2007; Cisneros et al., 2012; Liu, 2013; Ruta et al., 2013) and their biostratigraphic ranges (Kammerer et al., 2011; Kemp, 2012; Ruta et al., 2013; Huttenlocker, 2014; Viglietti et al., 2016). The thickest parts of the bold lines represent the age range uncertainty of the localities where the samples come from. Species identified as endotherm-like are written in bold.

Node numbers refer to clades quoted in the text: 1: Neotherapsida; 2: Dicynodontoidea; 3: Lystrosauridae; 4: Kannemeyeriiformes; 5: Epicynodontia; 6: Eucynodontia; 7: Cynognathia; 8: Probainognathia.


Time (Ma)
Periods
Epochs
Stages
205
208
227
230
235
240
245
250
255
260
265
270
Triassic
Permian
Upper
Middle
Lower
Guadalupian
Lopingian
Rhaetian
Norian
Carnian
Ladinian
Anisian
Olenekian
Induan
Changhsingian
Wuchiapingian
Capitanian
Wordian
Roadian
Sinophoneus yumenensis
Anteosaurus magnificus
Tapinocephalus atherstonii
Diictodon feliceps
Oudenodon bainii
Tropidostoma microtrema
Rhachiocephalus magnus
Dicynodon lacerticeps
Lystrosaurus
Shansiodon wangi
Kannemeyeria simocephalus
Parakannemeyeria youngi
Moghreberia nmachousensis
Aelurosaurus felimus
Ictidosuchoides
Pristerognathus polyodon
Basal cynodont (SAM-PK-K05339)
Diademodon tetragonus
Cynognathus crateronotus
Mammaliaformes
1
2
3
4
5
6
7
8
Elevated thermometabolism acquisition
Independent or Homologue

Supplementary Information

Ecology of sampled tetrapods and its impact on stable oxygen isotope compositions

Prior to interpreting differences between therapsid and associated non-therapsid tetrapod $\delta^{18}O_p$ values in terms of differences in thermophysiologies, ecological traits must be considered as they also affect the oxygen isotope compositions of apatite phosphate. Indeed, $\delta^{18}O_p$ values recorded in phosphatic tissues depend on the animal body temperature, as well as on the oxygen isotope composition of body water, the latter being affected by water turnover rate and isotopic fractionations associated with water loss (Bryant and Froelich, 1995). Indeed, water loss through transcutaneous evaporation, sweat and exhaled water vapour tends to ^{18}O-enrich the remaining body water (Kohn, 1996). This isotopic enrichment is amplified or mitigated depending on the rate of water turnover, which depends itself on the animal ecology. Aquatic and semi-aquatic animals regularly ingest and release large amounts of their environmental water compared to terrestrial ones, which in turn reduces the magnitude of body water ^{18}O-enrichment relative to that of environmental water (Kohn, 1996).

Stereospondyli amphibians

The sampled Stereospondyli amphibian clade (*Almasaurus habbazi*, *Lydekkerina*, *Microposaurus*, *Paracyclotosaurus*, *Rhinesuchus* and *Xenotosuchus*) includes semi-aquatic to aquatic animals (Schoch, 2008). A study dedicated to *Rhinesuchus* palaeohistology concluded that it had a fully aquatic lifestyle (McHugh, 2014), whereas *Lydekkerina*, a basal stereospondyl, was amphibious with a tendency to be terrestrial (Canoville and Chinsamy, 2015).

Pareiasaurid and bolosaurid parareptiles

The sampled parareptiles include the Chinese Bolosauridae, *Belebey chengi*, and the South African Pareiasauria, *Pareiasaurus* and basal pareiasaurs (*Embrithosaurus*, *Nochelosaurus* or *Bradysaurus*; Lee, 1997). The Chinese taxon is considered to have been terrestrial (Berman et al., 2000; Müller et al., 2008), but interpretations of the life habits and habitats of the South Africa pareiasaurs still lack a consensus. According to authors, they are variously considered fully aquatic (Ivakhnenko, 2001), semi-aquatic (Kriloff et al., 2008) or fully terrestrial (Voigt et al., 2010; Canoville et al., 2014). The low $\delta^{18}O_p$ values measured in

both *Pareiasaurus* and *Rhinesuchus* are similar to each other, *Pareiasaurus* having slightly higher $\delta^{18}O_p$ values than *Rhinesuchus* (~1‰), but significantly lower than those measured in therapsids (about 4‰ to 8‰). Considering *Rhinesuchus* as an aquatic ectothermic amphibian (McHugh, 2014), it is suggested that the ectothermic *Pareiasaurus* was also aquatic or semi-aquatic as previously suggested (Ivakhnenko, 2001; Kriloff et al., 2008). In contrast to the semi-aquatic *Pareiasaurus* from the Lower *Daptocephalus* AZ, the *Tapinocephalus* AZ pareiasaurs may have been terrestrial as recently proposed in a study on pareiasaur ecology and based on oxygen and carbon isotope compositions of apatite carbonate(Canoville et al., 2014). Moreover, those authors found no significant differences between therocephalians and pareiasaurs, agreeing with our dataset, and a ~3‰ overlap between pareiasaur and dinocephalian $\delta^{18}O_c$ values, even though most dinocephalian values are several per mil lower than those of pareiasaurs.

Archosauriforms

Archosauriformes are represented by the Erythrosuchidae *Erythrosuchus* and *Shansisuchus* s*hansisuchus*, by the Proterosuchidae '*Chasmatosaurus' yuani*, as well as by an indeterminate basal sauropodomorph dinosaur. Proterosuchid lifestyle is still unresolved, but Botha-Brink and Smith, (2011) favoured a terrestrial rather than an aquatic lifestyle, whereas the erythrosuchids are considered as the largest terrestrial predators of their time (Botha-Brink and Smith, 2011).

Lystrosaurid therapsids

Therapsids are generally considered as terrestrial dwellers (Kemp, 2012) with a few uncertainties such as *Anteosaurus* considered as riparian (Boonstra, 1955, 1962) and *Lystrosaurus* considered by some as semi-aquatic (Canoville and Laurin, 2010).

Because the *Lystrosaurus-Lydekkerina* $\delta^{18}O_p$ difference falls within the same range as the *Kannemeyeria-Xenotosuchus* and *Kannemeyeria-Microposaurus* values from the *Cynognathus* subzone B assemblage, *Lystrosaurus* could be considered as having the same thermophysiology and lifestyle as *Kannemeyeria*, i.e. a terrestrial endotherm (Fig. 2A). Because *Lystrosaurus* may have either been terrestrial (Botha and Smith, 2006) or semi-aquatic (Canoville and Laurin, 2010), it cannot be totally excluded that *Lystrosaurus* shared a similar lifestyle and thermometabolism with the amphibian *Lydekkerina*. If *Lystrosaurus* was indeed semi aquatic, then it could also be predicted to have been an ectotherm.

Given that the thermophysiology of the terrestrial archosauriform '*Chasmatosaurus*' remains unclear, the two similar $\delta^{18}O_p$ values observed in the lower Triassic Jiucaiyuan Fm. of Xinjiang province of China may indicate either that both the lystrosaurid and the proterosuchid shared similar thermometabolism and lifestyle (terrestrial endotherms or terrestrial ectotherms; Fig. 2), or that one of them may have had a lower body temperature. Indeed, compared to low latitudes where ectotherms have slightly lower $\delta^{18}O_p$ values than co-existing endotherms due to differences in metabolic activity and body temperatures, mid latitude ectotherms have even lower body temperatures (reflecting the environmental thermal gradient) resulting in higher $\delta^{18}O_p$ values that mimic those of co-existing endotherms (Amiot et al., 2004). It is worth noting that based on histological features, *Proterosuchus*, had intermediate growth rates, suggesting an intermediate thermometabolism (Botha-Brink and Smith, 2011) that could apply to the Chinese '*Chasmatosaurus*'. Considering a terrestrial lifestyle for the Chinese lystrosaurids (see above), and the conflicting hypotheses of *Lystrosaurus* from South Africa (terrestrial endotherm vs. semi-aquatic ectotherm), the hypothesis for terrestrial endothermy for the lystrosaurids is favoured.

Theoretical curves construction

In order to infer therapsid thermophysiologies based on the $\delta^{18}O_p$ differences between therapsids and the associated fauna, the following theoretical framework is proposed and represented in Figures 1, 2 and 3 as grey areas. These areas are based on the two main factors influencing animal $\delta^{18}O_p$ values: their thermometabolism (here simplified as ectotherm and endotherm) and their lifestyle (here terrestrial and semi-aquatic).

The $\delta^{18}O_p$ value ranges are estimated based on the phosphate-water temperature scale (Lécuyer et al., 2013):

$$T_b = 117.4 - 4.5\ (\delta^{18}O_p - \delta^{18}O_{bw}) \qquad (1)$$

Where T_b corresponds to body temperature, $\delta^{18}O_p$ correspond to the oxygen isotope composition of apatite phosphate, and $\delta^{18}O_{bw}$ correspond to the oxygen isotope composition of body fluids. For endothermic vertebrates, T_b is assumed to be at 37°C, the average T_b of most extant mammals. For ectothermic vertebrates, T_b is assumed here to reflect immediate environmental temperature (T_e). According to equation (1), the $\delta^{18}O_p$ difference between an endotherm and an ectotherm can be expressed as:

$$\delta^{18}O_{p\text{-}endotherm} - \delta^{18}O_{p\text{-}ectotherm} = (T_e\text{-}37)/4.5 + (\delta^{18}O_{bw\text{-}endotherm} - \delta^{18}O_{bw\text{-}ectotherm})$$

Because vertebrate $\delta^{18}O_{bw}$ value depend on their ecology that affects the input-output balance of body water (Luz et al., 1984; Bryant and Froelich, 1995; Kohn, 1996), the difference $\delta^{18}O_{bw\text{-}endotherm} - \delta^{18}O_{bw\text{-}ectotherm}$ will mainly reflects that of their lifestyle (terrestrial, semi aquatic or aquatic), as well as their dependency on the surface water they ingest. Based on Cerling et al. (2008), the $\delta^{18}O_p$ difference between water-dependent and water-independent terrestrial mammals can be up to 4‰. This is illustrated by the light grey ranges 1 and 3 in Supplementary Fig. 1.

This variation in $\delta^{18}O_p$ values can be overprinted by the animal lifestyle, a semi aquatic animal having $\delta^{18}O_p$ value 3‰ lower than that of co-existing water-dependent terrestrial species, and 7‰ lower than that of co-existing water-independent terrestrial one (Supplementary Fig. 1, ranges 2 and 4).

The environmental temperature (T_e) used to approximate ectotherm body temperature (T_b) is estimated based on the present-day relationship between mean air temperature and latitude. Because this latitude-temperature relationship is not valid for low latitudes below about 10° (corresponding to the thermal equators of present-day Earth), we assume a constant temperature between 0° and 10° of latitude.

As a simplification, three periods are considered:

1) The Middle to Late Permian with equatorial sea surface temperatures close to the modern ones (Chen et al., 2013) (~25°C) for which we assume a present-day thermal gradient of 0.6°C/°Latitude (Main text Fig. 1).

2) The Early to Middle Triassic having globally warmer temperatures and a flatter temperature gradient. Based on Trotter et al., (2015), mean equatorial sea surface temperatures were about 10°C higher than Late Permian ones (Trotter et al., 2015) (~35°C). For this time period, we assume a flatter thermal gradient that we arbitrarily set at 0.4°C/°Latitude (Main text Fig. 2).

3) The Middle Triassic to Early Jurassic having globally intermediates temperatures (Trotter et al., 2015) that we set to 30°C with an intermediate gradient of 0.5°C/°Latitude (Main text Fig. 3). Consequently, latitudinal thermal gradients will lead to $\delta^{18}O_{p\text{-}endotherm} - \delta^{18}O_{p\text{-}ectotherm}$ differences varying along with latitude (Supplementary Fig. 1, ranges 1 and 2). This simplified framework is used in this study to predict the following scenarios based on $\delta^{18}O_p$ differences between therapsids and co-existing other tetrapods (Supplementary Fig. 1): Endothermic and terrestrial therapsid vs ectothermic and terrestrial tetrapod (range 1); Endothermic and

terrestrial therapsid vs ectothermic and semi-aquatic tetrapod (range 2); Therapsids and other tetrapods having similar thermophysiologies and lifestyle (range 3); Terrestrial therapsid and semi-aquatic tetrapods having similar thermophysiologies (range 4).

References:

Amiot, R., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Fluteau, F., Legendre, S., Martineau, F., 2004. Latitudinal temperature gradient during the Cretaceous Upper Campanian–Middle Maastrichtian: $\delta^{18}O$ record of continental vertebrates. Earth Planet. Sci. Lett. 226, 255–272. doi:10.1016/j.epsl.2004.07.015

Berman, D.S., Reisz, R.R., Scott, D., Henrici, A.C., Sumida, S.S., Martens, T., 2000. Early Permian bipedal reptile. Science 290, 969–972.

Boonstra, L.D., 1962. The dentition of the titanosuchian dinocephalians. Ann. South Afr. Mus. 46, 57–112.

Boonstra, L.D., 1955. The girdles and limbs of the South African Deinocephalia. Ann. South Afr. Mus. 42, 185–326.

Botha, J., Smith, R.M.H., 2006. Rapid vertebrate recuperation in the Karoo Basin of South Africa following the End-Permian extinction. J. Afr. Earth Sci. 45, 502–514. doi:10.1016/j.jafrearsci.2006.04.006

Botha-Brink, J., Smith, R.M.H., 2011. Osteohistology of the Triassic archosauromorphs *Prolacerta*, *Proterosuchus*, *Euparkeria*, and *Erythrosuchus* from the Karoo Basin of South Africa. J. Vertebr. Paleontol. 31, 1238–1254. doi:10.1080/02724634.2011.621797

Bryant, J.D., Froelich, P.N., 1995. A model of oxygen isotope fractionation in body water of large mammals. Geochim. Cosmochim. Acta 59, 4523–4537. doi:10.1016/0016-7037(95)00250-4

Canoville, A., Chinsamy, A., 2015. Bone microstructure of the stereospondyl *Lydekkerina huxleyi* reveals adaptive strategies to the harsh post Permian-extinction environment. Anat. Rec. 298, 1237–1254. doi:10.1002/ar.23160

Canoville, A., Laurin, M., 2010. Evolution of humeral microanatomy and lifestyle in amniotes, and some comments on palaeobiological inferences. Biol. J. Linn. Soc. 100, 384–406. doi:10.1111/j.1095-8312.2010.01431.x

Canoville, A., Thomas, D.B., Chinsamy, A., 2014. Insights into the habitat of Middle Permian pareiasaurs (Parareptilia) from preliminary isotopic analyses. Lethaia 47, 266–274.

Cerling, T.E., Harris, J.M., Hart, J.A., Kaleme, P., Klingel, H., Leakey, M.G., Levin, N.E., Lewison, R.L., Passey, B.H., 2008. Stable isotope ecology of the common hippopotamus. J. Zool. 276, 204–212. doi:10.1111/j.1469-7998.2008.00450.x

Chen, B., Joachimski, M.M., Shen, S., Lambert, L.L., Lai, X., Wang, X., Chen, J., Yuan, D., 2013. Permian ice volume and palaeoclimate history: Oxygen isotope proxies revisited. Gondwana Res. 24, 77–89. doi:10.1016/j.gr.2012.07.007

Ivakhnenko, M.F., 2001. Tetrapods from the east european placket—Late Paleozoic natural territorial complex. Tr Paleontol Inst Ross Akad Nauk 283, 1–200.

Kemp, T.S., 2012. The origin and radiation of Therapsids, in: Chinsamy-Turan, A. (Ed.), Forerunners of Mammals: Radiation, Histology, Biology. Indiana University Press, Bloomington, pp. 3–28.

Kohn, M.J., 1996. Predicting animal $\delta^{18}O$: Accounting for diet and physiological adaptation. Geochim. Cosmochim. Acta 60, 4811–4829. doi:10.1016/S0016-7037(96)00240-2

Kriloff, A., Germain, D., Canoville, A., Vincent, P., Sache, M., Laurin, M., 2008. Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference. J. Evol. Biol. 21, 807–826. doi:10.1111/j.1420-9101.2008.01512.x

Lécuyer, C., Amiot, R., Touzeau, A., Trotter, J., 2013. Calibration of the phosphate $\delta^{18}O$ thermometer with carbonate–water oxygen isotope fractionation equations. Chem. Geol. 347, 217–226. doi:10.1016/j.chemgeo.2013.03.008

Lee, M.S.Y., 1997. A taxonomic revision of pareiasaurian reptiles: implications for Permian terrestrial palaeoecology. Mod. Geol. 21, 231–298. doi:10.1111/j.1096-3642.1997.tb01279.x

Luz, B., Kolodny, Y., Horowitz, M., 1984. Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water. Geochim. Cosmochim. Acta 48, 1689–1693. doi:10.1016/0016-7037(84)90338-7

McHugh, J.B., 2014. Paleohistology and histovariability of the Permian stereospondyl *Rhinesuchus*. J. Vertebr. Paleontol. 34, 59–68. doi:10.1080/02724634.2013.787429

Müller, J., Li, J.-L., Reisz, R.R., 2008. A new bolosaurid parareptile, *Belebey chengi* sp. nov., from the Middle Permian of China and its paleogeographic significance. Naturwissenschaften 95, 1169–1174. doi:10.1007/s00114-008-0438-0

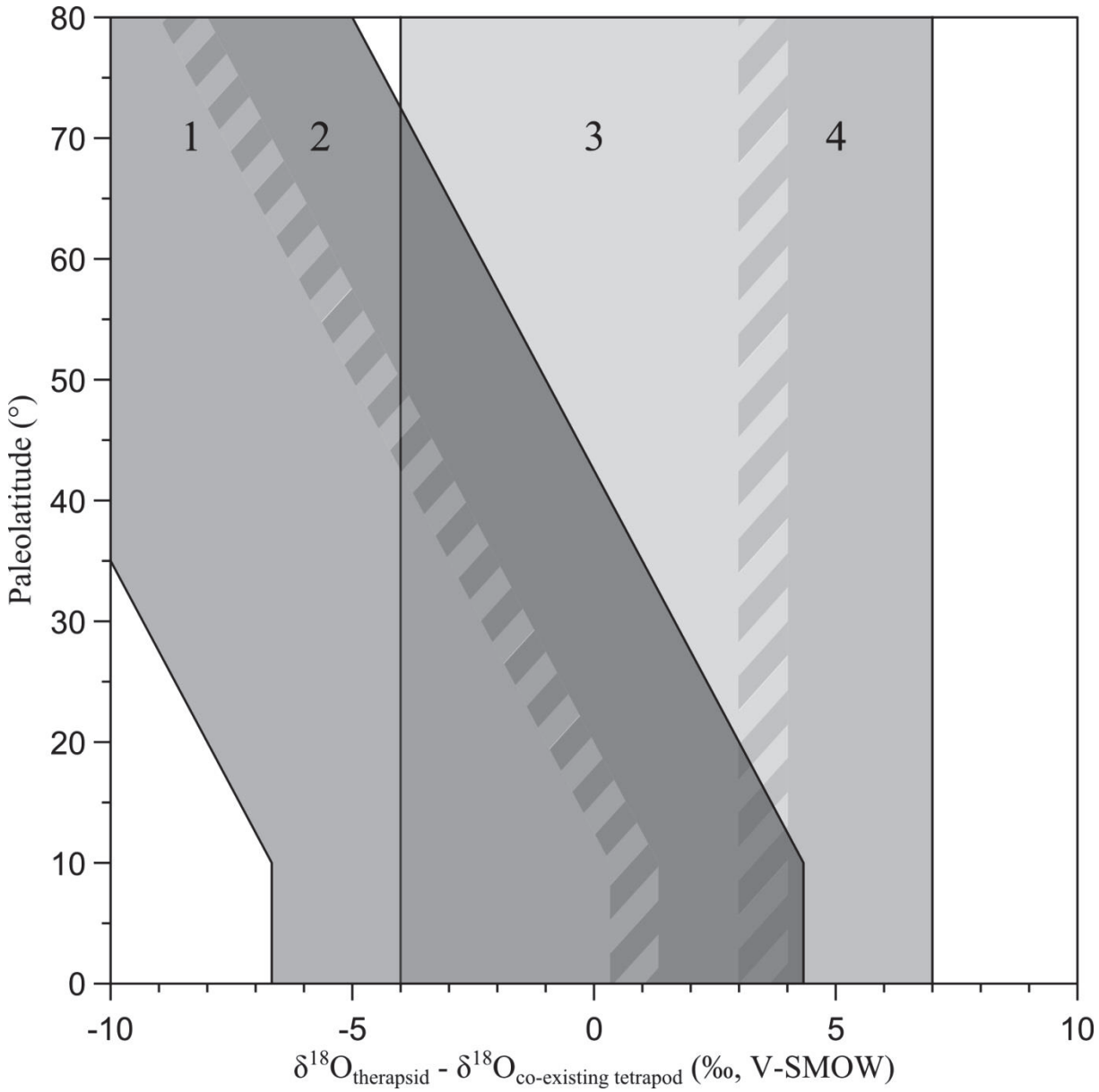
Schoch, R.R., 2008. The Capitosauria (Amphibia): characters, phylogeny, and stratigraphy. Palaeodiversity 1, 189–226.

Trotter, J.A., Williams, I.S., Nicora, A., Mazza, M., Rigo, M., 2015. Long-term cycles of Triassic climate change: a new $\delta^{18}O$ record from conodont apatite. Earth Planet. Sci. Lett. 415, 165–174. doi:10.1016/j.epsl.2015.01.038

Voigt, S., Hminna, A., Saber, H., Schneider, J.W., Klein, H., 2010. Tetrapod footprints from the uppermost level of the Permian Ikakern Formation (Argana Basin, Western High Atlas, Morocco). J. Afr. Earth Sci. 57, 470–478. doi:10.1016/j.jafrearsci.2009.12.003

Supplementary Fig. 1 caption

Expected latitudinal variation of the $\delta^{18}O_p$ difference between vertebrate taxa of various physiologies and ecologies. Based on modern relationships between climate and phosphate-water-temperature oxygen isotope fractionation[1] the following $\delta^{18}O_p$ values differences are predicted: (1) corresponds to a terrestrial endotherm compared to a terrestrial ectotherm; (2) corresponds to a terrestrial endotherm compared to a semi-aquatic ectotherm; The vertical range (3) corresponds to terrestrial animals having similar thermometabolism; (4) corresponds to the difference between a terrestrial and a semi-aquatic animals having a similar thermometabolism.



PARTIE V : EVOLUTION DU CLIMAT AU PERMO-TRIAS

1. Evolution globale du climat au Permo-Trias

La période du Permo-Trias est marquée par d'importants événements climatiques qui se sont traduits par la plus grande extinction de masse à la limite entre le Permien et le Trias, il y a 252 Ma (**Figure 20**) mais également par une autre crise la précédant d'une dizaine de millions d'années (Day et al., 2015). Outre les événements très brefs à l'échelle des temps géologiques, l'évolution du climat au Permo-Trias peut se résumer en trois grandes périodes :

- le Permien avec une tendance au réchauffement passant d'une Terre avec calotte polaire au Permien moyen à une Terre sans calotte au Permien supérieur interprété à partir de la composition isotopique des carbonates de brachiopodes en domaine marin (Korte et al., 2005a; Fielding et al., 2008; Korte et al., 2008) et par le $\delta^{13}C$ de paléosols (Retallack, 2005) et de l'apatite du thérapside *Diictodon feliceps* (Thackeray et al., 1990). La fin du Permien est marquée par des conditions climatiques extrêmement chaudes (Kidder et Worsley, 2004 ; Joachimski et al., 2012 ; Chen et al., 2013) visible par la disparition des glaciers, la désertification des faibles et moyennes latitudes, la conquête par les forêts des hautes latitudes enregistrée par des accumulations de charbon et l'absence de permafrost (Taylor et al., 1992 ; Erwin, 1993 ; Crowell, 1995 ; Ziegler et al., 1997 ; Kidder et Worsley, 2004 ; Korte et Kozur, 2010).

- Le Trias inférieur très chaud et fluctuant, initié par l'événement causant la crise de la fin du Permien, et visible par l'étude d'index stomatique ainsi que de la composition chimique de paléosols pour les continents (Retallack et al., 2011 ; Retallack, 2013), mais également avec le $\delta^{18}O$ de l'apatite des conodontes (Sun et al., 2012 ; Goudemand et al., 2013). L'environnement continental a pu être qualifié comme plus sec qu'au Permien supérieur avec un climat semi-aride et des saisons très marquées (Viglietti et al., 2013).

- Le Trias moyen et supérieur avec les températures extrêmes qui redescendent au cours de l'Anisien et se stabilisent durant le reste du Trias malgré quelques évènements climatiques de moindre ampleur au cours du Trias supérieur enregistrés dans l'étude chimique des paléosols et le $\delta^{18}O$ de l'apatite des conodontes (Retallack, 2013 ; Trotter et al., 2015) ou celui des carbonates de brachiopodes (Korte et al., 2005b).

1.1 Evènement en lien avec l'extinction du Permien moyen

En plus de cette extinction de masse de la fin du Permien, reconnue comme la plus meurtrière, une autre très importante a eu lieu près de 10 Ma avant (**Figure 20**), cependant la période exacte de la crise est assez débattue. Longtemps suggérée comme transitoire entre le Permien moyen (Guadalupien) et supérieur (Lopingien) (Stanley et Yang, 1994 ; Saitoh et al., 2013 ; Zhang et al., 2015), cette extinction de masse a été identifiée par certains auteurs comme ayant eu lieu plus tôt au cours du milieu du Capitanien (Bond et al., 2010a, 2010b, 2015) ou alors à la fin de celui-ci (Chen et al., 2011 ; Kofukuda et al., 2014 ; Day et al., 2015).

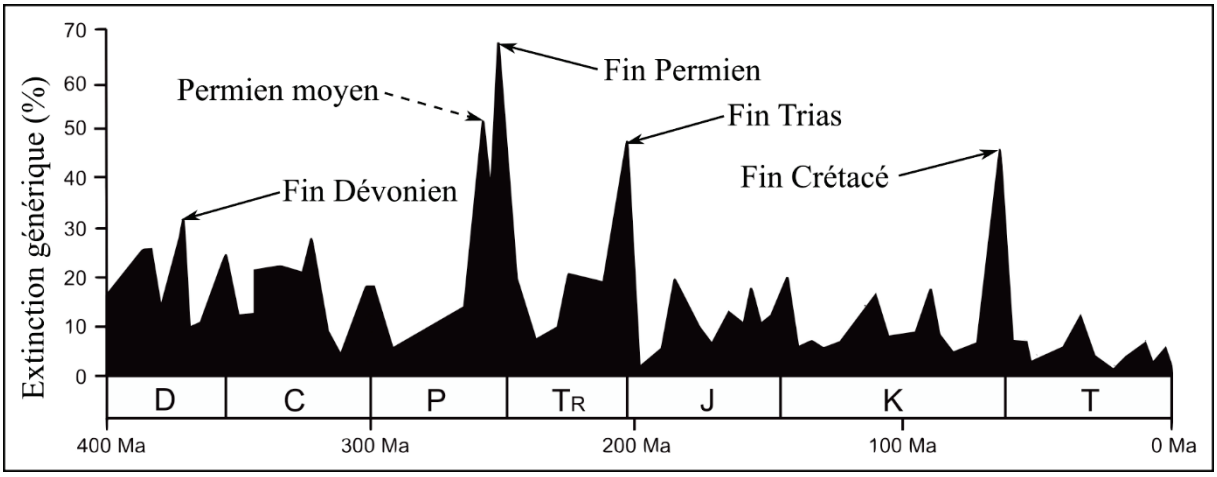


Figure 20 : Taux d'extinction au niveau générique en domaine marin au cours des derniers 400 Ma.

D : Dévonien ; C : Carbonifère ; P : Permien ; Tr : Trias ; J : Jurassique ; K : Crétacé ; T : Tertiare. Les flèches pleines correspondent aux plus grandes extinctions de masse reconnues. La flèche en pointillé correspond à la crise du Permien moyen. D'après Bond et Wignall (2014).

- Importance de l'extinction

L'importance de cette crise sur la faune et la flore est encore assez mal identifiée et alors que certains auteurs parlent d'une crise de même intensité que les grandes crises majeurs (Stanley et Yang, 1994 ; Bond et al., 2010b ; McGhee et al., 2013), d'autres considèrent cet évènement comme seulement une période de faible diversité spécifique (Yang et al., 2000 ; Clapham et al., 2009 ; Groves et Wang, 2013 ; Jost et al., 2014 ; Clapham, 2015). Cette extinction a eu des effets à la fois aux hautes et basses latitudes (Bond et al., 2015), que ce soit en Chine du Sud (Bond et al., 2010b), situé au niveau de l'équateur, en Afrique du Sud (Day et al., 2015) ou en Antarctique (Retallack et al., 2006), situés aux hautes latitudes.

Le domaine marin est particulièrement touché avec les foraminifères fusulines (à plus de 80% d'extinction de genres en Russie et en Chine du Sud, Bond et al., 2010b), les brachiopodes (principalement en hautes latitudes ; Shen et Shi, 2002, 2004), la majorité des coraux, avec 80% des rugueux et 99% des tabulaires en Chine du Sud (Wang et Sugiyama, 2001), ainsi que les ammonoïdes (Brayard et al., 2009). Les continents n'ont pas échappé aux effets provoquant la crise et plusieurs groupes se sont éteints à ce moment avec la disparition de plusieurs espèces chez les plantes dans la plupart des grands groupes de l'époque (Shen, 1995 ; Stevens et al., 2011), mais également les vertébrés avec entre 74% et 80% des genres qui disparaissent et notamment l'extinction total des thérapsides dinocéphales (Retallack et al., 2006 ; Sahney et Benton, 2008 ; Day, 2013 ; Day et al., 2015).

- Causes avancées de l'extinction

L'ampleur d'un tel événement d'extinction a été interprétée comme résultant de modifications environnementales et climatiques au niveau mondial et plusieurs facteurs, seuls ou couplés, auraient pu causer cette extinction.

Volcanisme

Le volcanisme et les gaz qui sont relâchés jouent un rôle important sur le climat. En effet, l'émission de gaz tel que le CO_2 augmentent à moyen terme (Archer, 2005) l'effet de serre induisant une augmentation plus ou moins brusque de la température moyenne de l'air et des océans. A plus court terme, l'émission de gaz comme le SO_2 va limiter les apports en énergie lumineuse au niveau du sol, baissant ainsi à la fois les températures de plusieurs degrés et la production de sucre chez les plantes par photosynthèse. Cette limitation de la photosynthèse entraîne la diminution des ressources primaires de tout le réseau trophique se concluant par une extinction dans tous les groupes vivants. De plus, tant que du SO_2 est produit par le volcanisme (Thordarson et Self, 2003), des pluies acides induisent une baisse du pH des sols accentuant la baisse de productivité primaire (Kockum et al., 2006).

Dans le cas de la fin du Guadalupien, un fort volcanisme a été mis en évidence avec la présence des trappes d'Eimeshan en Chine du Sud. L'émission de laves et gaz a duré pendant près de 2 Ma avec une estimation d'environ 300000 km³ de laves rejetées (Ali et al., 2005) et se serait terminée il y a 259,1±0,5 Ma (Zhong et al., 2014), et estimée proche ou à la limite Guadalupien-Lopingien, elle datée à 259,8±0,4 Ma (Cohen et al., 2013). Plusieurs études ont mis en avant que cet événement de volcanisme est lié à l'extinction de masse à la fois en

domaines continental et marin (Sephton et al., 2002 ; Zhou et al., 2002 ; Wignall et al., 2009 ; Bond et Wignall, 2014 ; Day et al., 2015).

Relâchement de méthanes

Le méthane est un gaz à effet de serre plus de 20 fois plus puissant que le CO_2 (Archer, 2007 ; Archer et al., 2009) et qui s'oxyde rapidement en ce dernier (Cicerone et Oremland, 1988). Outre la forme gazeuse, le méthane peut se retrouver combiné avec de l'eau sous forme solide en hydrates de méthane (Hitchon, 1974), aussi appelé clathrates de méthane, lorsque les pressions sont suffisantes et que la température est assez basse (Kvenvolden, 1993). Ainsi, on peut retrouver des clathrates de méthane dans les sédiments du fond des océans, au niveau des talus continentaux ou sous la surface des pergélisols (Kvenvolden, 1988 ; Majorowicz et al., 2014). Une déstabilisation des clathrates par une augmentation de température entraîne le relargage du méthane sous forme gazeuse dans l'atmosphère, amplifiant par ce fait l'augmentation des températures (Kvenvolden, 1993).

Une autre source de méthane provient de celui adsorbé au sein des niveaux de houilles (charbon bitumineux, anthracite), résultat de l'enfouissement et de la dégradation de matière organiques fossiles par des microorganismes (Woese et al., 1990 ; Rice, 1993). Ce méthane reste piégé dans les charbons sauf en cas de dégradation de ces derniers par oxydation lors d'un contact avec l'air par mise à l'affleurement ou alors par combustion qui peut se produire par l'intrusion de dykes (McElwain et al., 2005 ; Retallack et Jahren, 2008). Le seul moyen d'observer des pics de méthanes ayant eu lieu dans le passé est d'étudier la variation du $\delta^{13}C$ au cours du temps. En effet, le méthane possède des valeurs de $\delta^{13}C$ très négatives, d'environ -60‰ pour les clathrates marins (Krull et al., 2000 ; Berner, 2002) et de -40‰ pour celui des niveaux houilleux (Clayton, 1998). De telles valeurs et une déstabilisation rapide permettent d'observer dans le registre fossile d'importants pics négatifs des valeurs de $\delta^{13}C$ (Krull et al., 2000 ; Krull et Retallack, 2000 ; Isozaki et al., 2007a, 2007b ; Svensen et al., 2009).

L'hypothèse de combustion des niveaux de houilles a été mise en avant comme facteur de l'extinction de masse par Retallack et Jahren (2008), mais Sheldon et al. (2014) remettent en cause cette hypothèse pour la fin du Capitanien dû à l'absence d'observation d'un très fort réchauffement dans les séries sédimentaires étudiées.

Anoxie marine

L'anoxie est l'absence d'oxygène dans tout ou partie de la colonne d'eau. Cela peut se produire lorsque l'apport en oxygène dissout devient inférieur à la consommation par les bactéries aérobies qui oxydent la matière organique ou lorsque du méthane est libéré de la croûte et fixe l'oxygène par oxydation (Ruppel, 2011). Une baisse d'apport en oxygène dissout à la base de la colonne d'eau peut être due à un faible renouvellement d'eau et une stagnation des masses d'eaux (Isozaki, 1997). De fortes températures peuvent également diminuer le taux d'oxygène dans l'eau car sa solubilité décroit avec l'augmentation de la température (Garcia et Gordon, 1992) et que des températures élevées tendent à créer une colonne d'eau stratifiée avec un apport presque nul en oxygène dans le bas de la colonne (Bopp et al., 2002 ; Keeling et Garcia, 2002 ; Sarmiento, 2013).

Au cours des temps géologiques, il est possible d'identifier dans les sédiments les événements d'anoxie marine grâce à des couches où la matière organique n'a pas été dégradée et où il n'y a aucune trace de fixations, de déplacements ou d'enfouissements causée par une faune benthique vivant à l'interaction entre l'eau et le sédiment.

A la fin du Capitanien, des événements d'anoxies marines ont été identifiés au moins au niveau de l'équateur en Chine du Sud (Weidlich, 2002; Detian et al., 2013; Saitoh et al., 2013). Cependant Sheldon et al. (2015) soulignent que certaines zones ne présentaient pas d'événements anoxiques (Wignall et al., 2010 ; Bond et al., 2015), et qu'il est peu probable qu'une anoxie marine soit la cause d'une extinction continentale sur les végétaux et les animaux.

Régression marine globale

Les épisodes de régressions marines ont principalement un impact sur les faunes restreintes aux faibles profondeurs et vivant près du fond (Bond et al., 2010b). Les causes de ces régressions peuvent être liées à un stockage de l'eau sous forme solide sur les continents lors des épisodes de refroidissement ou alors un possible élargissement du bassin océanique lorsque les continents sont tous réunis (Ward, 2000).

Dans le cas du Capitanien, la plupart des groupes marins qui se sont éteints vivaient en zone peu profonde et un événement de régression a été démontré à cette période (Jin et al., 1994 ; Hallam et Wignall, 1999 ; Tong et al., 1999 ; Yue et Yugan, 2000 ; Isozaki et al., 2008 ; Saitoh et al., 2013) comme étant l'un des plus important de tout le phanérozoïque (Haq et Schutter, 2008). Cependant, Bond et al. (2010b) débattent de l'implication de la régression dans l'extinction de masse car elle semblerait avoir lieu postérieurement à l'extinction.

1.2 Événement en lien avec l'extinction à la limite Permo-Trias

Contrairement à la crise du Capitanien, l'extinction de la fin du Permien est beaucoup plus étudiée et contrainte dans le temps. Cependant, la limite est datée soit d'il y a 252,17 ± 0,06 Ma (Cohen et al., 2013) soit d'il y a 251,90 ± 0,02 Ma (Burgess et al., 2014) et plusieurs événements d'extinction ont été mis en avant avec deux phases en domaine marin (Song et al., 2013) et trois dans le domaine continental (Smith et Botha-Brink, 2014).

- Importance de l'extinction

Cette crise est la plus meurtrière jamais enregistrée avec des pertes variant selon les estimations et les espèces (Benton, 2003 ; Crasquin et Forel, 2010). Dans les océans, la récente étude de Song et al. (2013) estime à 57 % la perte spécifique en domaine marin lors de la première phase qu'ils ont observé. Cette perte comprend toutes les espèces planctoniques étudiées ainsi que des groupes benthiques comme des algues, coraux rugueux, radiolaires et des fusulines chez les foraminifères. Parmi les espèces ayant survécu à cette pemière phase, ils ont estimés une perte de 71 % des espèces, principalement des espèces fixées, lors d'une seconde phase d'exinctions. La somme des deux phases ramène le taux d'extinction aux alentours de 87 %, ce qui est cohérent avec les autres estimations comme celle de Shen et al. (2011) aux alentours de 85 %. Chez les ostracodes marins, le taux d'extinction spécifique varie selon les sections étudiées entre 74 % et 100 % et se produit à la toute fin du Permien avec un retour des faunes au cours de l'Olénékien sur les plateformes et seulement au Trias Moyen pour les environnements plus profonds (Crasquin et Forel, 2014).

Sur les continents, les vertébrés ont également subi de nombreuses pertes avec 36 % des familles d'amphibiens, 53 % des familles d'amniotes dont la totalité des pareiasaures, des gorgonopsiens et des biarmosuchiens (Benton et al., 2013). Il est à noter que parmi les espèces ayant passé la limite Permo-Trias, la moitié des familles étaient éteintes à la fin de l'Induen, 1 Ma après la crise, montant l'estimation au niveau spécifique d'environ 80-90 % chez les tétrapodes (Benton, 2015a). Pour ce qui est des plantes, le taxon emblématique de la fin du Permien, *Glossopteris*, disparaît complètement à la suite de la crise (McLoughlin et al., 1997).

- Causes avancées de l'extinction

Dans le cas de la crise Permo-Trias, l'intensité de l'extinction a pour la plupart du temps été interprétée comme une combinaison de facteurs concomitants, plus nombreux et intenses que pour la crise de la fin du Capitanien (**Figure 21**).

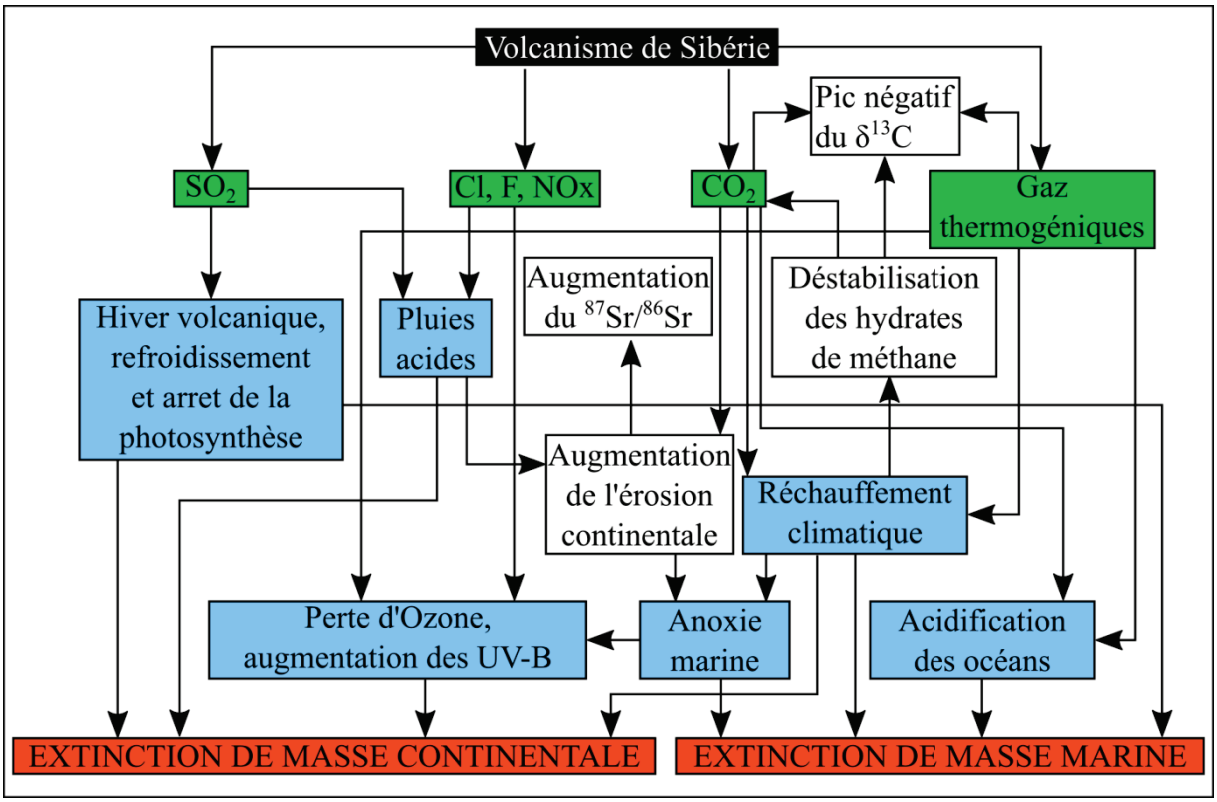


Figure 21 : Schéma résumant les relations de causes-conséquences entre le volcanisme de Sibérie et les extinctions de masse continentale et marine.

Le vert représente les gaz émis par le volcanisme ; le bleu représente les facteurs directs d'extinctions. D'après Bond et Wignall, 2014.

Volcanisme

L'hypothèse d'un volcanisme intense comme cause de la crise majeure à la fin du Permien est principalement soutenue par la présence des trapps de Sibérie dont l'âge d'intensité maximal est estimé à 252 Ma environ (Reichow et al., 2009 ; Svensen et al., 2009), ce qui coïnciderait avec un pic d'extinction (Shen et al., 2011). Ce volcanisme aurait émis entre 7000 et 22400 Gt de carbone dans l'atmosphère (Cui et al., 2013) pour environ 4 millions de km^3 de roches magmatiques sur une surface de près de 7 millions km^2 (Ivanov, 2007 ; Ivanov et al., 2013 ; Sobolev et al., 2011) formant ainsi les trapps continentales les plus grandes connues. Ce volcanisme en coulée a pu être associé à du volcanisme pyroclastique (nuée ardente) provoquant la libération de forte quantité de gaz dans l'air, avec des estimations de 6300-7800 Gt de soufre, 3400-8700 Gt de chlore et 7100-13660 Gt de fluor (Black et al., 2012).

Ces très fortes productions de gaz ont favorisé le blocage des rayons du soleil, limitant la photosynthèse, ainsi que des pluies acides et une destruction de la couche d'ozone expliquant ainsi l'extinction observée en domaine continental (Bond et Wignall, 2014). Comme expliqué

précédemment, les autres gaz dégagés comme le CO_2 ont provoqué un réchauffement favorisant les anoxies et l'acidification des océans participant à l'extinction marine (**Figure 21**).

Relâchement de méthanes

Comme pour l'extinction du Capitanien, l'implication de clathrates de méthanes dans la crise biologique est assez débattue. L'implication de ces clathrates serait passée par l'important volcanisme et plus particulièrement par la combustion de niveau houilleux par l'écoulement des laves en Sibérie (Grasby et al., 2011 ; Ogden et Sleep, 2012 ; Sheldon et al., 2014). Malgré un pic négatif des valeurs de $\delta^{13}C$ de 5 ‰ à 7 ‰ en domaine marin (Wignall et al., 1998 ; Riccardi et al., 2007 ; Grasby et Beauchamp, 2008) et de -15 ‰ à -9 ‰ en domaine continental (MacLeod et al., 2000), traduisant l'injection de carbone léger dans l'atmosphère, l'hypothèse de la déstabilisation des clathrates est rejetée (Bond et Wignall, 2014) car le pic négatif a duré trop longtemps (environ 0,5 Ma ; Korte et al., 2010) par rapport à un pic de méthane beaucoup plus rapide.

Une troisième hypothèse est le rôle mineur joué par les hydrates car précédemment libérés en partie lors de l'extinction de la fin du Capitanien, la partie restante était trop peu importante pour avoir causé un pic négatif d'au moins 5‰ (Majorowicz et al., 2014).

Anoxie et acidification marine

Interprétées comme causées par l'intense volcanisme de Sibérie, de l'anoxie et de l'acidification océanique ont été observées à la fin du Permien (Wignall et Twitchett, 1996 ; Grice et al., 2005 ; Payne et al., 2010 ; Clapham et al., 2013 ; Song et al., 2014 ; Hinojosa et al., 2012). Ces deux phénomènes sont le résultat de l'émission de CO_2 par le volcanisme qui va d'une part créer un réchauffement global (Benton et Newell, 2014), et limiter l'oxygénation des eaux favorisant des niveaux anoxiques, et d'autre part l'acidification par la dissolution du CO_2 dans l'eau (**Figure 21**).

L'anoxie a sans doute joué un rôle mineur dans l'extinction (Isozaki, 1997 ; Nielsen et Shen, 2004 ; Algeo et al., 2011 ; Dustira et al., 2013) d'un part due à sa présence discontinue dans le temps et l'espace (Clapham et al., 2013) mais également à son association aux très fortes températures rendant la vie proche de la surface des océans impossible. Alors que les fortes températures ont eu raison des organismes d'eaux peu profondes, les organismes qui se sont réfugiés en eaux plus profondes ont soufferts de l'anoxie. Seule une petite couche intermédiaire permettait la survie de quelques groupes intolérants aux fortes températures et faibles

oxygénations. Dans le reste de la colonne d'eau, seules les quelques espèces qui supportaient les fortes chaleurs ou l'anoxie ont pu survivre (Song et al., 2014).

L'étude des terres rares sur des microbialites a montré que les environnements en eaux peu profondes n'étaient pas encore soumis à des conditions anoxiques juste après la crise biologique (Collin et al., 2015).

Concernant l'acidification, l'étude des isotopes stables du calcium des carbonates marins et des conodontes montre un pic négatif autour de la limite permo-triasique (Hinojosa et al., 2012). Comme ce pic est enregistré à la fois par les sédiments carbonatés et les phosphates d'apatite des conodontes, il n'est pas possible que ce pic soit causé par un changement de la minéralogie des carbonates de calcite à aragonite, mais par une acidification globale des océans (Hinojosa et al., 2012).

Cette acidification est également liée à des excursions négatives dans le $\delta^{13}C$ des carbonates et de la matière organique dont les valeurs indiqueraient une origine volcanique (Payne et al., 2010 ; Cui et al., 2013). En plus de l'acidification des océans, l'étude du taux de vanilline et d'acide vanillique, des produits de dégradation de la lignine (Bugg et al., 2011) dont le passage du premier au second n'est possible qu'à des pH supérieurs à 5 (Kunc, 1971), dans des sédiments du Permien terminal et du début du Trias, des Alpes du Sud en Italie supporte l'idée de phases de forte acidification sur les continents avec des pH inférieurs à 4 (Sephton et al., 2015). Cependant, malgré la forte injection de CO_2 par le volcanisme, une forte acidification de l'océan nécessaire à une extinction de masse de la faune marine ne serait possible que si le taux d'injection de CO_2 dans l'atmosphère, puis dans les océans, est assez rapide (Kershaw et al., 2012).

2. Climat au Trias

Les modifications climatiques entrainant la crise ne se sont pas stoppées avec la fin de l'extinction de masse et le Trias Inférieur est marqué par des conditions environnementales proche de celles ayant initiées la crise biologique.

Alors que certaines espèces ont pu se diversifier juste après la crise comme des conodontes (Orchard, 2007) ou ammonoïdes (Brayard et al., 2009), plusieurs groupes subissaient encore des extinctions dû à l'instabilité des écosystèmes que ce soit dans les océans (Payne et al., 2011) ou sur les continents (Benton et al., 2004 ; Irmis et Whiteside, 2011). Une restauration complète et stable des écosystèmes ne s'est pas faite avant environ 8-9 Ma après la limite (Looy et al., 2001 ; Erwin, 2001 ; Payne et al., 2011 ; Meyer et al., 2011 ; Irmis et Whiteside, 2011), probablement lié au temps nécessaire à la restructuration des écosystèmes

ainsi qu'aux conditions environnementales encore perturbées par les émissions volcaniques de Sibérie (Reichow et al., 2009 ; Chen et Benton, 2012). Ceci se traduit géochimiquement dans le registre sédimentaire marin par des variations fortes et rapides du $\delta^{13}C$ qui ne se stabilise qu'à partir de Trias Moyen, environ 5 Ma après la crise (Payne et al., 2004 ; Tong et al., 2007 ; Shen et al., 2011) et interprétés à plusieurs reprises comme des épisodes d'anoxies expliquant le retard de la reconquête des niches après la crise (Grasby et al., 2013 ; Wei et al., 2015 ; Lau et al., 2016).

Cette interprétation est en accord avec les analyses du $\delta^{18}O$ du phosphate des appareils masticateurs des conodontes sur cette période qui permet une estimation des températures des eaux de surfaces. Celles-ci varient très peu au cours du Trias Inférieur et restent très élevées avec des estimations aux alentours de 36-38°C (Sun et al., 2012 ; Goudemand et al., 2013). C'est à partir du début du Trias Moyen que ces températures semblent diminuer, mais tout en restant supérieures aux conditions du Permien supérieur (Trotter et al., 2015), et qui semblent perdurer pour tout le reste du Trias.

3. Données isotopiques continentales vs marines – Cas de l'Afrique du Sud

La majorité des études sur l'évolution du climat au Permo-Trias provient du domaine marin, ce qui peut s'expliquer par une plus forte rareté de séries continues continentales. Un exemple contradictoire de grande série continentale continue est celle du bassin du Karoo en Afrique du Sud qui présente un intervalle de temps entre le Permien moyen et le Trias Moyen.

A partir du très grand nombre de fossiles de vertébrés retrouvés dans ces couches sédimentaires, nous avons pu étudier les variations climatiques de cette époque en Afrique du Sud au travers des valeurs de $\delta^{18}O$ et $\delta^{13}C$ d'apatite de ces vertébrés (**Annexe 3**). La suite de cette thèse correspond à un article que j'ai pu rédiger sur le sujet et qui a été publié dans le journal *Gondwana Research*.

Alors que plusieurs groupes de vertébrés ont été analysés (thérapsides, archosauriformes, stéréospondyles, pareisauridés), seuls les thérapsides ont été utilisés pour mettre en place des courbes de variations des valeurs de $\delta^{18}O$ et $\delta^{13}C$ car contrairement aux autres groupes, ils sont représentés dans la quasi-totalité des gisements échantillonnés.

Les différents résultats obtenus de ces analyses ont montré que :

- Les variations significatives des valeurs de $\delta^{18}O$ et $\delta^{13}C$ reflètent celles obtenues par les différentes études en domaine marin (conodontes, carbonates). Cette information indique que malgré une précision temporelle moindre qu'en milieu marin, les données

en domaine continental sont tout à fait utilisables pour étudier le climat passé, et cela même pour des périodes de temps aussi anciennes.

- En terme de température de l'air, la composition isotopique de l'oxygène a permis de montrer une augmentation rapide de +8 °C vers la fin du Wuchiapingien. Ce pic de température se produit au sein d'une tendance à la baisse des températures entre le Capitanien et la fin du Permien.
- A la fin du Permien, un fort et rapide réchauffement de +16 °C a eu lieu et les températures continuèrent d'augmenter tout au long du Trias inférieur pour finir par rediminuer, vers des valeurs similaires à celle du Permien supérieur, au cours de l'Anisien.
- Ces deux évènements d'augmentations de températures sont probablement la conséquence des forts volcanismes ayant eu lieu à la fin du Capitanien et du Permien, formant respectivement les trapps d'Emeishan et de Sibérie.
- Les valeurs de $\delta^{13}C$ reflètent en partie les fluctuations des valeurs du $\delta^{13}C$ atmosphérique. Les différences observées étant probablement causées par des variations de l'humidité de l'air montrant une phase d'aridification à la suite de la limite Permo-Trias.

Gondwana Research 37 (2016) 384–396

Contents lists available at ScienceDirect

Gondwana Research

journal homepage: www.elsevier.com/locate/gr

Global climate perturbations during the Permo-Triassic mass extinctions recorded by continental tetrapods from South Africa

Kévin Rey [a,*], Romain Amiot [a], François Fourel [a], Thomas Rigaudier [b], Fernando Abdala [c], Michael O. Day [c], Vincent Fernandez [c,d], Frédéric Fluteau [e], Christian France-Lanord [b], Bruce S. Rubidge [c], Roger M. Smith [c,f], Pia A. Viglietti [c], Bernhard Zipfel [c], Christophe Lécuyer [a,1]

[a] CNRS UMR 5276, Université Claude Bernard Lyon 1 and Ecole Normale Supérieure de Lyon, 2, Rue Raphaël Dubois, 69622 Villeurbanne Cedex, France
[b] Centre de Recherches Pétrologiques et Géochimiques (CRPG), UMR CNRS 7358, Vandoeuvre les Nancy 54501 France
[c] Evolutionary Studies Institute, School of Geosciences, University of the Witwatersrand, P. Bag 3, WITS 2050, Johannesburg, South Africa
[d] European Synchrotron Radiation Facility (ESRF), Grenoble, France
[e] Institut de Physique du Globe de Paris, 2 place Jussieu, F-75005 Paris, France
[f] Iziko South African Museum of Cape Town, P.O. Box 61, Cape Town, 8000, South Africa

ARTICLE INFO

Article history:
Received 29 July 2015
Received in revised form 14 September 2015
Accepted 15 September 2015
Available online 23 October 2015

Handling Editor: I.D. Somerville

Keywords:
Permo-Triassic
Paleoclimate
Stable isotopes
Vertebrate apatite
Karoo Basin

ABSTRACT

Several studies of the marine sedimentary record have documented the evolution of global climate during the Permo-Triassic mass extinction. By contrast, the continental records have been less exploited due to the scarcity of continuous sections from the latest Permian into the Early Triassic. The South African Karoo Basin exposes one of the most continuous geological successions of this time interval, thus offering the possibility to reconstruct climate variations in southern Laurasia from the Middle Permian to Middle Triassic interval. Both air temperature and humidity variations were estimated using stable oxygen ($\delta^{18}O_p$) and carbon ($\delta^{13}C_c$) isotope compositions of vertebrate apatite. Significant fluctuations in both $\delta^{18}O_p$ and $\delta^{13}C_c$ values mimic those of marine records and suggest that stable isotope compositions recorded in vertebrate apatite reflect global climate evolution. In terms of air temperature, oxygen isotopes show an abrupt increase of about +8 °C toward the end of the Wuchiapingian. This occurred during a slight cooling trend from the Capitanian to the Permo-Triassic boundary (PTB). At the end of the Permian, an intense and fast warming of +16 °C occurred and kept increasing during the Olenekian. These thermal fluctuations may be related to the Emeishan (South China) and Siberian volcanic paroxysms that took place at the end of the Capitanian and at the end of the Permian, respectively. Vertebrate apatite $\delta^{13}C_c$ partly reflects the important fluctuations of the atmospheric $\delta^{13}C$ values, the differences with marine curves being likely due to the evolution of local humidity. Both the oxygen and carbon isotope compositions indicate that the PTB was followed by a warm and arid phase that lasted 6 Ma before temperatures decreased, during the Late Anisian, toward that of the end-Permian. Environmental fluctuations occurring around the PTB that affected both continental and marine realms with similar magnitude likely originated from volcanism and methane release.

© 2015 International Association for Gondwana Research. Published by Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The End-Permian mass extinction is repeatedly shown to be the largest and most devastating, with estimates varying between 57–83% of marine genera (Raup and Sepkoski, 1982; Erwin, 1993; Sepkoski, 1996; Bambach et al., 2002; Alroy, 2008, 2010; McGhee et al., 2013) and 70% of continental tetrapod families (Maxwell, 1992), with extinctions in both realms appearing in several cases to occur in pulses (Song et al., 2013; Smith and Botha-Brink, 2014) over a total duration of 96 thousand to several hundred thousand years (Mundil et al., 2004; Huang et al., 2011, 2012; Smith and Botha-Brink, 2014). Plant species also suffered from this event with, for example, the extinction of the seed fern *Glossopteris* replaced by a *Dicroidium*-dominated flora (McLoughlin et al., 1997).

The causes of the end-Permian mass extinction event have been widely discussed. Most authors agree on climatic deterioration due to the release of several gasses into the atmosphere by volcanic activity that formed the Siberian Traps (Retallack and Jahren, 2008; Grasby et al., 2011; Sobolev et al., 2011; Sanei et al., 2012). Several authors suggested concomitant events such as a significant release of methane from both permafrost and marine clathrates (De Wit et al., 2002; Heydari and Hassanzadeh, 2003; Ryskin, 2003; Retallack et al., 2003) or from coal-

* Corresponding author at: CNRS UMR 5276, Université Claude Bernard Lyon 1 and Ecole Normale Supérieure de Lyon, 2, Rue Raphaël Dubois, 69622 Villeurbanne Cedex, France.
E-mail address: kevin.rey@univ-lyon1.fr (K. Rey).
[1] Also at Institut Universitaire de France.

http://dx.doi.org/10.1016/j.gr.2015.09.008
1342-937X/© 2015 International Association for Gondwana Research. Published by Elsevier B.V. All rights reserved.

bed cross-cut by igneous intrusions (McElwain et al., 2005; Retallack et al., 2006; Retallack and Jahren, 2008). Using stable carbon isotope compositions of paleosol carbonate nodules, Ward et al. (2005) interpreted the Permo-Triassic crisis as a progressive environmental degradation rather than an instantaneous event. In the oceans, large sustained anoxia has been reported and is considered to have at least partly triggered the marine extinction (Isozaki, 1997; Nielsen and Shen, 2004; Algeo et al., 2011; Dustira et al., 2013). The evidence from geographically disparate areas and diverse environments is highly supportive of global warming (Benton and Newell, 2014).

Another mass extinction occurring at the Guadalupian–Lopingian Boundary (GLB), about 10 Ma before the Permo-Triassic Boundary (PTB), has been identified (Stanley and Yang, 1994). The intensity and duration of this extinction event is uncertain, some authors ranking it alongside the five major Phanerozoic mass extinction events (Stanley and Yang, 1994; Bond et al., 2010) whereas others only considered it as a low diversity point (Yang et al., 2000; Clapham et al., 2009; Groves and Wang, 2013). During the GLB, several species became extinct whether they lived at low or high latitudes (Bond et al., 2015) either in oceans or continents (Bond et al., 2010). On continents, the extinction affected plants with some turnover in South China (Bond et al., 2010), in South Africa, and in Antarctica (Retallack et al., 2006) and eventually a few vertebrate species with the extinction of the dinocephalian tetrapods (Retallack et al., 2006; Sahney and Benton, 2008; Day, 2013; Day et al., 2015). Several causes have been reported to explain these extinctions, including the Emeishan basalt flood in South China (Sephton et al., 2002; Zhou et al., 2002; Wignall et al., 2009), marine anoxia (Weidlich, 2002; Detian et al., 2013; Saitoh et al., 2013), methane outburst (Retallack et al., 2006; Retallack and Jahren, 2008) or even global marine regression (Jin et al., 1994; Hallam and Wignall, 1999; Yue and Yugan, 2000; Saitoh et al., 2013).

This study aims to investigate the climatic perturbations of these two events through the analysis of stable oxygen and carbon isotope compositions of continental vertebrate apatite. The oxygen isotope composition ($\delta^{18}O$) of vertebrate apatite (bone, teeth) reflects both the $\delta^{18}O_{bw}$ value of the animal body water and its body temperature. For most terrestrial vertebrates, the ingested oxygen comes from drinking meteoric water or plant water, (D'Angela and Longinelli, 1990; Kohn et al., 1996). The oxygen isotope composition of meteoric water ($\delta^{18}O_{mw}$) depends on climatic parameters such as air temperature, hygrometry, and amount of precipitation (Dansgaard, 1964; Grafenstein et al., 1996; Fricke and O'Neil, 1999), thus vertebrates indirectly record the climatic conditions of their environment in their phosphatic tissues. It is noted, however, that the $\delta^{18}O_w$ value of surface waters can differ from that of precipitation as a result of local earth surface processes such as evaporation, addition of soluble dust, and mixing with other water sources, thus complicating the interpretations in terms of climatic reconstructions. Using empirically derived phosphate–water oxygen isotope fractionation equations, it is thus possible to estimate the $\delta^{18}O_{mw}$ value, and related local mean air temperatures (T_{air}) provided that the ancient $\delta^{18}O_{mw}$–T_{air} relationship did not differ significantly from that of the present-day. The carbon isotope composition ($\delta^{13}C_c$) of vertebrate apatite mainly reflects that of the animal's diet with ^{13}C-enrichments varying among animals, being most likely as a result of different digestive physiologies (DeNiro and Epstein, 1978; Quade et al., 1992; Passey et al., 2005). Herbivorous animals have apatite $\delta^{13}C_c$ values reflecting that of their herbivorous diet, whereas carnivorous forms have carbon isotope compositions reflecting the $\delta^{13}C$ value of the flesh of their prey. The prey tissue itself reflects the $\delta^{13}C$ value of their plant diet with a flesh-plant ^{13}C-enrichment of about $1 \pm 1‰$ (Barnes et al., 2007). In turn, plants have carbon isotope compositions mainly controlled by their photosynthetic pathway (see Ehleringer and Monson (1993) for a review).

The C_3 pathway is the most common, occurring in all trees, most shrubs and herbs, and grasses in regions with a cool growing season. Today, C_3 plants have a mean $\delta^{13}C$ value of −27‰ (range from −35‰ to −22‰). Abiotic factors indirectly influence the carbon isotope compositions of C_3 plants by affecting leaf stomatal conductance, which in turn constrains the amount of CO_2 diffusion through plant epidermis. Variations in sunlight intensity, water volume and osmotic stress, local temperature and pCO_2 produce variations in the $\delta^{13}C$ values of C_3 plants (reviewed in Ehleringer and Monson, 1993).

Therefore, variations in $\delta^{13}C_c$ values in vertebrate apatite reflect both variations in atmospheric $\delta^{13}C$ values and that of local humidity. C_4 photosynthesis operates in grasses from regions with a warm growing season, and in some sedges and dicotyledons. Finally, crassulacean acid metabolism (CAM) occurs in succulent plants. Because C_4 and CAM plants only appeared during the Cenozoic and were apparently absent in Permian and Triassic ecosystems, they are not considered relevant to this study.

The Main Karoo Basin of South Africa records both the Capitanian and end-Permian extinction events within a single near-continuous sequence. We analyzed tetrapod tooth apatite from tetrapod fossils from the Beaufort Group, spanning five Permian and four Triassic biozones (Hancox et al., 1995; Rubidge, 1995; Shishkin et al., 1995; Neveling et al., 2005; Rubidge, 2005). The rocks of the Beaufort Group, the earliest non-marine sequence in the Karoo retroarc foreland system (Catuneanu et al., 1998; Smith and Ward, 2001; De Kock and Kirschvink, 2004; Ward et al., 2005; Botha and Smith, 2007; Coney et al., 2007; Fildani et al., 2009; Botha-Brink et al., 2014), preserve an uninterrupted record from the Middle Permian to the Middle Triassic (Ochev and Shishkin, 1989; Hancox et al., 1995; Rubidge, 1995; Hancox and Rubidge, 1996). They were deposited mainly under fluvial, but also lacustrine conditions, under a semi-arid climate (Smith et al., 1993; Smith, 1995; Rubidge et al., 2000; Retallack et al., 2003). A diverse vertebrate fauna that includes therapsids, amphibians, archosauromorphs and parareptiles, has been recovered from this sedimentary succession and the bones of some of these were sampled for geochemical studies.

In this study, apatite from the bones and teeth of therapsids, erythrosuchids, pareiasaurids and temnospondyls were analyzed for their oxygen and carbon isotope compositions, which are interpreted as proxy for atmospheric temperature variations, as well as relative humidity. Results were compared to marine carbonate $\delta^{13}C$ curves in order to distinguish between the local changes in Karoo Basin environments (arid or humid) from the global trends (temperature, pCO_2) and also to discuss the factors that triggered these changes.

2. Material and methods

2.1. Sampling

A total of 39 teeth and 97 bones were sampled from 116 fossil individuals and analyzed for the stable oxygen isotope composition of phosphate group, oxygen and carbon isotope compositions of carbonate group and carbonate content in apatite. Sampled specimens from the collections of Iziko South African Museum in Cape Town and the Evolutionary Studies Institute, University of the Witwatersrand comprise Therapsida, Archosauromorpha, Pareiasauridae and Temnospondyli recovered from 17 farm localities (Fig. 1). Fossil samples from each locality are attributed to one of nine biozones (supplementary material; Rubidge, 2005), for which radiometric dates provide absolute temporal constraints (Rubidge et al., 2013; Day et al., 2015). More information on locality attribution to their biozones are provided in supplementary material.

Calculation of paleogeographic coordinates of the sampling sites was made using the Apparent Polar Wander Path of Gondwana (Torsvik et al., 2012). This APWP was constructed using a selection of the best paleomagnetic poles available calculated on a 10 Ma window. Paleolatitudes and associated uncertainties are shown in

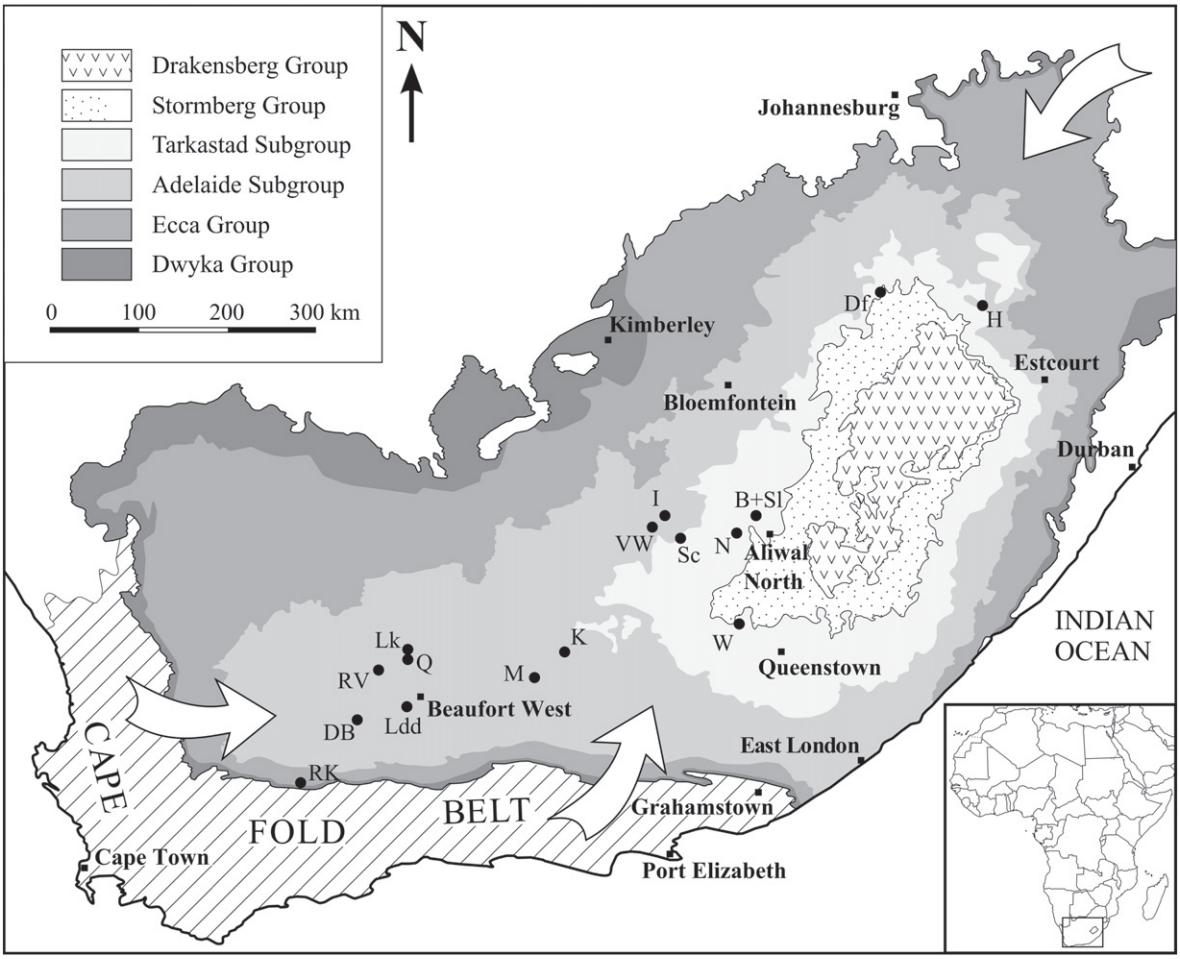


Fig. 1. Distribution map of studied Permian and Triassic tetrapod-bearing localities reported along with the main lithostratigraphic units of the Main Karoo Basin bordering with the Cape Fold Belt. The white arrows illustrate the possible sediment origins and water supplies of the three areas. B: Bethel; DB: Die Bad; Df: Driefontein; H: Harrismith Commonage; I: Inhoek; K: Klipfontein; Ldd: La-de-da; Lk: Leuuw Kloof; M: Matjeshoek; N: Nooitgedacht; Q: Quaggafontein; RK: Ruiters Kop; RV: Ryers Valley; Sc: Schalkwykskraal; Sl: Slootkraal; VW: Van Wyksfontein; W: Wilgerkloof.

supplementary material. These uncertainties depend on the quality and number of magnetic poles used to build the APWP.

2.2. Stratigraphic correlations

All sampled localities have been positioned within a stratigraphic and geochronological framework (Fig. 2) and correlated to the marine stages using the absolute ages accepted by the International Commission on Stratigraphy (Cohen et al., 2013), with the exceptions of the Permo-Triassic and Guadalupian–Lopingian boundaries considered to be 251.90 ± 0.02 Ma and 259.1 ± 0.5 Ma in age as calculated by Burgess et al. (2014) and Zhong et al. (2014), respectively. Permian biozone ages are taken from Day et al. (2015). The end of the *Dicynodon* AZ is characterized by the last appearance datum (LAD) of *Dicynodon* and *Daptocephalus* (see van der Walt et al., 2010), which is correlated with the PTB in the lower part of the Palingkloof Member (Smith, 1995, Ward et al., 2005)). As absolute dates have not yet been determined for the rocks of the Triassic middle and upper Beaufort, age determination has been achieved by biostratigraphic correlation with Laurasian sequences (see Hancox et al., 1995; Rubidge, 2005; Abdala and Ribeiro, 2010).

2.3. Analytical techniques

To measure the oxygen isotope composition of the apatite phosphate group, we used acid dissolution and anion-exchange resin to isolate the phosphate ions according to a protocol derived from the original method published by Crowson et al. (1991) and slightly modified by Lécuyer et al. (1993). Silver phosphate was quantitatively precipitated in a thermostatic bath set at a temperature of 70 °C. After filtration, washing with double deionized water, and drying at 50 °C, an aliquot of 300 μg of Ag_3PO_4 was mixed with 300 μg of nickelized carbon in a silver reaction capsule. Silver phosphate was then reduced into CO to measure its $^{18}O/^{16}O$ ratio according to the protocol developed by Lécuyer et al. (2007) and Fourel et al. (2011). Each sample was heated at 1450 °C by pyrolysis using a VarioPYROcube EA system (Elementar™) interfaced to an IsoPrime isotope ratio mass spectrometer working in continuous flow mode at the UMR CNRS 5276 LGLTPE, University Claude Bernard Lyon 1. Isotopic compositions are quoted in the standard δ notation relative to V-SMOW. Silver phosphate precipitated from standard NBS120c (natural Miocene phosphorite from Florida) was repeatedly analyzed ($\delta^{18}O = 21.66 \pm 0.22‰$; n = 25) along with the silver phosphate samples derived from the tetrapod remains. For the oxygen and carbon isotope analysis of apatite carbonate, about 10 mg of enamel, dentine or bone powder was pre-treated according to the procedure of Koch et al. (1997). Powders were washed with a 2% NaOCl solution to remove organic matter. Powders were then rinsed five times with double deionized water and air-dried at 40 °C during 24 h. 0.1 M Acetic acid was then added to remove potential secondary carbonate. After 24 h of acid digestion, the powder was rinsed again five times with double deionized water and air-dried at 40 °C during 24 h. The powder/solution ratio was kept constant at 0.04 g mL^{-1} for

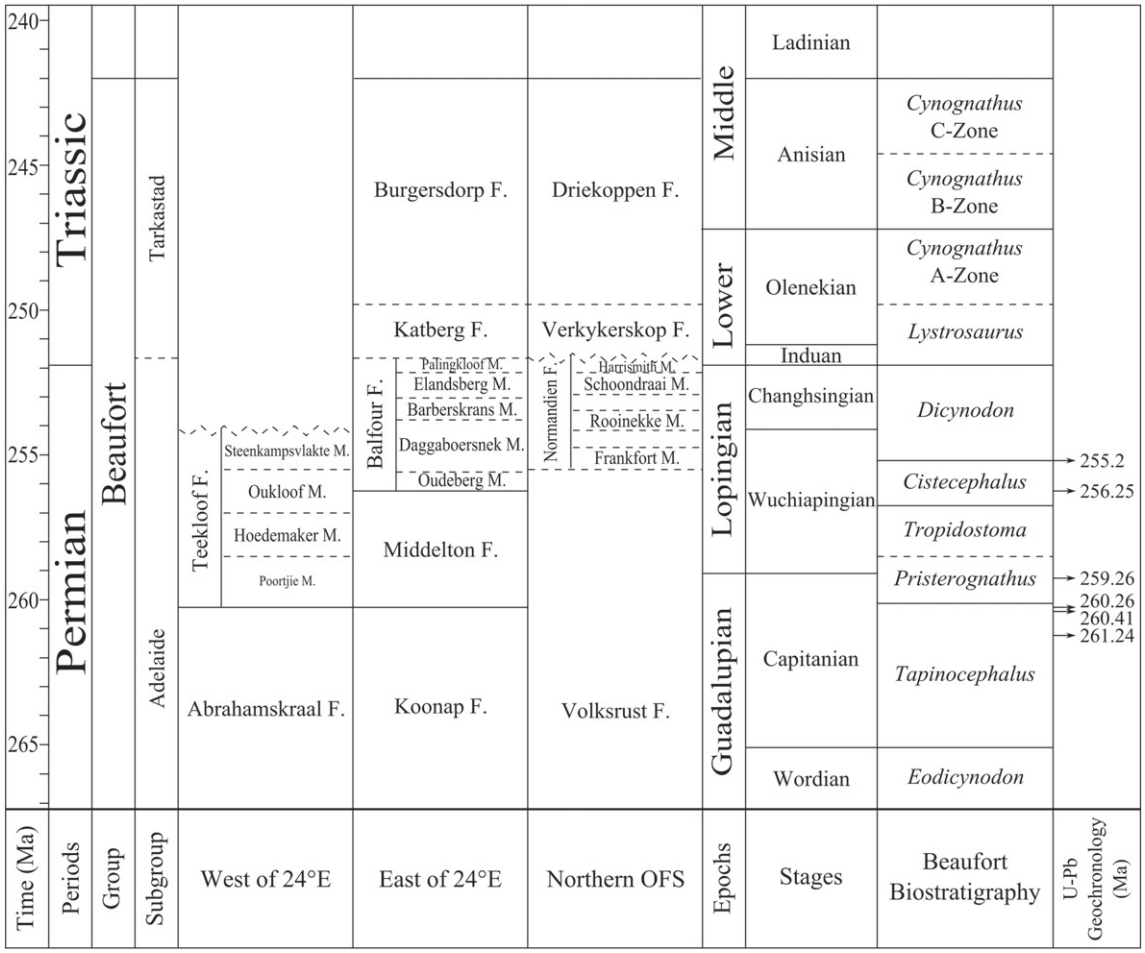


Fig. 2. Integrated stratigraphic chart of the Main Karoo Basin and tentatively correlated to the Assemblage zones and the marine stages based on Hancox et al. (1995), Rubidge (2005), Abdala and Ribeiro (2010), Rubidge et al. (2013) and Day et al. 2015. Boundaries without absolute ages are represented with dashed lines. F.: Formation; M.: Member.

both treatments. Stable isotope ratios were determined by using an auto sampler Gasbench coupled to a Thermo Scientific MAT253 isotope ratio mass spectrometer (IRMS) at the CRPG UMR 7358 CNRS-UL, Vandoeuvre les Nancy. For each sample, an aliquot between 2 and 4 mg of pre-treated apatite was reacted with 2 mL of supersaturated orthophosphoric acid at 70 °C for at least 5 h under a He atmosphere before starting 10 measurement cycles of the isotopic composition of the produced CO_2 with a Finnigan MAT 253 continuous flow isotope ratio mass spectrometer. Isotopic compositions are quoted in the delta notation in ‰ relative to V-PDB for carbon and converted to V-SMOW for oxygen. All sample measurements were adjusted to the internal reference calibrated on the international standards IAEA CO-1, IAEA CO-8 and NBS 19.

3. Results

For each sample, the isotopic composition of oxygen, phosphate ($\delta^{18}O_p$) and carbonate ($\delta^{18}O_c$), and carbon ($\delta^{13}C_c$), as well as the carbonate content in weight percent are reported in supplementary material. The $\delta^{18}O_p$ values of all tetrapods range from −0.5‰ to +13.6‰ V-SMOW. After discarding values corresponding to samples that were likely affected by diagenetic alteration (see Discussion section), as well as one outlier (sample SA50) having both oxygen and carbon isotope compositions significantly different (at 95% confidence interval) than other samples from the same age, the remaining values were plotted against their age as bulk values in Fig. 3 and averages of the four represented taxonomic groups in Fig. 4 (Therapsida, Temnospondyli, Archosauromorpha and Pareiasauridae).

The $\delta^{13}C_c$ values of bone and tooth apatite from Beaufort tetrapods ranges from −31.3‰ to −6.1‰. Those that have likely kept their pristine carbon isotope compositions (see discussion) were plotted against their age as bulk values in Fig. 5 and averages of the four taxonomic groups in Fig. 6.

In addition to SA50, SA09 (a rhinesuchid tooth sample from the *Tropidostoma* AZ) was discarded considering a drastically different $\delta^{13}C_c$ value from that of the bone of the same individual (SA10) and its anomalously low carbonate content for a tooth (0.88 wt.%).

Both $\delta^{18}O_p$ and $\delta^{13}C_c$ curves show comparable fluctuations during the studied time interval. The $\delta^{18}O_p$ values decrease slightly at the end of the *Pristerognathus* AZ and show a sharp increase of about 4‰ during the middle-late Wuchiapingian, followed by a ~5‰ decrease at the End Permian. The Permo-Triassic boundary is characterized by an abrupt positive shift in $\delta^{18}O_p$ values of about 8‰. Oxygen isotope compositions stay high and steady until the early Anisian before they decrease down to values similar to those recorded at the end of the Permian (Fig. 4). Similar variations in $\delta^{18}O_p$ values are observed between the $\delta^{18}O_p$ curve of continental vertebrates from the Karoo Basin and those of marine conodonts from the Permian (Chen et al., 2013) and the Triassic (Joachimski et al., 2012; Sun et al., 2012; Trotter et al., 2015).

The $\delta^{13}C_c$ values peak at −8‰ during the Capitanian, then show a continuous decrease of about 10‰ until the late Wuchiapingian, followed by a positive excursion at the end of the stage. The end-Permian is characterized by a slight decrease in $\delta^{13}C_c$ values that reach about −16‰ followed by an abrupt increase of about 4‰ at the Permo-Triassic boundary. Similar to the $\delta^{18}O_p$ curve, $\delta^{13}C_c$ values stay high until the early Anisian,

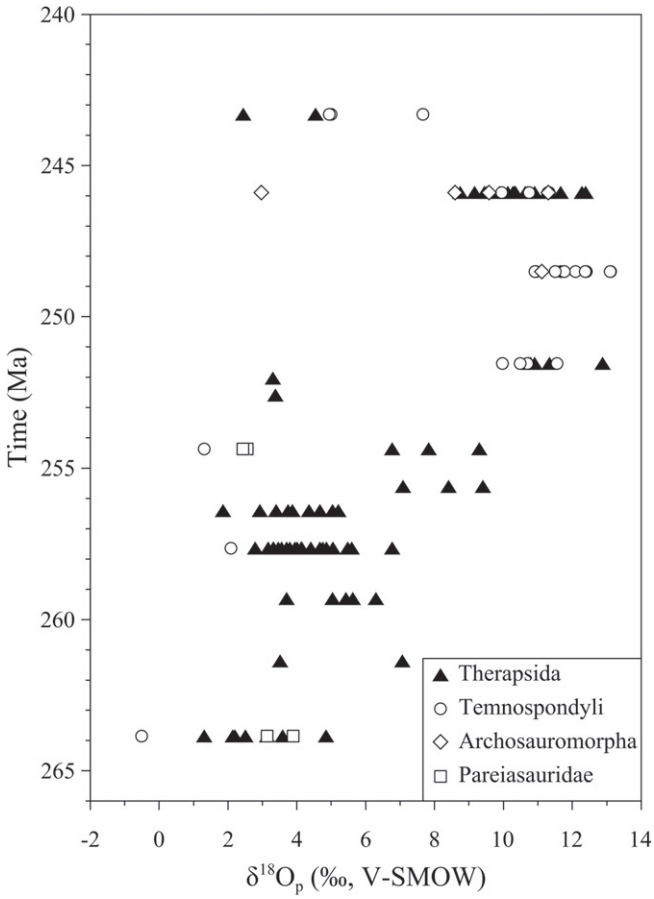


Fig. 3. Apatite $\delta^{18}O_p$ values of Karoo tetrapods plotted against the estimated age of their Formation/Assemblage Zone.

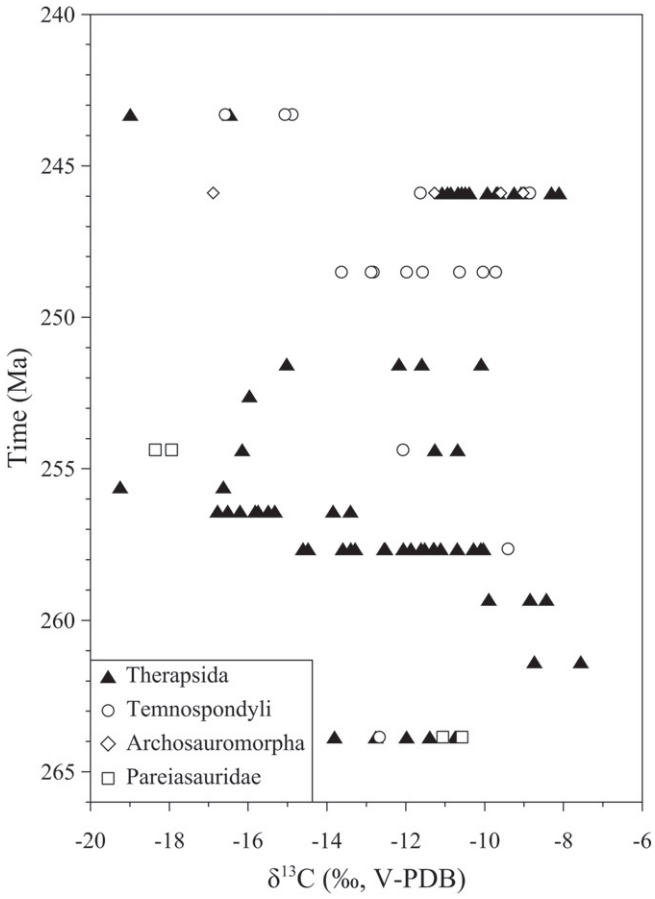


Fig. 5. Apatite $\delta^{13}C$ values of Karoo tetrapods plotted against the estimated age of their Formation/Assemblage Zone.

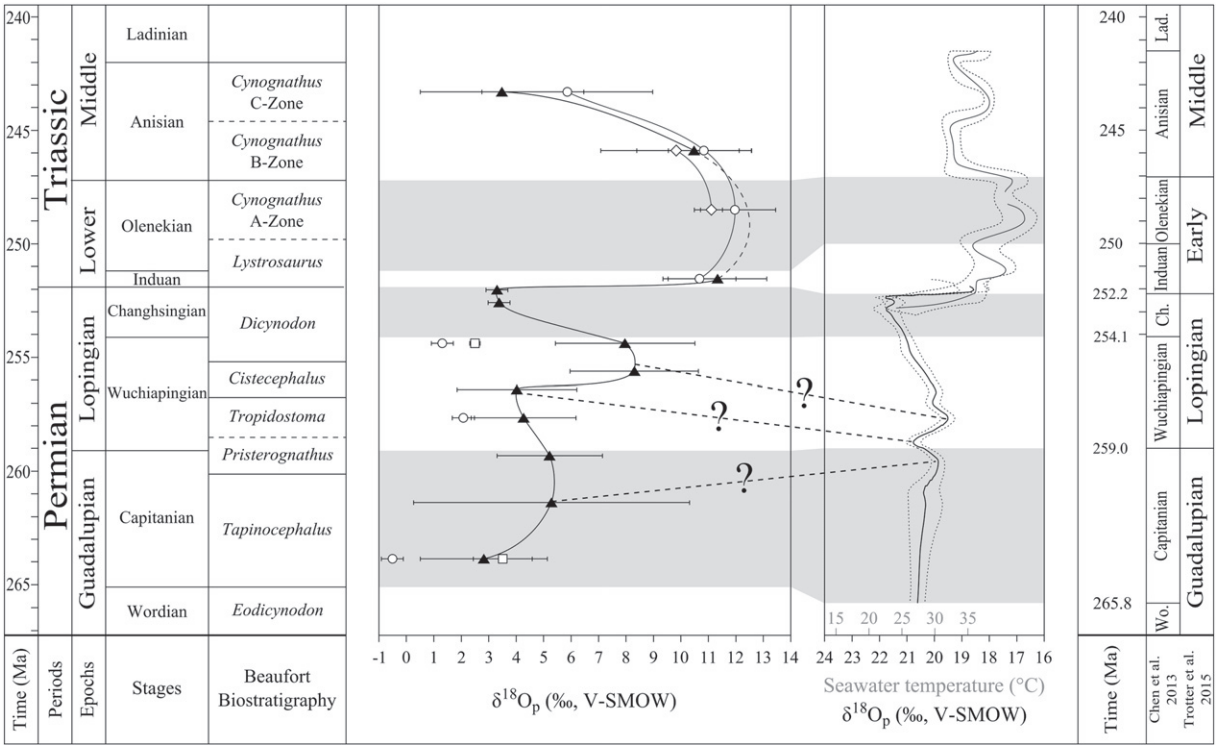


Fig. 4. Mean apatite $\delta^{18}O_p$ values of therapsids (black triangle) are compared to the marine conodont $\delta^{18}O_p$ curves from Chen et al. (2013) and Trotter et al. (2015). White circles, diamonds and squares represent mean $\delta^{18}O_p$ values of temnospondyls, archosauromorphs and pareiasaurids, respectively. Horizontal error-bars (tetrapods) and dotted lines (conodonts) represent calculated 95% confidence intervals. Bold dashed lines with "?" represent possible contemporaneous maxima and minima.

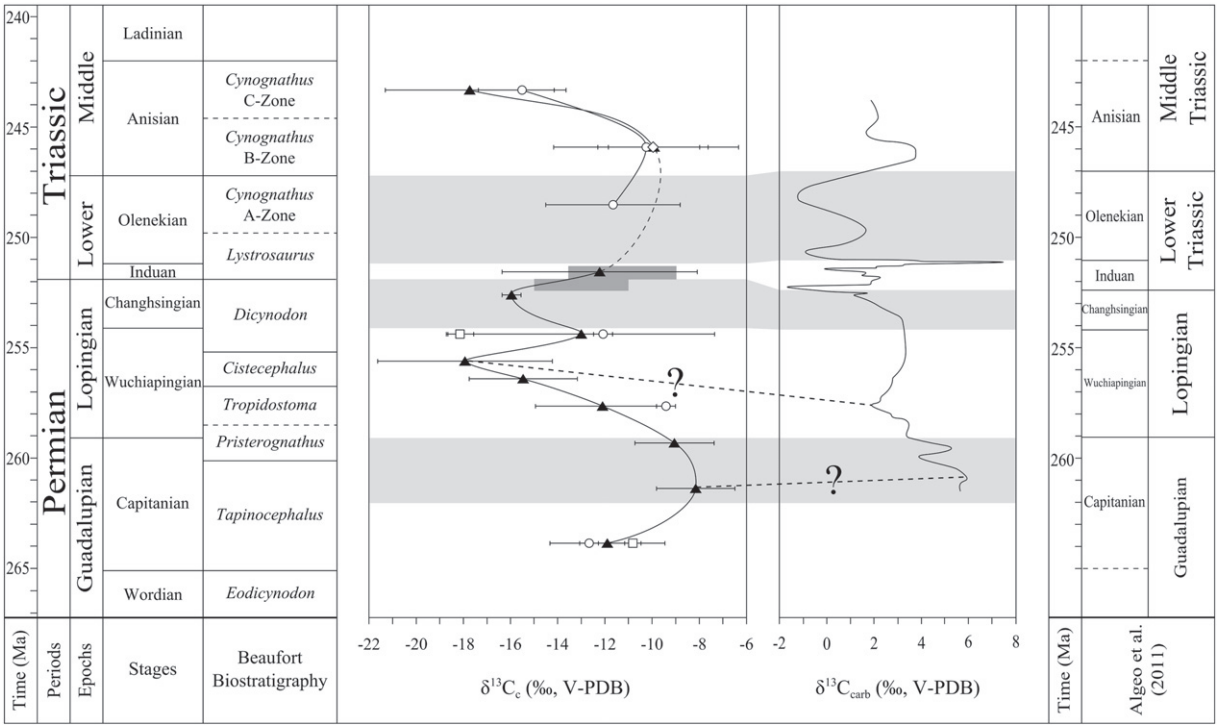


Fig. 6. Mean apatite $\delta^{13}C$ values of therapsids (black triangle) are compared to the marine carbonate $\delta^{13}C$ curve from Algeo et al. (2011). White circles, diamonds and squares represent mean $\delta^{13}C$ values of temnospondyls, archosauromorphs and pareiasaurids, respectively. Horizontal error-bars (tetrapods) represent calculated 95% confidence intervals. Bold dashed lines represent possible contemporaneous maxima and minima. Range in carbon isotope compositions of therapsid apatites from the Karoo Basin published by MacLeod et al. (2000) are represented as dark gray rectangles.

then decrease down to −18‰ (Fig. 6). This $\delta^{13}C_c$ curve shows similarities with the composite $\delta^{13}C$ curve of marine carbonates of Algeo et al. (2011) who compiled data from Payne et al. (2004), Isozaki et al. (2007b), Korte et al. (2005a,b) and Korte and Kozur (2010).

4. Discussion

4.1. Robustness of the stable isotope record

All samples that were used for this study were taken from either bones or tooth dentine. The apatite found within these materials is more porous than in enamel and the crystals are smaller and less densely intergrown (Brudefold and Soremark, 1967; Trautz, 1967). Thus, their original stable isotope compositions are more prone to modification through diagenetic processes. Alteration may take place through three main processes, which are 1) precipitation of secondary minerals within and at the surface of bioapatite crystals, 2) adsorption of ions on the surface of apatite crystals, and 3) dissolution and recrystallization with isotopic exchange.

Although no method is available to determine with certainty whether or not the stable isotope compositions of fossil vertebrate bioapatite has been modified by diagenetic processes, several protocols have been used to assess the fidelity of bioapatite carbonate $\delta^{18}O_c$ and $\delta^{13}C_c$ values. Broadly speaking, the carbonate content in the dental and osteological apatite of modern vertebrates typically ranges from about 2% to 13.4% (Brudefold and Soremark, 1967; Rink and Schwarcz, 1995; Vennemann et al., 2001), although it can be less than 1% in some bones (e.g., Tarnowski et al., 2002). Thus, fossil bone and dentine samples that have carbonate contents exceeding 13.4 wt.% likely contain additional inorganic carbonate precipitated from diagenetic fluids that was not removed during pre-treatment. Consequently, both oxygen and carbon isotope data obtained from these samples can be discarded (Fig. 7).

Pristine preservation of the oxygen isotope composition of apatite phosphate can also be tested using the method proposed by Iacumin et al. (1996). In modern vertebrates, the oxygen isotope compositions

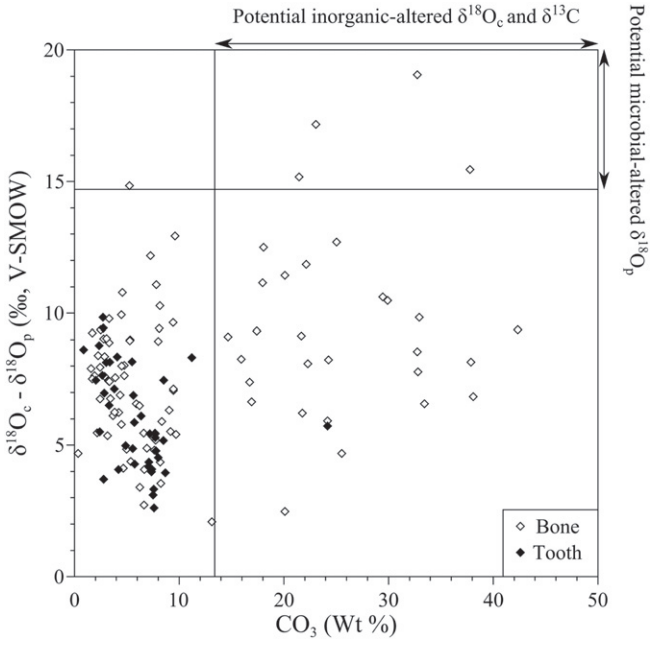


Fig. 7. $\delta^{18}O_c$–$\delta^{18}O_p$ differences between teeth and bones plotted against the structural carbonate content (wt.%) of apatite. Samples that have $\delta^{18}O_c$–$\delta^{18}O_p$ differences higher than 14.7‰ (Vennemann et al., 2001) are considered doubtful regarding a potential diagenetic alteration (see text). For carbonate contents (wt%) higher than 13.4, the $\delta^{18}O_c$ and $\delta^{13}C$ values are considered to have been altered by inorganic diagenetic processes (Zazzo et al., 2004a), whereas a too high difference between $\delta^{18}O_c$ and $\delta^{18}O_p$ is interpreted as a microbially-mediated alteration of the apatite phosphate (Zazzo et al., 2004a) or too high $\delta^{18}O_c$ values resulting from the addition of inorganic carbonate or isotopic exchange with an external source of inorganic carbon.

of apatite carbonate are normally between 7 and 9‰ higher than the $\delta^{18}O_p$ values of co-occurring apatite phosphate (e.g., Longinelli and Nuti, 1973; Bryant et al., 1996; Iacumin et al., 1996; Shahack-Gross et al., 1999; Zazzo et al., 2004b; Lécuyer et al., 2010; Chenery et al., 2012), although they can be as much as 14.7‰ greater (Vennemann et al., 2001). Zazzo et al. (2004a) have shown that microbially-mediated diagenetic alteration of apatite phosphate results in a higher discrepancy between $\delta^{18}O_c$ and $\delta^{18}O_p$ values. In this manner, fossil samples exhibiting $\delta^{18}O_c$–$\delta^{18}O_p$ discrepancies greater than 14.7‰ are almost certainly altered and can be discarded (Fig. 7). Inorganic alteration at low temperature has little effect on the $\delta^{18}O_p$ values of phosphates, even at geological time scales (Tudge, 1960; Lécuyer et al., 1999), so samples affected by inorganic diagenetic alteration of carbonates, (resulting either in a high overall carbonate content or in a low $\delta^{18}O_c$–$\delta^{18}O_p$ discrepancies), may still preserve the original oxygen isotope composition of their phosphates (Fig. 7). Using these two assessments, five $\delta^{18}O_p$ values out of 134 samples have been discarded, as well as 33 carbonate $\delta^{13}C_c$ and $\delta^{18}O_c$ values out of 136.

For 20 fossil specimens, the oxygen and carbon isotope compositions of their teeth have been compared to those of their corresponding bones (Figs. 8 and 9). Considering that all sampled tetrapod lineages continuously replaced their teeth (polyphyodont), it is expected that the mineralization timing of their bones is almost synchronous to that of their functional teeth. Both their bones and teeth should therefore have similar oxygen and carbon isotope compositions. Accordingly, samples that have likely preserved the oxygen and carbon isotope compositions of both phosphate and carbonate according to the first two tests should have the same bone and teeth stable isotope compositions (Figs. 8 and 9). As expected, samples for which carbonate contents indicate addition of diagenetic carbonate display similar bone and tooth $\delta^{18}O_p$ values (Fig. 8) whereas their tooth and bone carbon isotope compositions differ (Fig. 9).

From these considerations, at least partial preservation of the original stable oxygen isotope compositions of phosphate and carbon isotope composition of carbonates in selected samples can be accepted.

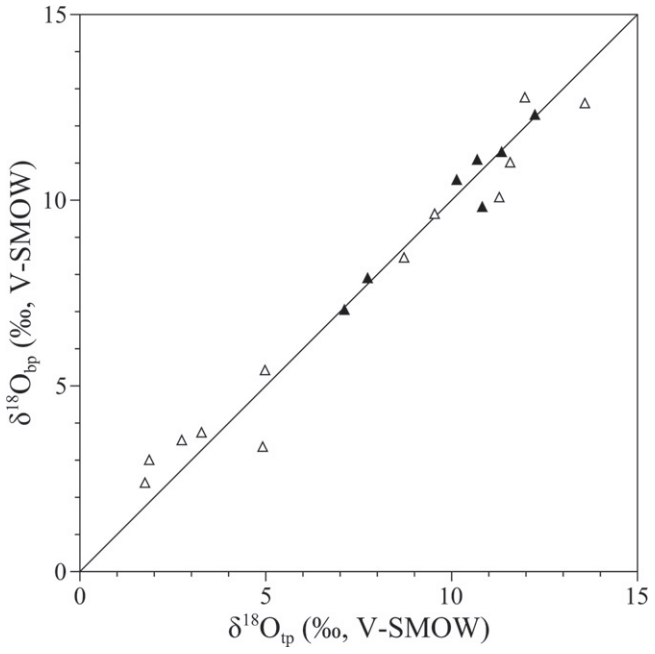


Fig. 8. Bone $\delta^{18}O_{bp}$ values are plotted against tooth $\delta^{18}O_{tp}$ values belonging to the same individual. White triangles correspond to samples having $\delta^{18}O_p$ values considered as pristine (see text and Fig. 7). Black triangles correspond to samples with a too high proportion of structural apatite carbonate but with a $\delta^{18}O_c$–$\delta^{18}O_p$ difference lower than 14.7‰. Interestingly, samples having too high structural apatite carbonate contents (black triangles) still have $\delta^{18}O_p$ values that fall within the expected preserved values, and are considered to have preserved their original isotope compositions.

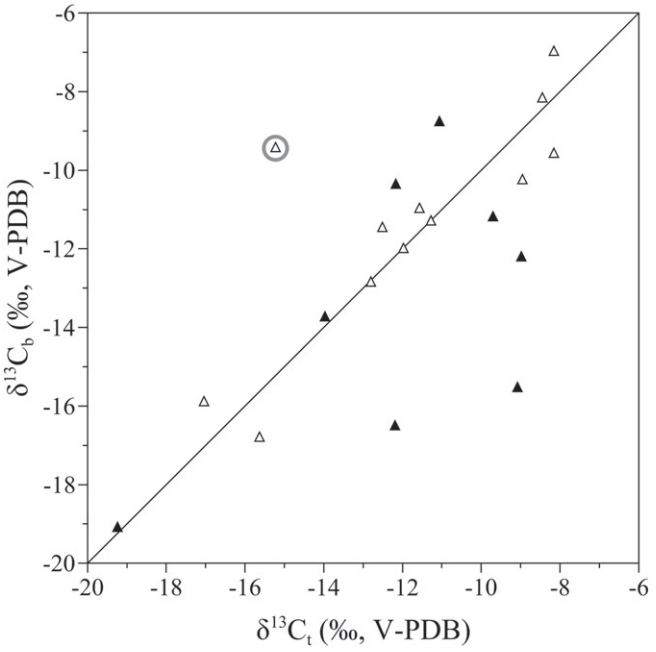


Fig. 9. Bone $\delta^{13}C_{bc}$ values are plotted against tooth $\delta^{13}C_{tc}$ values belonging to the same individual. White triangles correspond to samples having $\delta^{18}O_p$ values considered as pristine (see text and Fig. 7). Black triangles correspond to samples with a too high proportion of structural apatite carbonate but with a $\delta^{18}O_c$–$\delta^{18}O_p$ difference lower than 14.7‰. The circled white triangle represents an outlier for which tooth sample SA09 was removed from the database for subsequent interpretations (see text). Samples having too high structural apatite carbonate contents (black triangles) have $\delta^{13}C$ values that do not fall within the expected preserved values as a result of diagenetic alteration.

4.2. Ecological influences on the stable isotope composition of tetrapods

Even after postdepositional alteration is discounted, the ecophysiology of the different taxonomic groups (and individual species) may have influenced the isotopic signature of their hard tissues. Among the most common tetrapods in the Beaufort Group, and thus the most sampled in this study, are therapsids, which are represented by five primary taxonomic divisions: Dinocephalia, Therocephalia, Gorgonopsia, Anomodontia (including Dicynodontia) and Cynodontia. Genera of these groups display a variety of body masses, diets and probably a range of thermo-metabolic strategies. They all share a terrestrial habitat (Kammerer, 2011; Kemp, 2012; Smith et al., 2012) with some possibly being more specialized species such as riparian anteosaurs (Boonstra, 1955, 1962), or fossorial dicynodonts and cynodonts (eg. *Diictodon*, *Thrinaxodon*; Smith et al., 2012; Fernandez et al., 2013). These differences might result in variations in both oxygen and carbon isotope ratios in their biogenic apatite. For example, the uppermost two subzones of the *Cynognathus* AZ contain both cynodonts and dicynodonts. The former are inferred to possess higher metabolic rates than dicynodonts based on morphological features such as their more erect gait, possession of nasal turbinal complexes, and bone histology (Bennett and Ruben, 1986; Ruben, 1995). Cynodonts in these subzones have $\delta^{18}O_p$ values about 2‰ higher than coexisting dicynodonts, a difference that could result from a more important production of ^{18}O-enriched metabolic water in cynodonts.

Parareptiles are represented by two to three pareiasaurid genera, considering that the indeterminate pareiasaurids from the Lower *Tapinocephalus* AZ could belong to any of the basal genera *Bradysaurus*, *Embrithosaurus* or *Nochelosaurus* (Lee, 1997). Interpretations of the life habits and habitats of pareiasaurs still lack consensus, some authors considering them as fully aquatic (Ivakhnenko, 2001), others as semi-aquatic (Khlyupin, 2007; Kriloff et al., 2008) or fully terrestrial (Voigt et al., 2010; Benton et al., 2012; Canoville et al., 2014). An aquatic lifestyle would imply increased water turnover as well as much less

water loss through trans-cutaneous evaporation, leading to significantly lower $\delta^{18}O_p$ values in aquatic animals compared to fully terrestrial ones (e.g., Bocherens, 1996; Amiot et al., 2010). Indeterminate pareiasaurid specimens from the Lower *Tapinocephalus* AZ have $\delta^{18}O_p$ values within the range of coexisting terrestrial therapsids, suggesting a terrestrial lifestyle. On the other hand, *Pareiasaurus* specimens from the Lower *Dicynodon* AZ have $\delta^{18}O_p$ values 6‰ lower than coexisting therapsids, and close to that of coexisting amphibians, suggesting a semi-aquatic to aquatic lifestyle (Fig. 3).

Sampled temnospondyl amphibians represent at least seven genera, all from the clade Stereospondyli. Whereas most of them are regarded as fully aquatic (Schoch, 2009), some have been identified as more terrestrial (Fernandez et al., 2013; Canoville and Chinsamy, 2015). It is therefore predicted that their oxygen isotope composition would be lower than those of coexisting terrestrial reptiles, which is the case in all analyzed Permian amphibians (Fig. 3). Surprisingly, Triassic temnospondyls $\delta^{18}O_p$ values are similar to, or more positive than, those of coexisting terrestrial reptiles. Larger body size in some Triassic temnospondyls (Schoch, 2009) with "high walking" locomotion and the trend toward increased global aridity resulting in ^{18}O-enriched living waters (e.g., Benton and Newell, 2014; Viglietti et al., 2013) may account for these non-intuitive differences in $\delta^{18}O_p$ values. A dedicated investigation of the ecology of these amphibians should allow a better understanding of the unexpected oxygen isotope composition of their skeletal phosphate.

Archosauromorphs are represented by the Erythrosuchidae with *Erythrosuchus* restricted to the *Cynognathus* subzone B and *Garjainia* to subzone A. Erythrosuchids were the largest terrestrial predators of their time (Gower et al., 2014), and according to paleohistological studies, this taxon may have achieved some kind of thermoregulation through metabolic activity (de Ricqlès et al., 2003; Gower et al., 2014). Assuming therapsids probably display a range of thermo-metabolic strategies, it would be expected that archosaurs and therapsids exhibit a similar range of $\delta^{18}O_p$ values.

Considering all those possible ecological biases of the analyzed tetrapods, the variations in both $\delta^{18}O_p$ and $\delta^{13}C_c$ values in terms of environmental evolution have been interpreted using values from therapsids only. Indeed, therapsid samples were available from all assemblage zones, except the *Cynognathus* Subzone A, and they are all assumed to belong to terrestrial species.

4.3. Mean annual temperature fluctuations during the Middle Permian–Middle Triassic interval

The oxygen isotope composition of apatite phosphate from tetrapods of the Beaufort Group ranges from −0.5‰ to +13.6‰. So far, all known oxygen isotope fractionation equations between vertebrate phosphate and water suggest that these low $\delta^{18}O_p$ values indicate that vertebrates ingested local waters with very negative oxygen isotope compositions (Amiot et al., 2007). It has been proposed that an average oxygen isotope composition of local surface waters can be roughly estimated by subtracting 21.9‰ from the average $\delta^{18}O_p$ value of vertebrate apatite in a given community (Amiot et al., 2004). The average $\delta^{18}O_p$ values of Karoo vertebrates range from 2.6 ± 3.0‰ in the Lower *Tapinocephalus* AZ to 11.9 ± 1.5‰ in subzone A of the *Cynognathus* AZ, so this method would suggest $\delta^{18}O$ values for local surface waters ranging from −19.3 ± 3.0‰ to −10.0 ± 1.5‰. Today the lowest mean meteoric water $\delta^{18}O$ values occur in mid- to high-latitude (50° to 75° lat.) climate zones ranging from Warm Summer Continental (or hemiboreal; existing in Eastern Europe and Eastern part of the USA–Canada frontier) to Polar (such as Northwest Territories of Canada) according to Köppen's classification (Peel et al., 2007). A hemiboreal climate is characterized by warm summers that can reach about 20 °C and very cold winters with sub-freezing to freezing temperatures, partly due to a strong continental effect, whereas Polar climate are characterized by a lack of warm summer (temperatures below 10 °C) and negative annual mean air temperatures. Moreover, the highest mean meteoric water $\delta^{18}O$ value of −10.0 ± 1.5‰ occurs today between latitudes 45° and 60° within a hemiboreal climatic belt.

Estimated meteoric water $\delta^{18}O$ values as low as −19.3‰ for the middle Permian are relatively low, and today would occur only in climate zones with very low mean air temperatures. Such climatic conditions during the middle Permian may be unlikely given the presence of a diverse reptile fauna and sedimentological evidence for warm semi-arid environments (Smith and Botha-Brink, 2014) although it is possible that they possessed thermoregulatory strategies enabling them to cope with cold climatic conditions (high thermo-metabolism, hibernation). Another possibility is that local surface waters ingested by vertebrates originate from high altitude rainfall which is commonly ^{18}O-depleted relative to those from low latitudes. A mountainous origin for these waters is likely as sediments constituting the Beaufort Group come from either the Cape Fold Belt or the hypothetic "Eastern Highland" (Smith, 1995). Therefore, local water $\delta^{18}O$ values may not directly reflect local temperatures, but those of nearby high altitude areas. However, temporal variation in local water $\delta^{18}O$ values should reflect local air temperature variations, if we assume a homogeneous source of meteoric water supply throughout the studied time interval. Modern relationships show that mean air temperatures (MAT) are related to the average $\delta^{18}O_{mw}$ values of meteoric waters with a $\delta^{18}O_{mw}$/MAT slope of about 0.48 (Lécuyer, 2014).

In order to identify whether South African tetrapods have recorded global climatic conditions in their oxygen isotope compositions, their $\delta^{18}O_p$ curve is compared to that of available marine records. Several studies have investigated temperature variation across the Permo-Triassic interval in the marine realm using stable oxygen isotopes from low-Mg calcite of brachiopods (Korte et al., 2005a,b; 2008) or from conodont phosphate (Joachimski et al., 2012; Sun et al., 2012; Chen et al., 2013; Trotter et al., 2015). Because conodont $\delta^{18}O_p$ curves are limited to samples from areas within a restricted latitudinal range, thus reducing the variability induced by the latitudinal thermal gradient, the comparison will focus on the work of Chen et al. (2013) who proposed a curve for the Permian of South China, as well as on the curve proposed by Trotter et al. (2015) for the Triassic of Turkey and the Southern Alps (Fig. 10). Because of possible variations in sedimentation and compaction rates in both continental and marine sediments, we have restricted the comparison between the two curves at the stage resolution and, as mentioned above, only the $\delta^{18}O_p$ variation in therapsids is considered. At the first order, the two records vary similarly, suggesting that variations in oxygen isotope composition of Karoo therapsids reflect global climatic trends (Fig. 4).

The Capitanian–Wuchiapingian transition is characterized by a slight decrease in continental $\delta^{18}O_p$ values of 1.3 ± 4.1‰ (2σ) that could correspond to a global temperature drop of 3 ± 9 °C if we consider the present-day $\delta^{18}O_{mw}$/MAT slope of 0.48. However, it is most likely that this present-day relationship does not apply to the Permian. For example, lower slopes down to 0.36 ± 0.11 and 0.39 ± 0.24 have been established for the Eocene of North America (Secord et al., 2010). If such lower slopes applied to the Permian, especially during periods characterized by the absence of polar ice caps, temperature differences would have been about 3.5 ± 11 °C. This cooling event is also recorded in conodont $\delta^{18}O_p$ values with a calculated temperature decrease of 6 to 8 °C (Chen et al., 2013) that compares to estimates inferred from tetrapod $\delta^{18}O_p$ values. Such a cooling event has been associated with the Capitanian mass extinction, probably triggered by the Emeishan volcanism (Ali et al., 2002; Zhou et al., 2002; Wignall et al., 2009). Isozaki et al. (2007a,b) also identified a period of reduced temperatures in the Capitanian that they called the "Kamura effect" which coincided with a major sea-level fall (e.g., Hallam and Wignall, 1999; Tong et al., 1999; Kofukuda et al., 2014).

During the Wuchiapingian, continental tetrapod $\delta^{18}O_p$ values increased by 4.3 ± 4.5‰ corresponding to a temperature increase of 9 ± 9 °C that is also recognized in the marine record as a global warming

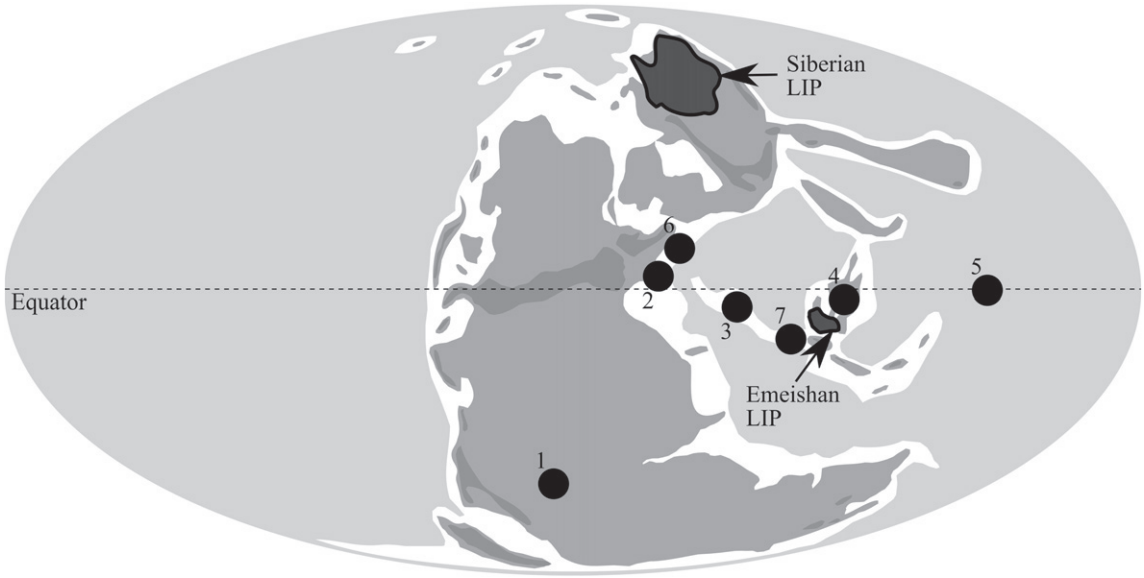


Fig. 10. Late Permian paleogeographic map showing the location of sampled tetrapods from the Karoo Basin (1), as well as samples of marine conodonts from the Southern Alps, the Sicani Basin and the Lagonegro Basin (2; Trotter et al., 2015), Turkey (3; Trotter et al., 2015) and South China (4; Joachimski et al., 2012; Sun et al., 2012; Chen et al., 2013). The location of marine carbonate samples from South China (4; Payne et al., 2004), Japan (5; Isozaki et al., 2007a,b), Hungary, Germany, Poland and France (6; Korte et al., 2005b) and Iran (7; Korte et al., 2005a; Korte and Kozur, 2010) are also reported. LIP: Large Igneous Province. Map modified from Grasby et al. (2011).

event (Isozaki et al., 2007a,b; Chen et al., 2011; Kofukuda et al., 2014). Warm conditions prevailing during part of the Lopingian is followed both in continents and oceans by a cooling of 10 ± 6 °C in continental South Africa and of about 9 °C in oceans (Chen et al., 2013) that lasted until the end Permian. According to Chen et al. (2013), this temperature drop seems unrealistic and would be the consequence of a bathymetric change of analyzed conodonts into cooler deeper waters. The present dataset, however, suggests the occurrence of an important cooling that affected both continents and oceans.

The Permo-Triassic boundary is marked by an abrupt and intense warming of 17 ± 5 °C recorded in Karoo tetrapod $\delta^{18}O_p$ values (Fig. 4). A similar warming of about 20 °C is estimated from low latitude conodonts (Joachimski et al., 2012; Sun et al., 2012; Trotter et al., 2015), although Trotter et al. (2015) considered that additional controls on the $\delta^{18}O_p$ values may have contributed to the isotope shift, thus overestimating the temperature increase. In the Karoo Basin, increased aridity during the Early Triassic may have contributed to the observed positive shift of about 8‰ in apatite $\delta^{18}O_p$ values. Indeed, evaporation of surface waters drunk by vertebrates, as well as body water loss through trans-cutaneous evaporation lead to ^{18}O-enriched oxygen isotope compositions of apatite phosphate. This would result in overestimation of local temperatures. However, the contribution of local aridity to the oxygen isotope composition of apatite phosphate is difficult to estimate. The fact that the estimated temperature increase is similar for both continental vertebrates and marine conodonts would favor the possibility that most of the isotopic signal derives from temperature. The likely explanation of this abrupt temperature rise is the volcanic release into the atmosphere of greenhouse gasses such as CO_2 or CH_4 in relation to the building of the Siberian Traps (Retallack and Jahren, 2008; Grasby et al., 2011; Sobolev et al., 2011; Sanei et al., 2012). It has also been proposed that methane release from permafrost and marine clathrates (De Wit et al., 2002; Heydari and Hassanzadeh, 2003; Ryskin, 2003; Retallack et al., 2003), or gas released by coal-beds cross-cut by igneous intrusions (McElwain et al., 2005; Retallack et al., 2006; Retallack and Jahren, 2008) could have contributed to this major climate perturbation. According to conodont $\delta^{18}O_p$ values from low latitudes (Fig. 10), seawater temperatures remained high until the end of the Early Triassic (Trotter et al., 2015). Tetrapods from the Karoo Basin also record high air temperatures followed by a 16 ± 10 °C drop during the Anisian, also indicated by conodont $\delta^{18}O_p$ values with a >6 °C decrease in marine temperatures (Fig. 4; Trotter et al., 2015).

4.4. Local environmental conditions inferred from apatite $\delta^{13}C_c$ values

The temporal evolution of the carbon isotope composition of tetrapod apatite is compared to a composite curve of low latitude marine carbonate $\delta^{13}C$ values compiled by Algeo et al. (2011) using data from Payne et al. (2004), Isozaki et al. (2007b), Korte et al. (2005a,b) and Korte and Kozur (2010; Figs. 06 and 10). Marine carbonate $\delta^{13}C$ values reflect those of atmospheric CO_2, a 1‰ variation in the atmosphere corresponding to a 1‰ variation in the carbonates with a seawater carbonate-atmosphere ^{13}C-enrichment factor of 9.3‰ (Cui et al., 2013).

The carbon isotope composition of continental vertebrate apatite ultimately reflects that of local vegetation with a ^{13}C-enrichment depending on trophic level and digestive physiology (Koch et al., 1994; Cerling and Harris, 1999; Passey et al., 2005). It is assumed that Permian and Triassic plants were exclusively using the C_3 photosynthetic pathway, thus their $\delta^{13}C$ values mostly reflect the carbon isotope composition of atmospheric CO_2 (Farquhar et al., 1982), although this can be influenced by local humidity as plant $\delta^{13}C$ values for C_3 plants increase under water stress (Farquhar et al., 1982). Comparing variations in $\delta^{13}C$ values of continental vertebrate apatite with those of marine carbonates can therefore be used to test for aridity. The Capitanian–Wuchiapingian interval is characterized by a drop of 9.8 ± 5.4‰ in Karoo tetrapod $\delta^{13}C_c$ values whereas marine carbonates record only a 4‰ drop (Fig. 6). Interestingly, a similar 9–10‰ decrease in apatite $\delta^{13}C_c$ values has also been measured in South African *Diictodon feliceps* tusks (Thackeray et al., 1990). After subtracting the 4‰ decrease in atmospheric $\delta^{13}C$ values to the ~10‰ drop in Karoo tetrapod $\delta^{13}C_c$ values, the remaining ~6‰ suggests that increasingly humid conditions may have occurred throughout the Wuchiapingian. Those conditions have also been observed by Retallack (2005) who interpreted an increase in the mean annual precipitation of the Karoo Basin during the Wuchiapingian using paleosols. From the end of the Wuchiapingian to the end of the Permian, the very few samples available so far preclude any robust interpretation of tetrapod $\delta^{13}C_c$ values. In oceanic carbonate records, the Changhsingian is characterized by another ~4‰ decrease in $\delta^{13}C$ values followed by fluctuating conditions during the Early and Middle Triassic (Fig. 6). In the Karoo Basin, the Permian to Triassic

transition shows a 6.0 ± 2.4‰ positive shift in tetrapod $\delta^{13}C_c$ values, reflecting more arid conditions lasting until the end of the Early Triassic. We emphasize that our dataset for the base of the Triassic is based on a single locality and cannot capture the environmental variations recorded in marine data. However, the value range (−16.4‰ to −8.1‰) is similar to the range measured at higher temporal resolution on therapsids by MacLeod et al. (2000) for the Lower Induan (−15‰ to −9‰). MacLeod et al. (2000) observed a negative peak similar to the marine record. The earliest Triassic is characterized by a climate drier than during the Late Permian with a semi-arid and highly seasonal climate with maximal mean temperatures up to 15–20 °C (Viglietti et al., 2013). Both continental and marine curves suggest similar climate modes during the entire Early Triassic, with possible fluctuations identified in the marine record.

5. Concluding remarks

In order to investigate environmental conditions that prevailed during the deposition of the Permo-Triassic Beaufort Group in South Africa, stable oxygen and carbon isotope compositions of vertebrate apatite recovered from 13 stratigraphic levels were analyzed. The following results are highlighted:

- Primary preservation of the original stable oxygen and carbon isotope compositions of vertebrate bone and tooth apatite has been positively assessed for the majority of analyzed samples.
- The relatively close trends in the curves resulting from our work on tetrapod bones from the continental realm and those from previously published work from fossils in the marine realm over the same period suggest that Karoo vertebrates have recorded the fluctuations of global temperatures.
- Interpolated mean annual air temperatures of the main Karoo Basin are characterized by an abrupt increase of about +8 °C during the end of the Wuchiapingian that took place within a weak cooling trend from the Capitanian to the Permo-Triassic boundary. The end Permian is characterized by an intense and rapid warming period of +16 °C that extended until the Olenekian. Atmospheric temperatures finally decreased during the Anisian and returned to pre-PTB values.
- Reconstructed temperature fluctuations and their magnitudes may be related to the Emeishan (South China) and Siberian paroxysmal volcanic events that took place at the end Capitanian and end Wuchiapingian, respectively.
- Carbon isotope compositions of terrestrial vertebrate apatite partly reflect the important fluctuations of atmospheric $\delta^{13}C$ values, the differences with the curves from the marine realm probably being due to the development of local humidity. According to these curves, local environments became more humid during the Capitanian–Wuchiapingian interval, and became more arid during the Lower Triassic before decreasing toward pre-Triassic values during the Late Anisian.

Acknowledgments

The authors would like to thank the two anonymous reviewers for their constructive comments that greatly helped to improve the first draft of this manuscript. We also would like to thank the Iziko South African Museum and the Evolutionary Studies Institute for granting access to the fossils and the South African Heritage Resources Agency (SAHRA) for their authorizations to sample and export fossils for stable isotope analysis (PermitID: 1858). We also would like to thank Dr. Guillaume Suan for the constructive discussion that helped to improve the manuscript. This work was supported by a French project INSU of the Centre National de la Recherche Scientifique, Palaeontological Scientific Trust (PAST) and its Scatterlings of Africa programs, National Research Foundation (NRF) and DST/NRF Centre of Excellence in Palaeosciences.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at http://dx.doi.org/10.1016/j.gr.2015.09.008.

References

Abdala, F., Ribeiro, A.M., 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 286, 202–217. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.01.011.

Algeo, T.J., Chen, Z.Q., Fraiser, M.L., Twitchett, R.J., 2011. Terrestrial–marine teleconnections in the collapse and rebuilding of Early Triassic marine ecosystems. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 308, 1–11. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.01.011.

Ali, J.R., Thompson, G.M., Song, X., Wang, Y., 2002. Emeishan Basalts (SW China) and the "end-Guadalupian" crisis: magnetobiostratigraphic constraints. Journal of the Geological Society 159, 21–29. http://dx.doi.org/10.1144/0016-764901086.

Alroy, J., 2008. Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record. Proceedings of the National Academy of Sciences 105, 11536–11542. http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0802597105.

Alroy, J., 2010. The shifting balance of diversity among major marine animal groups. Science 329, 1191–1194. http://dx.doi.org/10.1126/science.1189910.

Amiot, R., Buffetaut, E., Lecuyer, C., Wang, X., Boudad, L., Ding, Z., Fourel, F., Hutt, S., Martineau, F., Medeiros, M.A., Mo, J., Simon, L., Suteethorn, V., Sweetman, S., Tong, H., Zhang, F., Zhou, Z., 2010. Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. Geology 38, 139–142. http://dx.doi.org/10.1130/G30402.1.

Amiot, R., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Fluteau, F., Legendre, S., Martineau, F., 2004. Latitudinal temperature gradient during the Cretaceous Upper Campanian–Middle Maastrichtian: $\delta^{18}O$ record of continental vertebrates. Earth and Planetary Science Letters 226, 255–272. http://dx.doi.org/10.1016/j.epsl.2004.07.015.

Amiot, R., Lécuyer, C., Escarguel, G., Billon-Bruyat, J.-P., Buffetaut, E., Langlois, C., Martin, S., Martineau, F., Mazin, J.-M., 2007. Oxygen isotope fractionation between crocodilian phosphate and water. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 243, 412–420. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.08.013.

Bambach, R.K., Knoll, A.H., Sepkoski, J.J., 2002. Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm. Proceedings of the National Academy of Sciences 99, 6854–6859. http://dx.doi.org/10.1073/pnas.092150999.

Barnes, C., Sweeting, C., Jennings, S., Barry, J.T., Polunin, N.V.C., 2007. Effect of temperature and ration size on carbon and nitrogen stable isotope trophic fractionation. Functional Ecology 21, 356–362. http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01224.x.

Bennett, A.F., Ruben, J.A., 1986. The Metabolic and Thermoregulatory Status of Therapsids. The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 207–218.

Benton, M.J., Newell, A.J., 2014. Impacts of global warming on Permo-Triassic terrestrial ecosystems. Gondwana Research 25, 1308–1337. http://dx.doi.org/10.1016/j.gr.2012.12.010.

Benton, M.J., Newell, A.J., Khlyupin, A.Y., Shumov, I.S., Price, G.D., Kurkin, A.A., 2012. Preservation of exceptional vertebrate assemblages in Middle Permian fluviolacustrine mudstones of Kotel'nich, Russia: stratigraphy, sedimentology, and taphonomy. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 319–320, 58–83. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.01.005.

Bocherens, H., 1996. Isotopic biogeochemistry (^{13}C, ^{18}O) of mammalian enamel from African pleistocene hominid sites. Palaios 11, 306–318.

Bond, D.P.G., Hilton, J., Wignall, P.B., Ali, J.R., Stevens, L.G., Sun, Y., Lai, X., 2010. The Middle Permian (Capitanian) mass extinction on land and in the oceans. Earth-Science Reviews 102, 100–116. http://dx.doi.org/10.1016/j.earscirev.2010.07.004.

Bond, D.P.G., Wignall, P.B., Joachimski, M.M., Sun, Y., Savov, I., Grasby, S.E., Beauchamp, B., Blomeier, D.P.G., 2015. An abrupt extinction in the Middle Permian (Capitanian) of the Boreal Realm (Spitsbergen) and its link to anoxia and acidification. Geological Society of America Bulletin, B31216.1 http://dx.doi.org/10.1130/B31216.1.

Boonstra, L.D., 1962. The dentition of the titanosuchian dinocephalians. Annals of The South African Museum 46, 57–112.

Boonstra, L.D., 1955. The girdles and limbs of the South African Deinocephalia. Annals of The South African Museum 42, 185–326.

Botha-Brink, J., Huttenlocker, A.K., Modesto, S.P., 2014. Vertebrate paleontology of Nooitgedacht 68: A *Lystrosaurus maccaigi*-Rich Permo-Triassic boundary locality in South Africa. In: Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D., Fröbisch, J. (Eds.), Early Evolutionary History of the Synapsida. Springer, Netherlands, pp. 289–304.

Botha, J., Smith, R.M.H., 2007. *Lystrosaurus* species composition across the Permo-Triassic boundary in the Karoo Basin of South Africa. Lethaia 40, 125–137. http://dx.doi.org/10.1111/j.1502-3931.2007.00011.x.

Brudefold, F., Soremark, R., 1967. Chemistry of the mineral phase of enamel—crystalline organization of dental mineral. Structural and Chemical Organization of Teeth. Miles AED, San Diego, pp. 247–277.

Bryant, J.D., Koch, P.L., Froelich, P.N., Showers, W.J., Genna, B.J., 1996. Oxygen isotope partitioning between phosphate and carbonate in mammalian apatite. Geochimica and Cosmochimica Acta 60, 5145–5148. http://dx.doi.org/10.1016/S0016-7037(96)00308-0.

Burgess, S.D., Bowring, S., Shen, S., 2014. High-precision timeline for Earth's most severe extinction. Proceedings of the National Academy of Sciences 111, 3316–3321. http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1317692111.
Canoville, A., Chinsamy, A., 2015. Bone microstructure of the stereospondyl *Lydekkerina huxleyi* reveals adaptive strategies to the harsh post Permian-extinction environment. The Anatomical Record 298, 1237–1254. http://dx.doi.org/10.1002/ar.23160.
Canoville, A., Thomas, D.B., Chinsamy, A., 2014. Insights into the habitat of Middle Permian pareiasaurs (Parareptilia) from preliminary isotopic analyses. Lethaia 47, 266–274.
Catuneanu, O., Hancox, P.J., Rubidge, B.S., 1998. Reciprocal flexural behaviour and contrasting stratigraphies: a new basin development model for the Karoo retroarc foreland system, South Africa. Basin Research 10, 417–439. http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2117.1998.00078.x.
Cerling, T.E., Harris, J.M., 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. Oecologia 120, 347–363.
Chen, B., Joachimski, M.M., Shen, S., Lambert, L.L., Lai, X., Wang, X., Chen, J., Yuan, D., 2013. Permian ice volume and palaeoclimate history: oxygen isotope proxies revisited. Gondwana Research 24, 77–89. http://dx.doi.org/10.1016/j.gr.2012.07.007.
Chen, B., Joachimski, M.M., Sun, Y., Shen, S., Lai, X., 2011. Carbon and conodont apatite oxygen isotope records of Guadalupian–Lopingian boundary sections: climatic or sea-level signal? Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 311, 145–153. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.08.016.
Chenery, C.A., Pashley, V., Lamb, A.L., Sloane, H.J., Evans, J.A., 2012. The oxygen isotope relationship between the phosphate and structural carbonate fractions of human bioapatite. Rapid Communications in Mass Spectrometry 26, 309–319. http://dx.doi.org/10.1002/rcm.5331.
Clapham, M.E., Shen, S., Bottjer, D.J., 2009. The double mass extinction revisited: reassessing the severity, selectivity, and causes of the end-Guadalupian biotic crisis (Late Permian). Paleobiology 35, 32–50. http://dx.doi.org/10.1666/08033.1.
Cohen, K.M., Finney, S.M., Gibbard, P.L., Fan, J.-X., 2013. The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36, 199–204.
Coney, L., Reimold, W.U., Hancox, P.J., Mader, D., Koeberl, C., McDonald, I., Struck, U., Vajda, V., Kamo, S.L., 2007. Geochemical and mineralogical investigation of the Permian–Triassic boundary in the continental realm of the southern Karoo Basin, South Africa. Palaeoworld 16, 67–104. http://dx.doi.org/10.1016/j.palwor.2007.05.003.
Crowson, R.A., Showers, W.J., Wright, E.K., Hoering, T.C., 1991. Preparation of phosphate samples for oxygen isotope analysis. Analytical Chemistry 63, 2397–2400. http://dx.doi.org/10.1021/ac00020a038.
Cui, Y., Kump, L.R., Ridgwell, A., 2013. Initial assessment of the carbon emission rate and climatic consequences during the end-Permian mass extinction. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 389, 128–136.
D'Angela, D., Longinelli, A., 1990. Oxygen isotopes in living mammal's bone phosphate: further results. Chemical Geology: Isotope Geoscience Section 86, 75–82. http://dx.doi.org/10.1016/0168-9622(90)90007-Y.
Dansgaard, W., 1964. Stable isotopes in precipitation. Tellus 16, 436–468. http://dx.doi.org/10.1111/j.2153-3490.1964.tb00181.x.
Day, M.O., 2013. Charting the fossils of the Great Karoo: a history of tetrapod biostratigraphy in the Lower Beaufort Group, South Africa. Palaeontologia Africana 48, 41–47.
Day, M.O., Ramezani, J., Bowring, S.A., Sadler, P.M., Erwin, D.H., Abdala, F., Rubidge, B.S., 2015. When and how did the terrestrial mid-Permian mass extinction occur? Evidence from the tetrapod record of the Karoo Basin, South Africa. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 282, 20150834.
De Kock, M.O., Kirschvink, J.L., 2004. Paleomagnetic constraints on the Permian–Triassic boundary in terrestrial strata of the Karoo Supergroup, South Africa: implications for causes of the end-Permian extinction event. Gondwana Research 7, 175–183. http://dx.doi.org/10.1016/S1342-937X(05)70316-6.
DeNiro, M., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochimica and Cosmochimica Acta 42, 495–506. http://dx.doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0.
de Ricqlès, A.J., Padian, K., Horner, J.R., 2003. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. Annales de Paleontologie 89, 67–101. http://dx.doi.org/10.1016/S0753-3969(03)00005-3.
Detian, Y., Liqin, Z., Zhen, Q., 2013. Carbon and sulfur isotopic fluctuations associated with the end-Guadalupian mass extinction in South China. Gondwana Research 24, 1276–1282. http://dx.doi.org/10.1016/j.gr.2013.02.008.
De Wit, M.J., Ghosh, J.G., De Villiers, S., Rakotosolofo, N., Alexander, J., Tripathi, A., Looy, C., 2002. Multiple organic carbon isotope reversals across the Permo-Triassic boundary of terrestrial Gondwana sequences: Clues to extinction patterns and delayed ecosystem recovery. The Journal of Geology 110. http://dx.doi.org/10.1086/338411.
Dustira, A.M., Wignall, P.B., Joachimski, M., Blomeier, D., Hartkopf-Fröder, C., Bond, D.P.G., 2013. Gradual onset of anoxia across the Permian–Triassic Boundary in Svalbard, Norway. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 374, 303–313. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.02.004.
Ehleringer, J.R., Monson, R.K., 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. Annual Review of Ecology and Systematics 411–439.
Erwin, D.H., 1993. The Great Paleozoic Crisis. Reprint edition. Columbia University Press, New York.
Farquhar, G.D., O'leary, M.H., Berry, J.A., 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. Functional Plant Biology 9, 121–137.
Fernandez, V., Abdala, F., Carlson, K.J., Cook, D.C., Rubidge, B.S., Yates, A., Tafforeau, P., 2013. Synchrotron reveals Early Triassic odd couple: injured amphibian and aestivating therapsid share burrow. PLoS ONE 8, e64978. http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0064978.
Fildani, A., Weislogel, A., Drinkwater, N.J., McHargue, T., Tankard, A., Wooden, J., Hodgson, D., Flint, S., 2009. U–Pb zircon ages from the southwestern Karoo Basin, South Africa—implications for the Permian–Triassic boundary. Geology 37, 719–722. http://dx.doi.org/10.1130/G25685A.1.
Fourel, F., Martineau, F., Lécuyer, C., Kupka, H.-J., Lange, L., Ojeimi, C., Seed, M., 2011. $^{18}O/^{16}O$ ratio measurements of inorganic and organic materials by elemental analysis-pyrolysis-isotope ratio mass spectrometry continuous-flow techniques. Rapid Communications in Mass Spectrometry: RCM 25, 2691–2696. http://dx.doi.org/10.1002/rcm.5056.
Fricke, H.C., O'Neil, J.R., 1999. The correlation between $^{18}O/^{16}O$ ratios of meteoric water and surface temperature: its use in investigating terrestrial climate change over geologic time. Earth and Planetary Science Letters 170, 181–196. http://dx.doi.org/10.1016/S0012-821X(99)00105-3.
Gower, D.J., Hancox, P.J., Botha-Brink, J., Sennikov, A.G., Butler, R.J., 2014. A new species of Garjainia Ochev, 1958 (Diapsida: Archosauriformes: Erythrosuchidae) from the Early Triassic of South Africa. PLoS ONE 9, e111154. http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0111154.
Grafenstein, U.V., Bocherens, H., Müller, J., Trimborn, P., Alefs, J., 1996. A 200 year mid-European air temperature record preserved in lake sediments: an extension of the $\delta^{18}O_p$–air temperature relation into the past. Geochimica and Cosmochimica Acta 60, 4025–4036. http://dx.doi.org/10.1016/S0016-7037(96)00230-X.
Grasby, S.E., Sanei, H., Beauchamp, B., 2011. Catastrophic dispersion of coal fly ash into oceans during the latest Permian extinction. Nature Geoscience 4, 104–107. http://dx.doi.org/10.1038/ngeo1069.
Groves, J.R., Wang, Y., 2013. Timing and size selectivity of the Guadalupian (Middle Permian) fusulinoidean extinction. Journal of Paleontology 87, 183–196. http://dx.doi.org/10.1666/12-076R.1.
Hallam, A., Wignall, P.B., 1999. Mass extinctions and sea-level changes. Earth-Science Reviews 48, 217–250. http://dx.doi.org/10.1016/S0012-8252(99)00055-0.
Hancox, P.J., Rubidge, B.S., 1996. The first specimen of the Mid-Triassic Dicynodont *Angonisaurus* from the Karoo of South Africa: implications for the dating and biostratigraphy of the *Cynognathus* Assemblage Zone, Upper Beaufort Group. South African Journal of Science 391–392.
Hancox, P.J., Shishkin, M.A., Rubidge, B.S., Kitching, J.W., 1995. A threefold subdivision of the *Cynognathus* Assemblage Zone (Beaufort Group, South Africa) and its palaeogeographical implications. South African Journal of Science 91, 143–144.
Heydari, E., Hassanzadeh, J., 2003. Deev Jahi Model of the Permian–Triassic boundary mass extinction: a case for gas hydrates as the main cause of biological crisis on Earth. Sedimentary Geology 163, 147–163. http://dx.doi.org/10.1016/j.sedgeo.2003.08.002.
Huang, C., Tong, J., Hinnov, L., Chen, Z.Q., 2011. Did the great dying of life take 700 k.y.? Evidence from global astronomical correlation of the Permian–Triassic boundary interval. Geology 39, 779–782. http://dx.doi.org/10.1130/G32126.1.
Huang, C., Tong, J., Hinnov, L., Chen, Z.Q., 2012. Did the great dying of life take 700 k.y.? Evidence from global astronomical correlation of the Permian–Triassic boundary interval: REPLY. Geology 40. http://dx.doi.org/10.1130/G33200Y.1 (e268-e268).
Iacumin, P., Bocherens, H., Mariotti, A., Longinelli, A., 1996. Oxygen isotope analyses of co-existing carbonate and phosphate in biogenic apatite: a way to monitor diagenetic alteration of bone phosphate? Earth and Planetary Science Letters 142, 1–6. http://dx.doi.org/10.1016/0012-821X(96)00093-3.
Isozaki, Y., 1997. Permo-Triassic boundary superanoxia and stratified superocean: records from lost deep sea. Science 276, 235–238.
Isozaki, Y., Kawahata, H., Minoshima, K., 2007a. The Capitanian (Permian) Kamura cooling event: the beginning of the Paleozoic–Mesozoic transition. Palaeoworld 16, 16–30. http://dx.doi.org/10.1016/j.palwor.2007.05.011.
Isozaki, Y., Kawahata, H., Ota, A., 2007b. A unique carbon isotope record across the Guadalupian–Lopingian (Middle–Upper Permian) boundary in mid-oceanic paleo-atoll carbonates: the high-productivity "Kamura event" and its collapse in Panthalassa. Global and Planetary Change 55, 21–38. http://dx.doi.org/10.1016/j.gloplacha.2006.06.006.
Ivakhnenko, M.F., 2001. Tetrapods from the east european placket—Late Paleozoic natural territorial complex. Tr. Paleontol. Inst. Ross. Akad. Nauk 283 pp. 1–200.
Jin, Y.G., Zhang, J., Shang, Q.H., 1994. Two phases of the end-Permian mass extinction. In: Embry, A.F., Beauchamp, B., Glass, D.J. (Eds.), Pangea: Global Environments and Resources. Memoir, pp. 818–822.
Joachimski, M.M., Lai, X., Shen, S., Jiang, H., Luo, G., Chen, B., Chen, J., Sun, Y., 2012. Climate warming in the latest Permian and the Permian–Triassic mass extinction. Geology 40, 195–198. http://dx.doi.org/10.1130/G32707.1.
Kammerer, C.F., 2011. Systematics of the Anteosauria (Therapsida: Dinocephalia). Journal of Systematic Palaeontology 9, 261–304. http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2010.492645.
Kemp, T.S., 2012. The origin and radiation of Therapsids. In: Chinsamy-Turan, A. (Ed.), Forerunners of Mammals: Radiation, Histology, Biology, pp. 3–28 (Bloomington).
Khlyupin, A.Y., 2007. Cemetery of the Permian reptiles. Paleomir 1, 50–57.
Koch, P.L., Fogel, M.L., Tuross, N., 1994. Tracing the diets of fossil animals using stable isotopes. Stable isotopes in ecology and environmental sciencepp. 63–92.
Koch, P.L., Tuross, N., Fogel, M.L., 1997. The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite. Journal of Archaeological Science 24, 417–430.
Kofukuda, D., Isozaki, Y., Igo, H., 2014. A remarkable sea-level drop and relevant biotic responses across the Guadalupian–Lopingian (Permian) boundary in low-latitude mid-Panthalassa: irreversible changes recorded in accreted paleo-atoll limestones in Akasaka and Ishiyama, Japan. Journal of Asian Earth Sciences 82, 47–65. http://dx.doi.org/10.1016/j.jseaes.2013.12.010.
Kohn, M.J., Schoeninger, M., Valley, J., 1996. Herbivore tooth oxygen isotope compositions: effects of diet and physiology. Geochimica and Cosmochimica Acta 60, 3889–3896. http://dx.doi.org/10.1016/0016-7037(96)00248-7.

Korte, C., Jasper, T., Kozur, H.W., Veizer, J., 2005a. $\delta^{18}O$ and $\delta^{13}C$ of Permian brachiopods: a record of seawater evolution and continental glaciation. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 224, 333–351. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.03.015.

Korte, C., Jones, P.J., Brand, U., Mertmann, D., Veizer, J., 2008. Oxygen isotope values from high-latitudes: clues for Permian sea-surface temperature gradients and Late Palaeozoic deglaciation. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 269, 1–16. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.06.012.

Korte, C., Kozur, H.W., 2010. Carbon-isotope stratigraphy across the Permian–Triassic boundary: a review. Journal of Asian Earth Sciences 39, 215–235. http://dx.doi.org/10.1016/j.jseaes.2010.01.005.

Korte, C., Kozur, H.W., Veizer, J., 2005b. $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ values of Triassic brachiopods and carbonate rocks as proxies for coeval seawater and palaeotemperature. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 226, 287–306. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.05.018.

Kriloff, A., Germain, D., Canoville, A., Vincent, P., Sache, M., Laurin, M., 2008. Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference. Journal of Evolutionary Biology 21, 807–826. http://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01512.x.

Lécuyer, C., 2014. Water on Earth. John Wiley & Sons.

Lécuyer, C., Balter, V., Martineau, F., Fourel, F., Bernard, A., Amiot, R., Gardien, V., Otero, O., Legendre, S., Panczer, G., Simon, L., Martini, R., 2010. Oxygen isotope fractionation between apatite-bound carbonate and water determined from controlled experiments with synthetic apatites precipitated at 10–37 °C. Geochimica et Cosmochimica Acta 74, 2072–2081. http://dx.doi.org/10.1016/j.gca.2009.12.024.

Lécuyer, C., Fourel, F., Martineau, F., Amiot, R., Bernard, A., Daux, V., Escarguel, G., Morrison, J., 2007. High-precision determination of $^{18}O/^{16}O$ ratios of silver phosphate by EA-pyrolysis-IRMS continuous flow technique. Journal of Mass Spectrometry 42, 36–41. http://dx.doi.org/10.1002/jms.1130.

Lécuyer, C., Grandjean, P., O'Neil, J.R., Cappetta, H., Martineau, F., 1993. Thermal excursions in the ocean at the Cretaceous–Tertiary boundary (northern Morocco): $\delta^{18}O$ record of phosphatic fish debris. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 105, 235–243.

Lécuyer, C., Grandjean, P., Sheppard, S.M.F., 1999. Oxygen isotope exchange between dissolved phosphate and water at temperatures ≤135 °C: inorganic versus biological fractionations. Geochimica and Cosmochimica Acta 63, 855–862. http://dx.doi.org/10.1016/S0016-7037(99)00096-4.

Lee, M.S.Y., 1997. A taxonomic revision of pareiasaurian reptiles: implications for Permian terrestrial palaeoecology. Modern Geology 21, 231–298. http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-3642.1997.tb01279.x.

Longinelli, A., Nuti, S., 1973. Oxygen isotope measurements of phosphate from fish teeth and bones. Earth and Planetary Science Letters 20, 337–340. http://dx.doi.org/10.1016/0012-821X(73)90007-1.

MacLeod, K.G., Smith, R.M.H., Koch, P.L., Ward, P.D., 2000. Timing of mammal-like reptile extinctions across the Permian–Triassic boundary in South Africa. Geology 28, 227. http://dx.doi.org/10.1130/0091-7613(2000)28<227:TOMREA>2.0.CO;2.

Maxwell, W.D., 1992. Permian and Early Triassic extinction of nonmarine tetrapods. Paleontology 35, 571–583.

McElwain, J.C., Wade-Murphy, J., Hesselbo, S.P., 2005. Changes in carbon dioxide during an oceanic anoxic event linked to intrusion into Gondwana coals. Nature 435, 479–482. http://dx.doi.org/10.1038/nature03618.

McGhee Jr., G.R., Clapham, M.E., Sheehan, P.M., Bottjer, D.J., Droser, M.L., 2013. A new ecological-severity ranking of major Phanerozoic biodiversity crises. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 370, 260–270. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.12.019.

McLoughlin, S., Lindström, S., Drinnan, A.N., 1997. Gondwanan floristic and sedimentological trends during the Permian–Triassic transition: new evidence from the Amery Group, northern Prince Charles Mountains, East Antarctica. Antarctic Science 9, 281–298. http://dx.doi.org/10.1017/S0954102097000370.

Mundil, R., Ludwig, K.R., Metcalfe, I., Renne, P.R., 2004. Age and timing of the Permian mass extinctions: U/Pb dating of closed-system zircons. Science 305, 1760–1763.

Neveling, J., Hancox, P.J., Rubidge, B.S., 2005. Biostratigraphy of the lower Burgersdorp Formation (Beaufort Group; Karoo Supergroup) of South Africa—implications for the stratigraphic ranges of early Triassic tetrapods.

Nielsen, J.K., Shen, Y., 2004. Evidence for sulfidic deep water during the Late Permian in the East Greenland Basin. Geology 32, 1037–1040. http://dx.doi.org/10.1130/G20987.1.

Ochev, V.G., Shishkin, M.A., 1989. On the principles of global correlation of the continental Triassic on the tetrapods. Acta Palaeontologica Polonica 34, 149–173.

Passey, B.H., Robinson, T., Ayliffe, L., Cerling, T., Sponheimer, M., Dearing, M.D., Roeder, B.L., Ehleringer, J.R., 2005. Carbon isotope fractionation between diet, breath CO_2, and bioapatite in different mammals. Journal of Archaeological Science 32, 1459–1470. http://dx.doi.org/10.1016/j.jas.2005.03.015.

Payne, J.L., Lehrmann, D.J., Wei, J., Orchard, M.J., Schrag, D.P., Knoll, A.H., 2004. Large perturbations of the carbon cycle during recovery from the end-Permian extinction. Science 305, 506–509. http://dx.doi.org/10.1126/science.1097023.

Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrology and Earth System Sciences 11, 1633–1644. http://dx.doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007.

Quade, J., Cerling, T.E., Barry, J.C., Morgan, M.E., Pilbeam, D.R., Chivas, A.R., Lee-Thorp, J.A., van der Merwe, N., 1992. A 16-Ma record of paleodiet using carbon and oxygen isotopes in fossil teeth from Pakistan. Chemical Geology: Isotope Geoscience Section 94, 183–192. http://dx.doi.org/10.1016/0168-9622(92)90011-X.

Raup, D.M., Sepkoski, J.J., 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. Science 215, 1501–1503. http://dx.doi.org/10.1126/science.215.4539.1501.

Retallack, G.J., 2005. Permian greenhouse crises. The Nonmarine Permian. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 30, 256–269.

Retallack, G.J., Jahren, A.H., 2008. Methane release from igneous intrusion of coal during Late Permian extinction events. The Journal of Geology 116, 1–20. http://dx.doi.org/10.1086/524120.

Retallack, G.J., Metzger, C.A., Greaver, T., Jahren, A.H., Smith, R.M.H., Sheldon, N.D., 2006. Middle-Late Permian mass extinction on land. Geological Society of America Bulletin 118, 1398–1411. http://dx.doi.org/10.1130/B26011.1.

Retallack, G.J., Smith, R.M.H., Ward, P.D., 2003. Vertebrate extinction across Permian–Triassic boundary in Karoo Basin, South Africa. Geological Society of America Bulletin 115, 1133–1152. http://dx.doi.org/10.1130/B25215.1.

Rink, W.J., Schwarcz, H.P., 1995. Tests for diagenesis in tooth enamel: ESR dating signals and carbonate contents. Journal of Archaeological Science 22, 251–255. http://dx.doi.org/10.1006/jasc.1995.0026.

Ruben, J., 1995. The evolution of endothermy in mammals and birds: from physiology to fossils. Annual Review of Physiology 57, 69–95. http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ph.57.030195.000441.

Rubidge, B.S., 1995. Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup), Biostratigraphic Series. Geological Survey, Pretoria.

Rubidge, B.S., 2005. 27th Du Toit memorial lecture re-uniting lost continents—fossil reptiles from the ancient Karoo and their wanderlust. South African Journal of Geology 108, 135–172. http://dx.doi.org/10.2113/108.1.135.

Rubidge, B.S., Erwin, D.H., Ramezani, J., Bowring, S.A., de Klerk, W.J., 2013. High-precision temporal calibration of Late Permian vertebrate biostratigraphy: U–Pb zircon constraints from the Karoo Supergroup, South Africa. Geology 41, 363–366. http://dx.doi.org/10.1130/G33622.1.

Rubidge, B.S., Hancox, P.J., Catuneanu, O., 2000. Sequence analysis of the Ecca–Beaufort contact in the southern Karoo of South Africa. South African Journal of Geology 103, 81–96. http://dx.doi.org/10.2113/103.1.81.

Ryskin, G., 2003. Methane-driven oceanic eruptions and mass extinctions. Geology 31, 741–744.

Sahney, S., Benton, M.J., 2008. Recovery from the most profound mass extinction of all time. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 275, 759–765. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2007.1370.

Saitoh, M., Isozaki, Y., Yao, J., Ji, Z., Ueno, Y., Yoshida, N., 2013. The appearance of an oxygen-depleted condition on the Capitanian disphotic slope/basin in South China: Middle–Upper Permian stratigraphy at Chaotian in northern Sichuan. Global and Planetary Change 105, 180–192. http://dx.doi.org/10.1016/j.gloplacha.2012.01.002.

Sanei, H., Grasby, S.E., Beauchamp, B., 2012. Latest Permian mercury anomalies. Geology 40, 63–66. http://dx.doi.org/10.1130/G32596.1.

Schoch, R.R., 2009. Evolution of life cycles in early amphibians. Annual Review of Earth and Planetary Sciences 37, 135–162.

Secord, R., Gingerich, P.D., Lohmann, K.C., MacLeod, K.G., 2010. Continental warming preceding the Palaeocene–Eocene thermal maximum. Nature 467, 955–958. http://dx.doi.org/10.1038/nature09441.

Sephton, M.A., Looy, C.V., Veefkind, R.J., Brinkhuis, H., de Leeuw, J.W., Visscher, H., 2002. Synchronous record of $\delta^{13}C$ shifts in the oceans and atmosphere at the end of the Permian. Geological Society of America Special Papers 356, 455–462. http://dx.doi.org/10.1130/0-8137-2356-6.455.

Sepkoski Jr., J.J., 1996. Patterns of Phanerozoic extinction: a perspective from global data bases. In: Walliser, O.H. (Ed.), Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic. Springer, Berlin Heidelberg, pp. 35–51.

Shahack-Gross, R., Tchernov, E., Luz, B., 1999. Oxygen isotopic composition of mammalian skeletal phosphate from the Natufian Period, Hayonim Cave, Israel: diagenesis and paleoclimate. Geoarchaeology 14, 1–13. http://dx.doi.org/10.1002/(SICI)1520-6548(199901)14:1<1::AID-GEA1>3.0.CO;2-8.

Shishkin, M.A., Rubidge, B.S., Hancox, P.J., 1995. Vertebrate biozonation of the Upper Beaufort Series of South Africa—a new look on correlation of the Triassic biotic events in Euramerica and southern Gondwana. Proceedings of the Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Beijing, pp. 39–41.

Smith, R.M.H., 1995. Changing fluvial environments across the Permian–Triassic boundary in the Karoo Basin, South Africa and possible causes of tetrapod extinctions. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 117, 81–104. http://dx.doi.org/10.1016/0031-0182(94)00119-S.

Smith, R.M.H., Botha-Brink, J., 2014. Anatomy of a mass extinction: sedimentological and taphonomic evidence for drought-induced die-offs at the Permo-Triassic boundary in the main Karoo Basin, South Africa. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 396, 99–118. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.01.002.

Smith, R.M.H., Eriksson, P.G., Botha, W.J., 1993. A review of the stratigraphy and sedimentary environments of the Karoo-aged basins of Southern Africa. Journal of African Earth Sciences (and the Middle East), Geology and Development in Southern Africa 16, 143–169. http://dx.doi.org/10.1016/0899-5362(93)90164-L.

Smith, R.M.H., Ward, P.D., 2001. Pattern of vertebrate extinctions across an event bed at the Permian–Triassic boundary in the Karoo Basin of South Africa. Geology 29, 1147–1150. http://dx.doi.org/10.1130/0091-7613(2001)029<1147:POVEAA>2.0.CO;2.

Smith, R., Rubidge, B., Van der Walt, M., 2012. Therapsid biodiversity patterns and paleoenvironments of the Karoo Basin, South Africa. In: Chinsamy-Turan, A. (Ed.), Forerunners of Mammals: Radiation, Histology, Biology, pp. 31–62 (Indiana University Press, Bloomington).

Sobolev, S.V., Sobolev, A.V., Kuzmin, D.V., Krivolutskaya, N.A., Petrunin, A.G., Arndt, N.T., Radko, V.A., Vasiliev, Y.R., 2011. Linking mantle plumes, large igneous provinces and environmental catastrophes. Nature 477, 312–316. http://dx.doi.org/10.1038/nature10385.

Song, H., Wignall, P.B., Tong, J., Yin, H., 2013. Two pulses of extinction during the Permian–Triassic crisis. Nature Geoscience 6, 52–56. http://dx.doi.org/10.1038/ngeo1649.

Stanley, S.M., Yang, X., 1994. A double mass extinction at the end of the Paleozoic Era. Science 266, 1340–1344. http://dx.doi.org/10.1126/science.266.5189.1340.

Sun, Y., Joachimski, M.M., Wignall, P.B., Yan, C., Chen, Y., Jiang, H., Wang, L., Lai, X., 2012. Lethally hot temperatures during the Early Triassic greenhouse. Science 338, 366–370. http://dx.doi.org/10.1126/science.1224126.

Tarnowski, C.P., Ignelzi, M.A., Morris, M.D., 2002. Mineralization of developing mouse calvaria as revealed by Raman microspectroscopy. Journal of Bone and Mineral Research 17, 1118–1126. http://dx.doi.org/10.1359/jbmr.2002.17.6.1118.

Thackeray, J.F., van der Merwe, N.J., Lee-Thorp, J.A., Sillen, A., Lanham, J.L., Smith, R., Keyser, A., Monteiro, P.M.S., 1990. Changes in carbon isotope ratios in the late Permian recorded in therapsid tooth apatite. Nature 347, 751–753. http://dx.doi.org/10.1038/347751a0.

Tong, J., Yin, H., Zhang, K., 1999. Permian and Triassic Sequence Stratigraphy and Sea Level Changes of Eastern Yangtze Platform. China University of Geosciences, p. 10 (English).

Torsvik, T.H., Van der Voo, R., Preeden, U., Mac Niocaill, C., Steinberger, B., Doubrovine, P.V., van Hinsbergen, D.J., Domeier, M., Gaina, C., Tohver, E., Meert, J.G., McCausland, P.J.A., Cocks, L.R.M., 2012. Phanerozoic polar wander, palaeogeography and dynamics. Earth-Science Reviews 114, 325–368.

Trautz, O.R., 1967. Crystalline mineralization of dental mineral, in: Structural and Chemical Organization of Teeth. Miles AED, San Diego, pp. 165–200.

Trotter, J.A., Williams, I.S., Nicora, A., Mazza, M., Rigo, M., 2015. Long-term cycles of Triassic climate change: a new $\delta^{18}O$ record from conodont apatite. Earth and Planetary Science Letters 415, 165–174. http://dx.doi.org/10.1016/j.epsl.2015.01.038.

Tudge, A.P., 1960. A method of analysis of oxygen isotopes in orthophosphate—its use in the measurement of paleotemperatures. Geochimica et Cosmochimica Acta 18, 81–93. http://dx.doi.org/10.1016/0016-7037(60)90019-3.

van der Walt, M., Day, M., Rubidge, B., Cooper, A.K., Netterberg, I., 2010. A new GIS-based biozone map of the Beaufort Group (Karoo Supergroup), South Africa. Palaeontologica Africana 45, 1–5.

Vennemann, T.W., Hegner, E., Cliff, G., Benz, G.W., 2001. Isotopic composition of recent shark teeth as a proxy for environmental conditions. Geochimica et Cosmochimica Acta 65, 1583–1599. http://dx.doi.org/10.1016/S0016-7037(00)00629-3.

Viglietti, P.A., Smith, R.M.H., Compton, J.S., 2013. Origin and palaeoenvironmental significance of *Lystrosaurus* bonebeds in the earliest Triassic Karoo Basin, South Africa. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 392, 9–21. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.08.015.

Voigt, S., Hminna, A., Saber, H., Schneider, J.W., Klein, H., 2010. Tetrapod footprints from the uppermost level of the Permian Ikakern Formation (Argana Basin, Western High Atlas, Morocco). Journal of African Earth Sciences 57, 470–478. http://dx.doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2009.12.003.

Ward, P.D., Botha, J., Buick, R., Kock, M.O.D., Erwin, D.H., Garrison, G.H., Kirschvink, J.L., Smith, R., 2005. Abrupt and gradual extinction among Late Permian land vertebrates in the Karoo Basin, South Africa. Science 307, 709–714. http://dx.doi.org/10.1126/science.1107068.

Weidlich, O., 2002. Permian reefs re-examined: extrinsic control mechanisms of gradual and abrupt changes during 40 my of reef evolution. Geobios 35 (Supplement 1), 287–294. http://dx.doi.org/10.1016/S0016-6995(02)00066-9.

Wignall, P.B., Sun, Y., Bond, D.P.G., Izon, G., Newton, R.J., Védrine, S., Widdowson, M., Ali, J.R., Lai, X., Jiang, H., Cope, H., Bottrell, S.H., 2009. Volcanism, mass extinction, and carbon isotope fluctuations in the Middle Permian of China. Science 324, 1179–1182. http://dx.doi.org/10.1126/science.1171956.

Yang, X., Shi, G., Liu, J., Chen, Y., Zhou, J., 2000. Inter-taxa differences in extinction process of Maokouan (Middle Permian) fusulinaceans. Science in China Series D: Earth Sciences 43, 633–637. http://dx.doi.org/10.1007/BF02879507.

Yue, W., Yugan, J., 2000. Permian palaeogeographic evolution of the Jiangnan Basin, South China. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 160, 35–44. http://dx.doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00043-2.

Zazzo, A., Lécuyer, C., Mariotti, A., 2004a. Experimentally-controlled carbon and oxygen isotope exchange between bioapatites and water under inorganic and microbially-mediated conditions. Geochimica et Cosmochimica Acta 68, 1–12. http://dx.doi.org/10.1016/S0016-7037(03)00278-3.

Zazzo, A., Lécuyer, C., Sheppard, S.M.F., Grandjean, P., Mariotti, A., 2004b. Diagenesis and the reconstruction of paleoenvironments: a method to restore original $\delta^{18}O$ values of carbonate and phosphate from fossil tooth enamel. Geochimica et Cosmochimica Acta 68, 2245–2258. http://dx.doi.org/10.1016/j.gca.2003.11.009.

Zhong, Y.-T., He, B., Mundil, R., Xu, Y.-G., 2014. CA-TIMS zircon U–Pb dating of felsic ignimbrite from the Binchuan section: implications for the termination age of Emeishan large igneous province. Lithos, Special Issue Permian large igneous provinces: Characteristics, mineralization and paleo-environment effects 204 pp. 14–19. http://dx.doi.org/10.1016/j.lithos.2014.03.005.

Zhou, M.-F., Malpas, J., Song, X.-Y., Robinson, P.T., Sun, M., Kennedy, A.K., Lesher, C.M., Keays, R.R., 2002. A temporal link between the Emeishan large igneous province (SW China) and the end-Guadalupian mass extinction. Earth and Planetary Science Letters 196, 113–122. http://dx.doi.org/10.1016/S0012-821X(01)00608-2.

PARTIE VI : RELATION ENTRE L'ENDOTHERMIE MAMMALIENNE ET LE CLIMAT AU PERMO-TRIAS

Les parties précédentes ont mis en avant que les thérapsides avaient acquis la capacité de réguler leur température corporelle dans au moins deux clades indépendants. Cette apparition se situe aux alentours de la transition entre le Permien et le Trias alors que se produit à l'échelle globale la plus importante extinction de masse dans les océans et sur les continents liée à une très forte et rapide augmentation des températures.

1. Lien entre apparition des endothermies et le climat

L'endothermie est un caractère biologique correspondant à un avantage pour occuper des niches où les températures sont trop froides pour le fonctionnement métabolique du corps d'un animal ectotherme. La contrepartie est le coût élevé en énergie nécessaire pour maintenir une activité métabolique élevée (Brand et al., 1991). Ces contraintes font qu'il faut vraisemblablement une combinaison particulière de paramètres pour que l'endothermie apparaisse et se maintienne dans les populations descendantes et pourraient expliquer pourquoi la présence de ce caractère a pu se mettre en place et se conserver uniquement dans deux groupes de vertébrés actuels.

1.1 Contemporanéité des endothermies thérapsidiennes ?

L'un des éléments les plus marquants quant à l'apparition de l'endothermie chez divers groupes de thérapsides est sa vraisemblable contemporanéité. Cependant le manque de taxons et individus analysés empêche de restreindre au maximum la période de changement de thermométabolisme. On se retrouve donc avec une possible apparition de l'endothermie chez les Kannemeyeriiformes et les Lystrosauridae lorsqu'ils se sont séparés du genre *Dicynodon*, il y a entre 258 Ma et 256 Ma (Botha-Brink et al., 2016), alors que chez les Eucynodontia, l'endothermie a pu apparaître dès les premiers Epicynodontia, voire même le groupe frère contenant *Procynosuchus* (Ruta et al., 2013) entre le Wuchiapingien supérieur, -258 Ma (Permien supérieur), et l'Olénékien inférieur, -250 Ma (Trias Moyen). Ces intervalles de temps se superposent sur 2 Ma durant lesquels un même facteur aurait pu favoriser la mise en place de l'endothermie dans les deux populations mères.

1.2 Origines géographiques des endothermies

Comme défini précédemment (IV, 1.2), les animaux endothermes produisent leur propre chaleur corporelle grâce à des processus physiologiques moléculaires (Porter et Brand, 1993 ; Rolfe et Brown, 1997 ; Little et Seebacher, 2014 ; Rowland et al., 2015). Ce caractère permet aux animaux le possédant d'être moins dépendants des variations de températures de leur environnement pour être actifs mais les oblige à une grande consommation de nourriture comme apport d'énergie pour maintenir cette endothermie (Kronfeld-Schor et Dayan, 2013). Cet avantage leur permet d'être plus compétitifs et de dominer les niches écologiques où les températures sont basses ou fluctuent énormément (Pörtner, 2004), comme suggéré pour les dinosaures polaires (Rich et al., 2002; Buffetaut, 2004; Chinsamy et al., 2012).

Ainsi, peu importe si la cause de l'apparition de l'endothermie est liée à la reproduction (Farmer, 2016 ; Tattersall, 2016 ; Tattersall et al., 2016), l'incubation des œufs (Harlow et Grigg, 1984 ; Farmer, 2000) ou la recherche de nourriture (Farmer, 2000 ; Koteja, 2000, 2004 ; Hopson, 2012), elle est associée à des environnements où la température de l'environnement n'est pas suffisante pour fournir l'énergie nécessaire à ces activités.

Dans le cadre de cette thèse, les résultats trouvés ont montré au moins deux apparitions de l'endothermie au sein des thérapsides au cours du Permien supérieur - Trias Inférieur, avec le clade des Dicynodontoidea non-"*Dicynodon*" et Epicynodontia et celui des Epicynodontia. Alors que le premier possède des représentants sur toute la Pangée (Fröbisch, 2009), le second ne se retrouve que sur le Gondwana (Abdala et Ribeiro, 2010).

Au cours de cette période, une bonne partie du Gondwana, avec notamment l'Afrique du Sud, l'Inde, l'Australie et l'Antarctique, se situait à des latitudes supérieures à 60° Sud (Torsvik et al., 2012) avec une saisonnalité prononcée durant cette période (Rubidge, 1995; Smith, 1995), ce qui va dans le sens énoncé précédemment. Pour ce qui est de l'hémisphère nord de la Pangée, la grande majorité des terres se situait entre 30° et 60° de latitudes durant cette période (Choulet et al., 2013), avec donc une variabilité saisonnière plus faible au fur et à mesure qu'on s'approche des tropiques. Cette différence de positions latitudinales, entre la majorité les terres du nord et du sud, laisse supposer que l'apparition de ces endothermies à probablement eu lieu dans des populations vivant aux hautes latitudes du Gondwana.

2. Lien entre développement de l'endothermie et la crise Permo-Trias

Même si l'apparition de l'endothermie ne peut être certifiée contemporaine entre les deux groupes, celle des Lystrosauridae + Kannemeyeriiformes est restreinte au Permien supérieur, lors d'une phase de refroidissement engagée au cours du Capitanien (Rey et al., 2015). Même si la population ancestrale s'est séparée de *Dicynodon* au cours du Wuchiapingien moyen, les Lystrosauridae ne se sont diversifiés qu'à partir de la fin du Permien et au début du Trias Inférieur, et les Kannemeyeriiformes ne sont connus qu'à partir du Trias (Maisch et Matzke, 2014). Cette différence de temps entre l'apparition du groupe et sa diversification pourrait s'expliquer par la présence de l'endothermie. Tout comme les différentes espèces ectothermes actuelles qui possèdent une capacité temporaire à générer de la chaleur (Hutchison et al., 1966 ; Harlow et Grigg, 1984 ; Harrison et al., 1996 ; Kovac et Stabentheiner, 2011 ; Dzialowski et al., 2014 ; Wegner et al., 2015 ; Tattersall et al., 2016), il est possible que la population ancestrale des lystrosauridés et kannemeyeriiformes ait acquis au cours du Wuchiapingien cette capacité, indépendamment des conditions climatiques. Ce ne serait que lors des bouleversements climatiques de la fin du Permien (Retallack et Jahren, 2008 ; Payne et al., 2010 ; Grasby et al., 2011 ; Sobolev et al., 2011 ; Sanei et al., 2012 ; Ogden et Sleep, 2012 ; Joachimski et al., 2012 ; Chen et al., 2013 ; Majorowicz et al., 2014 ; Sheldon et al., 2014 ; Song et al., 2014) que ce caractère aurait joué un rôle important dans l'évolution du groupe. Les quelques espèces s'étant développées à la suite de l'acquisition de l'endothermie ont probablement beaucoup moins subi les fortes variations de températures, contrairement aux espèces complètement ectothermes. Il en a résulté suite à cette crise, la libération d'un grand nombre de niches écologiques, que ces quelques espèces ont pu en partie occuper suite à une rapide diversification, notamment chez les kannemeyeriiformes (Kammerer et al., 2013).

Dans le cas des cynodontes, le même scénario peut être envisagé si l'acquisition initiale de l'endothermie a eu lieu avant la crise climatique. Dans le cas contraire, la capacité à produire sa chaleur corporelle se serait développée dans un contexte climatique très chaud et assez variant (Retallack et al., 2011 ; Sun et al., 2012 ; Goudemand et al., 2013 ; Retallack, 2013) et aurait pu s'imposer grâce à une diversification des espèces d'epicynodontes dans des niches écologiques restées vacantes pendant quelques millions d'années (Payne et al., 2004 ; Tong et al., 2007 ; Shen et al., 2011 ; Grasby et al., 2013 ; Wei et al., 2015 ; Lau et al., 2016).

La différence principale entre une acquisition pré-crise ou post-crise est l'accès aux ressources nécessaires afin de permettre cette augmentation de chaleur corporelle. Comme indiqué précédemment, la crise climatique a entraîné un effondrement du réseau trophique avec la disparition d'un grand nombre de groupes que ce soit des végétaux (McLoughlin et al., 1997)

ou des animaux (Shen, 1995 ; Wang et Sugiyama, 2001 ; Retallack et al., 2006 ; Sahney et Benton, 2008 ; Brayard et al., 2009 ; Stevens et al., 2011 ; Day, 2013 ; Day et al., 2015), limitant ainsi grandement l'accès à la nourriture. Il est plus raisonnable de penser que l'acquisition de l'endothermie s'est produite dans des conditions d'accès facile à la nourriture à cause de son important coût énergétique (Brand et al., 1991).

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

La période du Permo-Trias a vu l'avènement des thérapsides qui ont donné les mammifères. Ces derniers possèdent la capacité de générer et réguler leur température corporelle. Au cours de cette thèse, nous avons pu interpréter à partir de la composition isotopique de l'oxygène de l'apatite des thérapsides que cette endothermie mammalienne est apparue au sein du clade des cynodontes et plus particulièrement chez les epicynodontes. En plus de la mise en place de cette endothermie chez les cynodontes, nous avons pu montrer qu'elle est également apparue dans au moins un autre groupe de thérapsides, les dicynodontes et plus particulièrement le clade Dicynodontoidea non-*Dicynodon*. Ces deux endothermies semblent s'être mises en place durant le même intervalle temporel au cours du Permien supérieur lorsque les ressources nécessaires à cette dépense supplémentaire d'énergie étaient disponibles. Cette thèse a également montré, grâce aux isotopes de l'oxygène et du carbone de l'apatite des thérapsides, que le climat de la fin du Permien change drastiquement avec une très forte élévation des températures qui restent élevées au cours du Trias inférieur. Bien que mises en place dans un environnement climatique stable, ces endothermies ont probablement donné aux espèces qui les possédaient un avantage face à ces températures élevées et fluctuantes du début du Trias, permettant une diversification de ces groupes. Chez les cynodontes, cette diversification a permis le développement de groupes qui ont au final abouti aux mammifères.

Dans le but de mieux contraindre le type d'écologie des différents amphibiens stéréospondyles, une équation entre le $\delta^{18}O$ du phosphate d'apatite de grenouilles et le $\delta^{18}O$ de l'eau des mares ou des précipitations de la zone de vie des grenouilles est en cours de mise en place. Cette équation sera comparée avec celle des crocodiles actuels qui possèdent une morphologie et écologie plus proche de celle des stéréospondyles que ne le sont les grenouilles actuelles.

Parmi les différents genres analysés, plusieurs possèdent des écologies qui sont encore débattues, comme *Anteosaurus*, *Lystrosaurus*, *Lydekkerina*, et les Pareiasauridae. Une étude isotopique de l'oxygène focalisée sur ces espèces pourrait permettre de mettre en évidence une écologie plutôt qu'une autre dans chacune des espèces. Les travaux de cette thèse ont déjà permis d'avoir quelques valeurs sur ces espèces et l'un des résultats est la probable différence d'écologie entre les Pareiasauridae indéterminés terrestres et *Pareiasaurus* semi-aquatiques.

Les données obtenues pendant cette thèse ont également pu suggérer que les diapsides comparés aux thérapsides devaient probablement être endothermes. Ces données sur les

protérosuchiens et erythrosuchiens, ajoutées à l'endothermie des dinosaures, la probabilité d'endothermie chez les ptérosaures, placerait l'apparition de l'endothermie des oiseaux dès les archosauriformes basaux, que l'on retrouve dès le début du Trias et probablement apparue au cours du Permien supérieur. Il faudrait par la suite pouvoir analyser plusieurs archosauromorphes de part et d'autres de la limite Permo-Trias, pour savoir si leur endothermie apparait en même temps que celles des thérapsides.

Dans une optique de mieux contraindre les variations climatiques, il est prévu de faire l'analyse isotopique d'une seule espèce de thérapside que l'on retrouve de part et d'autre de la crise étudiée.

REFERENCES

Abdala, F., Hancox, P.J., Neveling, J., 2005. Cynodonts from the uppermost Burgersdorp Formation, South Africa, and their bearing on the biostratigraphy and correlation of the Triassic *Cynognathus* Assemblage Zone. J. Vertebr. Paleontol. 25, 192–199.

Abdala, F., Jashashvili, T., Rubidge, B.S., Heever, J. van den, 2014. New Material of *Microgomphodon oligocynus* (Eutherapsida, Therocephalia) and the Taxonomy of Southern African Bauriidae, in: Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D., Fröbisch, J. (Eds.), Early Evolutionary History of the Synapsida, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Netherlands, pp. 209–231.

Abdala, F., Marsicano, C.A., Smith, R.M., Swart, R., 2013. Strengthening western gondwanan correlations: a brazilian dicynodont (Synapsida, Anomodontia) in the middle triassic of Namibia. Gondwana Res. 23, 1151–1162.

Abdala, F., Ribeiro, A.M., 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 286, 202–217. doi:10.1016/j.palaeo.2010.01.011

Algeo, T.J., Chen, Z.Q., Fraiser, M.L., Twitchett, R.J., 2011. Terrestrial–marine teleconnections in the collapse and rebuilding of Early Triassic marine ecosystems. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 308, 1–11. doi:10.1016/j.palaeo.2011.01.011

Ali, J.R., Thompson, G.M., Song, X., Wang, Y., 2002. Emeishan Basalts (SW China) and the "end-Guadalupian" crisis: magnetobiostratigraphic constraints. J. Geol. Soc. 159, 21–29. doi:10.1144/0016-764901086

Ali, J.R., Thompson, G.M., Zhou, M.-F., Song, X., 2005. Emeishan large igneous province, SW China. Lithos 79, 475–489.

Alroy, J., 2010. The shifting balance of diversity among major marine animal groups. Science 329, 1191–1194. doi:10.1126/science.1189910

Alroy, J., 2008. Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record. Proc. Natl. Acad. Sci. 105, 11536–11542. doi:10.1073/pnas.0802597105

Amiot, R., Buffetaut, E., Lecuyer, C., Wang, X., Boudad, L., Ding, Z., Fourel, F., Hutt, S., Martineau, F., Medeiros, M.A., Mo, J., Simon, L., Suteethorn, V., Sweetman, S., Tong, H., Zhang, F., Zhou, Z., 2010a. Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. Geology 38, 139–142. doi:10.1130/G30402.1

Amiot, R., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Escarguel, G., Fluteau, F., Martineau, F., 2006. Oxygen isotopes from biogenic apatites suggest widespread endothermy in Cretaceous dinosaurs. Earth Planet. Sci. Lett. 246, 41–54. doi:10.1016/j.epsl.2006.04.018

Amiot, R., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Fluteau, F., Legendre, S., Martineau, F., 2004. Latitudinal temperature gradient during the Cretaceous Upper Campanian–Middle Maastrichtian: $\delta^{18}O$ record of continental vertebrates. Earth Planet. Sci. Lett. 226, 255–272. doi:10.1016/j.epsl.2004.07.015

Amiot, R., Lécuyer, C., Escarguel, G., Billon-Bruyat, J.-P., Buffetaut, E., Langlois, C., Martin, S., Martineau, F., Mazin, J.-M., 2007. Oxygen isotope fractionation between crocodilian phosphate and water. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 243, 412–420. doi:10.1016/j.palaeo.2006.08.013

Amiot, R., Wang, X., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Boudad, L., Cavin, L., Ding, Z., Fluteau, F., Kellner, A.W., Tong, H., others, 2010b. Oxygen and carbon isotope compositions of middle Cretaceous vertebrates from North Africa and Brazil: Ecological and environmental significance. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 297, 439–451.

Amson, E., Laurin, M., 2011. On the affinities of *Tetraceratops insignis*, an Early Permian synapsid. Acta Palaeontol. Pol. 56, 301–312.

Angielczyk, K.D., Steyer, J.-S., Sidor, C.A., Smith, R.M., Whatley, R.L., Tolan, S., 2014. Permian and Triassic dicynodont (Therapsida: Anomodontia) faunas of the Luangwa Basin, Zambia: taxonomic update and implications for dicynodont biogeography and biostratigraphy, in: Early Evolutionary History of the Synapsida. Springer, pp. 93–138.

Angielczyk, K.D., Sullivan, C., 2008. *Diictodon feliceps* (Owen, 1876), a dicynodont (Therapsida, Anomodontia) species with a Pangaean distribution. J. Vertebr. Paleontol. 28, 788–802.

Angielczyk, K.D., Walsh, M.L., 2008. Patterns in the evolution of nares size and secondary palate length in anomodont therapsids (Synapsida): implications for hypoxia as a cause of end-Permian tetrapod extinctions. J. Paleontol. 82, 528–542.

Angst, D., Lécuyer, C., Amiot, R., Buffetaut, E., Fourel, F., Martineau, F., Legendre, S., Abourachid, A., Herrel, A., 2014. Isotopic and anatomical evidence of an herbivorous diet in the Early Tertiary giant bird *Gastornis*. Implications for the structure of Paleocene terrestrial ecosystems. Naturwissenschaften 101, 313–322.

Archer, D., 2007. Methane hydrate stability and anthropogenic climate change. Biogeosciences Discuss. 4, 993–1057.

Archer, D., 2005. Fate of fossil fuel CO_2 in geologic time. J. Geophys. Res. Oceans 110.

Archer, D., Buffett, B., Brovkin, V., 2009. Ocean methane hydrates as a slow tipping point in the global carbon cycle. Proc. Natl. Acad. Sci. 106, 20596–20601.

Ayliffe, L.K., Lister, A.M., Chivas, A.R., 1992. The preservation of glacial-interglacial climatic signatures in the oxygen isotopes of elephant skeletal phosphate. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 99, 179–191.

Bachmann, G.H., Beutler, G., Hagdorn, H., Hauschke, N., 1999. Stratigraphie der germanischen Trias. Trias-Eine Ganz And. Welt Pfeil Verl. Münch. 81–104.

Baertschi, P., 1976. Absolute ^{18}O content of standard mean ocean water. Earth Planet. Sci. Lett. 31, 341–344.

Bambach, R.K., Knoll, A.H., Sepkoski, J.J., 2002. Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm. Proc. Natl. Acad. Sci. 99, 6854–6859. doi:10.1073/pnas.092150999

Barnes, C., Sweeting, C., Jennings, S., Barry, J.T., Polunin, N.V.C., 2007. Effect of temperature and ration size on carbon and nitrogen stable isotope trophic fractionation. Funct. Ecol. 21, 356–362. doi:10.1111/j.1365-2435.2006.01224.x

Barrick, R.E., Fischer, A.G., Showers, W.J., 1999. Oxygen Isotopes from Turtle Bone: Applications for Terrestrial Paleoclimates? PALAIOS 14, 186–191. doi:10.2307/3515374

Battail, B., 1983. La phylogénie des Cynodontes gomphodontes. Acta Palaeontol. Pol. 28.

Bender, M., Sowers, T., Labeyrie, L., 1994. The Dole effect and its variations during the last 130,000 years as measured in the Vostok ice core. Glob. Biogeochem. Cycles 8, 363–376.

Bennett, A.F., Ruben, J.A., 1986. The metabolic and thermoregulatory status of therapsids. Ecol. Biol. Mammal- Reptil. Smithson. Inst. Press Wash. DC 207–218.

Bennett, A.F., Ruben, J.A., 1979. Endothermy and activity in vertebrates. Science 206, 649–654.

Benoit, J., Abdala, F., Van den Brandt, M.J., Manger, P.R., Rubidge, B.S., 2015. Physiological implications of the abnormal absence of the parietal foramen in a late Permian cynodont (Therapsida). Naturwissenschaften 102, 69. doi:10.1007/s00114-015-1321-4

Benoit, J., Manger, P.R., Rubidge, B.S., 2016. Palaeoneurological clues to the evolution of defining mammalian soft tissue traits. Sci. Rep. 6, 25604. doi:10.1038/srep25604

Benson, R.B.J., Druckenmiller, P.S., 2014. Faunal turnover of marine tetrapods during the Jurassic–Cretaceous transition. Biol. Rev. 89, 1–23. doi:10.1111/brv.12038

Benton, M.J., 2015a. Evolution of Early Amniotes, in: Vertebrate Palaeontology. John Wiley & Sons, pp. 118–146.

Benton, M.J., 2015b. Mammals, in: Vertebrate Palaeontology. John Wiley & Sons, pp. 318–399.

Benton, M.J., 2015c. Bounceback: Tetrapods of the Triassic, in: Vertebrate Palaeontology. John Wiley & Sons, pp. 147–171.

Benton, M.J., 2003. When life nearly died: the greatest mass extinction of all time. Thames & Hudson London.

Benton, M.J., Newell, A.J., 2014. Impacts of global warming on Permo-Triassic terrestrial ecosystems. Gondwana Res. 25, 1308–1337. doi:10.1016/j.gr.2012.12.010

Benton, M.J., Newell, A.J., Khlyupin, A.Y., Shumov, I.S., Price, G.D., Kurkin, A.A., 2012. Preservation of exceptional vertebrate assemblages in Middle Permian fluviolacustrine mudstones of Kotel'nich, Russia: stratigraphy, sedimentology, and taphonomy. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 319–320, 58–83. doi:10.1016/j.palaeo.2012.01.005

Benton, M.J., Ruta, M., Dunhill, A.M., Sakamoto, M., 2013. The first half of tetrapod evolution, sampling proxies, and fossil record quality. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 372, 18–41.

Benton, M.J., Tverdokhlebov, V.P., Surkov, M.V., 2004. Ecosystem remodelling among vertebrates at the Permian–Triassic boundary in Russia. Nature 432, 97–100.

Berman, D.S., Reisz, R.R., Scott, D., Henrici, A.C., Sumida, S.S., Martens, T., 2000. Early Permian bipedal reptile. Science 290, 969–972.

Bernal, D., Carlson, J.K., Goldman, K.J., Lowe, C.G., 2012. Energetics, metabolism, and endothermy in sharks and rays. Biol. Sharks Their Relat. 2nd Edn CRC Press Boca Raton 211–237.

Bernal, D., Dickson, K.A., Shadwick, R.E., Graham, J.B., 2001. Review: Analysis of the evolutionary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas. Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. 129, 695–726. doi:10.1016/S1095-6433(01)00333-6

Bernard, A., Daux, V., Lécuyer, C., Brugal, J.-P., Genty, D., Wainer, K., Gardien, V., Fourel, F., Jaubert, J., 2009. Pleistocene seasonal temperature variations recorded in the $\delta^{18}O$ of *Bison priscus* teeth. Earth Planet. Sci. Lett. 283, 133–143.

Berner, R.A., 2002. Examination of hypotheses for the Permo–Triassic boundary extinction by carbon cycle modeling. Proc. Natl. Acad. Sci. 99, 4172–4177.

Bi, S., Wang, Y., Guan, J., Sheng, X., Meng, J., 2014. Three new Jurassic euharamiyidan species reinforce early divergence of mammals. Nature 514, 579–584. doi:10.1038/nature13718

Black, B.A., Elkins-Tanton, L.T., Rowe, M.C., Peate, I.U., 2012. Magnitude and consequences of volatile release from the Siberian Traps. Earth Planet. Sci. Lett. 317, 363–373.

Blakey, R., 2015. Colorado Plateau Geosystems, Inc. ™ [WWW Document]. URL http://cpgeosystems.com/ (accessed 2.23.16).

Blob, R.W., 2001. Evolution of hindlimb posture in nonmammalian therapsids: biomechanical tests of paleontological hypotheses. Paleobiology 27, 14–38.

Bocherens, H., 1996. Isotopic biogeochemistry (^{13}C, ^{18}O) of mammalian enamel from African pleistocene hominid sites. Palaios 11, 306–318.

Bond, D.P.G., Hilton, J., Wignall, P.B., Ali, J.R., Stevens, L.G., Sun, Y., Lai, X., 2010a. The Middle Permian (Capitanian) mass extinction on land and in the oceans. Earth-Sci. Rev. 102, 100–116. doi:10.1016/j.earscirev.2010.07.004

Bond, D.P.G., Wignall, P.B., 2014. Large igneous provinces and mass extinctions: an update. Geol. Soc. Am. Spec. Pap. 505, SPE505–02.

Bond, D.P.G., Wignall, P.B., Joachimski, M.M., Sun, Y., Savov, I., Grasby, S.E., Beauchamp, B., Blomeier, D.P.G., 2015. An abrupt extinction in the Middle Permian (Capitanian) of the Boreal Realm (Spitsbergen) and its link to anoxia and acidification. Geol. Soc. Am. Bull. B31216.1. doi:10.1130/B31216.1

Bond, D.P.G., Wignall, P.B., Wang, W., Izon, G., Jiang, H., Lai, X., Sun, Y., Newton, R.J., Shao, L.-Y., Védrine, S., others, 2010b. The mid-Capitanian (Middle Permian) mass extinction and carbon isotope record of South China. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 292, 282–294.

Boonstra, L.D., 1969. The fauna of the *Tapinocephalus* zone (Beaufort beds of the Karoo). Ann. South Afr. Mus. 56, 1–73.

Boonstra, L.D., 1962. The dentition of the titanosuchian dinocephalians. Ann. South Afr. Mus. 46, 57–112.

Boonstra, L.D., 1955. The girdles and limbs of the South African Deinocephalia. Ann. South Afr. Mus. 42, 185–326.

Boonstra, L.D., 1946. Report on some reptilian fossils from Gunyanka's Kraal, Busi Valley. Trans Rhod. Sci Assoc 41, 1–4.

Boos, A.D.S., Kammerer, C.F., Schultz, C.L., Paes Neto, V.D., 2015. A tapinocephalid dinocephalian (Synapsida, Therapsida) from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil): Taxonomic, ontogenetic and biostratigraphic considerations. J. South Am. Earth Sci. 63, 375–384. doi:10.1016/j.jsames.2015.09.003

Bopp, L., Le Quéré, C., Heimann, M., Manning, A.C., Monfray, P., 2002. Climate-induced oceanic oxygen fluxes: Implications for the contemporary carbon budget. Glob. Biogeochem. Cycles 16.

Botha, J., 2003. Biological aspects of the Permian dicynodont *Oudenodon* (Therapsida: Dicynodontia) deduced from bone histology and cross-sectional geometry. Palaeontol. Afr. 39, 37–44.

Botha, J., Angielczyk, K.D., 2007. An integrative approach to distinguishing the Late Permian dicynodont species *Oudenodon bainii* and *Tropidostoma microtrema* (Therapsida: Anomodontia). Palaeontology 50, 1175–1209.

Botha, J., Chinsamy, A., 2004. Growth and life habits of the Triassic cynodont *Trirachodon*, inferred from bone histology. Acta Palaeontol. Pol. 49, 619–627.

Botha, J., Chinsamy, A., 2001. Growth patterns deduced from the bone histology of the cynodonts *Diademodon* and *Cynognathus*. J. Vertebr. Paleontol. 20, 705–711. doi:10.1671/0272-4634(2000)020[0705:GPDFTB]2.0.CO;2

Botha, J., Smith, R.M.H., 2007. *Lystrosaurus* species composition across the Permo–Triassic boundary in the Karoo Basin of South Africa. Lethaia 40, 125–137. doi:10.1111/j.1502-3931.2007.00011.x

Botha, J., Smith, R.M.H., 2006. Rapid vertebrate recuperation in the Karoo Basin of South Africa following the End-Permian extinction. J. Afr. Earth Sci. 45, 502–514. doi:10.1016/j.jafrearsci.2006.04.006

Botha-Brink, J., Angielczyk, K.D., 2010. Do extraordinarily high growth rates in Permo-Triassic dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) explain their success before and after the end-Permian extinction? Zool. J. Linn. Soc. 160, 341–365.

Botha-Brink, J., Codron, D., Huttenlocker, A.K., Angielczyk, K.D., Ruta, M., 2016. Breeding Young as a Survival Strategy during Earth's Greatest Mass Extinction. Sci. Rep. 6, 24053. doi:10.1038/srep24053

Botha-Brink, J., Huttenlocker, A.K., Modesto, S.P., 2014. Vertebrate paleontology of Nooitgedacht 68: A *Lystrosaurus maccaigi*-Rich Permo-Triassic boundary locality in South Africa, in: Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D., Fröbisch, J. (Eds.), Early Evolutionary History of the Synapsida. Springer Netherlands, pp. 289–304.

Botha-Brink, J., Smith, R.M.H., 2011. Osteohistology of the Triassic archosauromorphs *Prolacerta*, *Proterosuchus*, *Euparkeria*, and *Erythrosuchus* from the Karoo Basin of South Africa. J. Vertebr. Paleontol. 31, 1238–1254. doi:10.1080/02724634.2011.621797

Bouvier, M., 1977. Dinosaur haversian bone and endothermy. Evolution 31, 449–450.

Brand, M.D., Couture, P., Else, P.L., Withers, K.W., Hulbert, A.J., 1991. Evolution of energy metabolism. Proton permeability of the inner membrane of liver mitochondria is greater in a mammal than in a reptile. Biochem. J. 275, 81–86.

Brayard, A., Escarguel, G., Bucher, H., Monnet, C., Brühwiler, T., Goudemand, N., Galfetti, T., Guex, J., 2009. Good genes and good luck: ammonoid diversity and the end-Permian mass extinction. Science 325, 1118–1121.

Broom, R., 1905. Notice of some new fossil reptiles from the Karroo beds of South Africa. Rec. Albany Mus. 1, 331–337.

Brudefold, F., Soremark, R., 1967. Chemistry of the mineral phase of enamel—Crystalline organization of dental mineral, in: Structural and Chemical Organization of Teeth. Miles AED, San Diego, pp. 247–277.

Brusatte, S.L., Benton, M.J., Desojo, J.B., Langer, M.C., 2010. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). J. Syst. Palaeontol. 8, 3–47.

Brusatte, S.L., Butler, R.J., Sulej, T., Niedzwiedzki, G., 2009. The taxonomy and anatomy of rauisuchian archosaurs from the Late Triassic of Germany and Poland. Acta Palaeontol. Pol. 54, 221–230.

Bryant, J.D., Froelich, P.N., 1995. A model of oxygen isotope fractionation in body water of large mammals. Geochim. Cosmochim. Acta 59, 4523–4537. doi:10.1016/0016-7037(95)00250-4

Bryant, J.D., Koch, P.L., Froelich, P.N., Showers, W.J., Genna, B.J., 1996. Oxygen isotope partitioning between phosphate and carbonate in mammalian apatite. Geochim. Cosmochim. Acta 60, 5145–5148. doi:10.1016/S0016-7037(96)00308-0

Bryant, J.D., Luz, B., Froelich, P.N., 1994. Oxygen isotopic composition of fossil horse tooth phosphate as a record of continental paleoclimate. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 107, 303–316. doi:10.1016/0031-0182(94)90102-3

Buffetaut, E., 2004. Polar dinosaurs and the question of dinosaur extinction: a brief review. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 214, 225–231.

Bugg, T.D., Ahmad, M., Hardiman, E.M., Rahmanpour, R., 2011. Pathways for degradation of lignin in bacteria and fungi. Nat. Prod. Rep. 28, 1883–1896.

Burgess, S.D., Bowring, S., Shen, S., 2014. High-precision timeline for Earth's most severe extinction. Proc. Natl. Acad. Sci. 111, 3316–3321. doi:10.1073/pnas.1317692111

Butler, R.J., Rauhut, O.W., Stocker, M.R., Bronowicz, R., 2014. Redescription of the phytosaurs *Paleorhinus* ("*Francosuchus*") *angustifrons* and *Ebrachosuchus neukami* from Germany, with implications for Late Triassic biochronology. Zool. J. Linn. Soc. 170, 155–208.

Canoville, A., Chinsamy, A., 2015. Bone microstructure of the stereospondyl *Lydekkerina huxleyi* reveals adaptive strategies to the harsh post Permian-extinction environment. Anat. Rec. 298, 1237–1254. doi:10.1002/ar.23160

Canoville, A., Laurin, M., 2010. Evolution of humeral microanatomy and lifestyle in amniotes, and some comments on palaeobiological inferences. Biol. J. Linn. Soc. 100, 384–406. doi:10.1111/j.1095-8312.2010.01431.x

Canoville, A., Thomas, D.B., Chinsamy, A., 2014. Insights into the habitat of Middle Permian pareiasaurs (Parareptilia) from preliminary isotopic analyses. Lethaia 47, 266–274.

Carrano, M.T., 2006. Body-Size Evolution in the Dinosauria, in: Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles. p. 225.

Catuneanu, O., Hancox, P.J., Rubidge, B.S., 1998. Reciprocal flexural behaviour and contrasting stratigraphies: a new basin development model for the Karoo retroarc foreland system, South Africa. Basin Res. 10, 417–439. doi:10.1046/j.1365-2117.1998.00078.x

Cerling, T.E., Harris, J.M., 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. Oecologia 120, 347–363.

Cerling, T.E., Harris, J.M., Hart, J.A., Kaleme, P., Klingel, H., Leakey, M.G., Levin, N.E., Lewison, R.L., Passey, B.H., 2008. Stable isotope ecology of the common hippopotamus. J. Zool. 276, 204–212. doi:10.1111/j.1469-7998.2008.00450.x

Chen, B., Joachimski, M.M., Shen, S., Lambert, L.L., Lai, X., Wang, X., Chen, J., Yuan, D., 2013. Permian ice volume and palaeoclimate history: Oxygen isotope proxies revisited. Gondwana Res. 24, 77–89. doi:10.1016/j.gr.2012.07.007

Chen, B., Joachimski, M.M., Sun, Y., Shen, S., Lai, X., 2011. Carbon and conodont apatite oxygen isotope records of Guadalupian–Lopingian boundary sections: Climatic or sea-level signal? Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 311, 145–153. doi:10.1016/j.palaeo.2011.08.016

Chen, Z.-Q., Benton, M.J., 2012. The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction. Nat. Geosci. 5, 375–383.

Chenery, C.A., Pashley, V., Lamb, A.L., Sloane, H.J., Evans, J.A., 2012. The oxygen isotope relationship between the phosphate and structural carbonate fractions of human bioapatite. Rapid Commun. Mass Spectrom. 26, 309–319. doi:10.1002/rcm.5331

Chinsamy, A., Thomas, D.B., Tumarkin-Deratzian, A.R., Fiorillo, A.R., 2012. Hadrosaurs were perennial polar residents. Anat. Rec. 295, 610–614.

Choulet, F., Chen, Y., Cogné, J.-P., Rabillard, A., Wang, B., Lin, W., Faure, M., Cluzel, D., 2013. First Triassic palaeomagnetic constraints from Junggar (NW China) and their implications for the Mesozoic tectonics in Central Asia. J. Asian Earth Sci. 78, 371–394. doi:10.1016/j.jseaes.2013.01.023

Ciais, P., Jouzel, J., 1994. Deuterium and oxygen 18 in precipitation: Isotopic model, including mixed cloud processes. J. Geophys. Res. Atmospheres 99, 16793–16803. doi:10.1029/94JD00412

Cicerone, R.J., Oremland, R.S., 1988. Biogeochemical aspects of atmospheric methane. Glob. Biogeochem. Cycles 2, 299–327.

Cisneros, J.C., Abdala, F., Atayman-Güven, S., Rubidge, B.S., Şengör, A.M.C., Schultz, C.L., 2012. Carnivorous dinocephalian from the Middle Permian of Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea. Proc. Natl. Acad. Sci. 109, 1584–1588. doi:10.1073/pnas.1115975109

Cisneros, J.C., Ruta, M., 2010. Morphological diversity and biogeography of procolophonids (Amniota: Parareptilia). J. Syst. Palaeontol. 8, 607–625. doi:10.1080/14772019.2010.491986

Clapham, M.E., 2015. Ecological consequences of the Guadalupian extinction and its role in the brachiopod-mollusk transition. Paleobiology 41, 266–279.

Clapham, M.E., Fraiser, M.L., Marenco, P.J., Shen, S., 2013. Taxonomic composition and environmental distribution of post-extinction rhynchonelliform brachiopod faunas: Constraints on short-term survival and the role of anoxia in the end-Permian mass extinction. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 374, 284–292.

Clapham, M.E., Shen, S., Bottjer, D.J., 2009. The double mass extinction revisited: reassessing the severity, selectivity, and causes of the end-Guadalupian biotic crisis (Late Permian). Paleobiology 35, 32–50. doi:10.1666/08033.1

Clarke, A., O'Connor, M.I., 2014. Diet and body temperature in mammals and birds. Glob. Ecol. Biogeogr. 23, 1000–1008.

Clarke, A., Rothery, P., 2008. Scaling of body temperature in mammals and birds. Funct. Ecol. 22, 58–67. doi:10.1111/j.1365-2435.2007.01341.x

Clayton, J.L., 1998. Geochemistry of coalbed gas–A review. Int. J. Coal Geol. 35, 159–173.

Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.-X., 2013. The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36, 199–204.

Collin, P.-Y., Kershaw, S., Tribovillard, N., Forel, M.-B., Crasquin, S., 2015. Geochemistry of post-extinction microbialites as a powerful tool to assess the oxygenation of shallow marine water in the immediate aftermath of the end-Permian mass extinction. Int. J. Earth Sci. 104, 1025–1037.

Coney, L., Reimold, W.U., Hancox, P.J., Mader, D., Koeberl, C., McDonald, I., Struck, U., Vajda, V., Kamo, S.L., 2007. Geochemical and mineralogical investigation of the Permian–Triassic boundary in the continental realm of the southern Karoo Basin, South Africa. Palaeoworld 16, 67–104. doi:10.1016/j.palwor.2007.05.003

Cosgriff, J.W., Hammer, W.R., Ryan, W.J., 1982. The Pangaean reptile, *Lystrosaurus maccaigi*, in the Lower Triassic of Antarctica. J. Paleontol. 371–385.

Craig, H., 1961. Standard for reporting concentrations of deuterium and oxygen-18 in natural waters. Science 133, 1833–1834.

Craig, H., 1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. Geochim. Cosmochim. Acta 12, 133–149.

Crasquin, S., Forel, M.-B., 2014. Ostracods (Crustacea) through Permian–Triassic events. Earth-Sci. Rev. 137, 52–64.

Crasquin, S., Forel, M.-B., 2010. La plus grande crise biologique de tous les temps: la vie frôle l'extinction il y a 250 millions d'années. Géochronique 26–27.

Criss, R.E., 1999. Principles of stable isotope distribution. Oxford University Press.

Crowell, J.C., 1995. The ending of the late Paleozoic ice age during the Permian Period, in: The Permian of Northern Pangea. Springer, pp. 62–74.

Crowson, R.A., Showers, W.J., Wright, E.K., Hoering, T.C., 1991. Preparation of phosphate samples for oxygen isotope analysis. Anal. Chem. 63, 2397–2400. doi:10.1021/ac00020a038

Cubo, J., Le Roy, N., Martinez-Maza, C., Montes, L., 2012. Paleohistological estimation of bone growth rate in extinct archosaurs. Paleobiology 38, 335–349.

Cubo, J., Legendre, P., De Ricqlès, A., Montes, L., De Margerie, E., Castanet, J., Desdevises, Y., 2008. Phylogenetic, functional, and structural components of variation in bone growth rate of amniotes. Evol. Dev. 10, 217–227.

Cui, Y., Kump, L.R., Ridgwell, A., 2013. Initial assessment of the carbon emission rate and climatic consequences during the end-Permian mass extinction. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 389, 128–136.

Cushman, J.C., 2001. Crassulacean Acid Metabolism. A Plastic Photosynthetic Adaptation to Arid Environments. Plant Physiol. 127, 1439–1448. doi:10.1104/pp.010818

Daly, T.J.M., Williams, L.A., Buffenstein, R., 1997. Catecholaminergic innervation of interscapular brown adipose tissue in the naked mole-rat (Heterocephalus glaber). J. Anat. 190, 321–326. doi:10.1046/j.1469-7580.1997.19030321.x

Damiani, R., Neveling, J., Modesto, S., Yates, A., 2003. Barendskraal, a diverse amniote locality from the *Lystrosaurus* Assemblage Zone, Early Triassic of South Africa.

Damiani, R., Vasconcelos, C., Renaut, A., Hancox, J., Yates, A., 2007. *Dolichuranus primaevus* (Therapsida: Anomodontia) from the Middle Triassic of Namibia and its phylogenetic relationships. Palaeontology 50, 1531–1546.

Damiani, R.J., 2004. Temnospondyls from the Beaufort Group (Karoo Basin) of South Africa and their biostratigraphy. Gondwana Res. 7, 165–173.

Damiani, R.J., 2000. Early Triassic mastodonsaurids (Temnospondyli, Stereospondyli) from Western Australia, with remarks on mastodonsauroid palaeobiogeography. Alcheringa 24, 299–305.

Damiani, R.J., Hancox, P.J., 2003. New mastodonsaurid temnospondyls from the *Cynognathus* Assemblage Zone (Upper Beaufort Group; Karoo Basin) of South Africa. J. Vertebr. Paleontol. 23, 54–66.

Damiani, R.J., Jeannot, A.M., 2002. A brachyopid temnospondyl from the lower *Cynognathus*Assemblage Zone in the northern Karoo Basin, South Africa.

Damiani, R.J., Kitching, J.W., 2003. A new brachyopid temnospondyl from the *Cynognathus*Assemblage Zone, Upper Beaufort Group, South Africa. J. Vertebr. Paleontol. 23, 67–78.

Damiani, R.J., Rubidge, B.S., 2003. A review of the South African temnospondyl amphibian record.

Damiani, R.J., Welman, J., 2001. A long-snouted trematosaurid amphibian from the Early Triassic of South Africa. South Afr. J. Sci. 97.

D'Angela, D., Longinelli, A., 1990. Oxygen isotopes in living mammal's bone phosphate: Further results. Chem. Geol. Isot. Geosci. Sect. 86, 75–82. doi:10.1016/0168-9622(90)90007-Y

Dansgaard, W., 1964. Stable isotopes in precipitation. Tellus 16, 436–468. doi:10.1111/j.2153-3490.1964.tb00181.x

Daux, V., Lécuyer, C., Héran, M.-A., Amiot, R., Simon, L., Fourel, F., Martineau, F., Lynnerup, N., Reychler, H., Escarguel, G., 2008. Oxygen isotope fractionation between human phosphate and water revisited. J. Hum. Evol. 55, 1138–1147.

Dawson, T.E., Ehleringer, J.R., 1993. Isotopic enrichment of water in the "woody" tissues of plants: implications for plant water source, water uptake, and other studies which use the stable isotopic composition of cellulose. Geochim. Cosmochim. Acta 57, 3487–3492.

Day, M.O., 2013. Charting the fossils of the Great Karoo: a history of tetrapod biostratigraphy in the Lower Beaufort Group, South Africa. Palaeontol. Afr. 48, 41–47.

Day, M.O., Ramezani, J., Bowring, S.A., Sadler, P.M., Erwin, D.H., Abdala, F., Rubidge, B.S., 2015. When and how did the terrestrial mid-Permian mass extinction occur? Evidence from the tetrapod record of the Karoo Basin, South Africa. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 282, 20150834.

De Kock, M.O., Kirschvink, J.L., 2004. Paleomagnetic constraints on the Permian-Triassic boundary in terrestrial strata of the Karoo Supergroup, South Africa: Implications for causes of the end-Permian extinction event. Gondwana Res. 7, 175–183. doi:10.1016/S1342-937X(05)70316-6

de Ricqlès, A., 1983. Cyclical growth in the long limb bones of a sauropod dinosaur. Acta Palaeontol. Pol. 28.

de Ricqlès, A., Padian, K., Knoll, F., Horner, J.R., 2008. On the origin of high growth rates in archosaurs and their ancient relatives: Complementary histological studies on Triassic archosauriforms and the problem of a "phylogenetic signal" in bone histology. Ann. Paléontol. 94, 57–76. doi:10.1016/j.annpal.2008.03.002

de Ricqlès, A.J., 1974. Evolution of endothermy: histological evidence. Evol Theory 1, 51–80.

de Ricqlès, A.J., Padian, K., Horner, J.R., 2003. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. Ann. Paléontol. 89, 67–101. doi:10.1016/S0753-3969(03)00005-3

de Ricqlès, A.J., Padian, K., Horner, J.R., Francillon-Vieillot, H., 2000. Palaeohistology of the bones of pterosaurs (Reptilia: Archosauria): anatomy, ontogeny, and biomechanical implications. Zool. J. Linn. Soc. 129, 349–385. doi:10.1111/j.1096-3642.2000.tb00016.x

De Wit, M.J., Ghosh, J.G., De Villiers, S., Rakotosolofo, N., Alexander, J., Tripathi, A., Looy, C., 2002. Multiple organic carbon isotope reversals across the Permo-Triassic boundary of terrestrial Gondwana sequences: Clues to extinction patterns and delayed ecosystem recovery. J. Geol. 110. doi:10.1086/338411

D'Emic, M.D., 2015. Comment on "Evidence for mesothermy in dinosaurs." Science 348, 982–982. doi:10.1126/science.1260061

DeNiro, M., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochim. Cosmochim. Acta 42, 495–506. doi:10.1016/0016-7037(78)90199-0

Detian, Y., Liqin, Z., Zhen, Q., 2013. Carbon and sulfur isotopic fluctuations associated with the end-Guadalupian mass extinction in South China. Gondwana Res. 24, 1276–1282. doi:10.1016/j.gr.2013.02.008

Dole, M., Lane, G.A., Rudd, D.P., Zaukelies, D.A., 1954. Isotopic composition of atmospheric oxygen and nitrogen. Geochim. Cosmochim. Acta 6, 65–78.

Dustira, A.M., Wignall, P.B., Joachimski, M., Blomeier, D., Hartkopf-Fröder, C., Bond, D.P.G., 2013. Gradual onset of anoxia across the Permian–Triassic Boundary in Svalbard, Norway. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 374, 303–313. doi:10.1016/j.palaeo.2013.02.004

Dzialowski, E.M., Tattersall, G.J., Nicol, S.C., Frappell, P.B., 2014. Fluctuations in oxygen influence facultative endothermy in bumblebees. J. Exp. Biol. 217, 3834–3842. doi:10.1242/jeb.107052

Efremov, I.A., 1940. *Ulemosaurus svijagensis* Riab: ein Dinocephale aus den Ablagerungen des Perm der UdSSR.

Ehleringer, J.R., Monson, R.K., 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 411–439.

Ellenberger, P., 1970. Les niveaux paléontologiques de première apparition des mammifères primordiaux en Afrique du Sud et leur ichnologie: établissement de Zones Stratigraphiques detaillées dans le Stormberg du Lesotho (Afrique du Sud)(Trias Supérieur à Jurassique), in: IUGS, 2nd Symposium on Gondwana Stratigraphy and Palaeontology. Council for Scientific and Industrial Research Pretoria, pp. 343–370.

Enax, J., Fabritius, H.-O., Rack, A., Prymak, O., Raabe, D., Epple, M., 2013. Characterization of crocodile teeth: Correlation of composition, microstructure, and hardness. J. Struct. Biol. 184, 155–163.

Enlow, D.H., 1969. The bone of reptiles. Biol. Reptil. 1, 45–80.

Enlow, D.H., Brown, S.O., 1957. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part II. Tex. J. Sci. 9, 186–204.

Erickson, G.M., 1996a. Daily deposition of dentine in juvenile Alligator and assessment of tooth replacement rates using incremental line counts. J. Morphol. 228, 189–194.

Erickson, G.M., 1996b. Incremental lines of von Ebner in dinosaurs and the assessment of tooth replacement rates using growth line counts. Proc. Natl. Acad. Sci. 93, 14623–14627.

Erwin, D.H., 2001. Lessons from the past: biotic recoveries from mass extinctions. Proc. Natl. Acad. Sci. 98, 5399–5403.

Erwin, D.H., 1993. The Great Paleozoic Crisis, Reprint edition. ed. Columbia University Press, New York.

Ezcurra, M.D., Butler, R.J., Gower, D.J., 2013. “Proterosuchia”: the origin and early history of Archosauriformes. Geol. Soc. Lond. Spec. Publ. 379, 9–33.

Falconnet, J., 2012. First evidence of a bolosaurid parareptile in France (latest Carboniferous-earliest Permian of the Autun basin) and the spatiotemporal distribution of the Bolosauridae. Bull. Société Géologique Fr. 183, 495–508.

Farmer, C.G., 2016. Evolution: A lizard that generates heat. Nature 529, 470–472.

Farmer, C.G., 2000. Parental Care: The Key to Understanding Endothermy and Other Convergent Features in Birds and Mammals. Am. Nat. 155, 326–334. doi:10.1086/303323

Farmer, C.G., Carrier, D.R., 2000. Ventilation and gas exchange during treadmill locomotion in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). J. Exp. Biol. 203, 1671–1678.

Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T., 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annu. Rev. Plant Biol. 40, 503–537.

Farquhar, G.D., O'leary, M.H., Berry, J.A., 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. Funct. Plant Biol. 9, 121–137.

Ferguson, M.W.J., 1981. The structure and development of the palate in *Alligator mississippiensis*. Arch. Oral Biol. 26, 427–443.

Fernandez, V., Abdala, F., Carlson, K.J., Cook, D.C., Rubidge, B.S., Yates, A., Tafforeau, P., 2013. Synchrotron reveals Early Triassic odd couple: Injured amphibian and aestivating therapsid share burrow. PLoS ONE 8, e64978. doi:10.1371/journal.pone.0064978

Fielding, C.R., Frank, T.D., Isbell, J.L., 2008. Resolving the Late Paleozoic ice age in time and space. Geological Society of America.

Fildani, A., Weislogel, A., Drinkwater, N.J., McHargue, T., Tankard, A., Wooden, J., Hodgson, D., Flint, S., 2009. U-Pb zircon ages from the southwestern Karoo Basin, South Africa—Implications for the Permian-Triassic boundary. Geology 37, 719–722. doi:10.1130/G25685A.1

Fourel, F., Martineau, F., Lécuyer, C., Kupka, H.-J., Lange, L., Ojeimi, C., Seed, M., 2011. $^{18}O/^{16}O$ ratio measurements of inorganic and organic materials by elemental analysis-pyrolysis-isotope ratio mass spectrometry continuous-flow techniques. Rapid Commun. Mass Spectrom. RCM 25, 2691–2696. doi:10.1002/rcm.5056

Fourie, S., 1974. The cranial morphology of *Thrinaxodon liorhinus* Seeley.

Franciscus, R.G., Long, J.C., 1991. Variation in human nasal height and breadth. Am. J. Phys. Anthropol. 85, 419–427.

Fricke, H.C., Clyde, W.C., O'Neil, J.R., Gingerich, P.D., 1998. Evidence for rapid climate change in North America during the latest Paleocene thermal maximum: oxygen isotope

compositions of biogenic phosphate from the Bighorn Basin (Wyoming). Earth Planet. Sci. Lett. 160, 193–208. doi:10.1016/S0012-821X(98)00088-0

Fricke, H.C., O'Neil, J.R., 1999. The correlation between $^{18}O/^{16}O$ ratios of meteoric water and surface temperature: its use in investigating terrestrial climate change over geologic time. Earth Planet. Sci. Lett. 170, 181–196. doi:10.1016/S0012-821X(99)00105-3

Fricke, H.C., Rogers, R.R., 2000. Multiple taxon–multiple locality approach to providing oxygen isotope evidence for warm-blooded theropod dinosaurs. Geology 28, 799. doi:10.1130/0091-7613(2000)28<799:MTLATP>2.0.CO;2

Fröbisch, J., 2009. Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas. Earth-Sci. Rev. 95, 119–157.

Fröbisch, J., 2008. Global taxonomic diversity of anomodonts (Tetrapoda, Therapsida) and the terrestrial rock record across the Permian-Triassic boundary. PLoS One 3, e3733.

Fröbisch, J., Reisz, R.R., 2008. A new species of Emydops (Synapsida, Anomodontia) and a discussion of dental variability and pathology in dicynodonts. J. Vertebr. Paleontol. 28, 770–787.

Garcia, H.E., Gordon, L.I., 1992. Oxygen solubility in seawater: Better fitting equations. Limnol. Oceanogr. 37, 1307–1312.

Gauthier, J., Kluge, A.G., Rowe, T., 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. Cladistics 4, 105–209.

Gebauer, E.V., 2007. Phylogeny and Evolution of the Gorgonopsia with a Special Reference to the Skull and Skeleton of GPIT/RE/7113 (*'Aelurognathus?'parringtoni*). Universität Tübingen.

Goedert, J., Amiot, R., Boudad, L., Buffetaut, E., Fourel, F., Godefroit, P., Kusuhashi, N., Suteethorn, V., Tong, H., Watabe, M., others, 2016. Preliminary investigation of seasonal patterns recorded in the oxygen isotope compositions of theropod dinosaur tooth enamel. Palaios 31, 10–19.

Gonfiantini, R., Stichler, W., Rozanski, K., 1995. Standards and intercomparison materials distributed by the International Atomic Energy Agency for stable isotope measurements.

Goudemand, N., Romano, C., Brayard, A., Hochuli, P.A., Bucher, H., 2013. Comment on "Lethally Hot Temperatures During the Early Triassic Greenhouse." Science 339, 1033–1033. doi:10.1126/science.1232924

Govender, R., 2008. Description of the postcranial anatomy of *Aulacephalodon baini* and its possible relationship with'*Aulacephalodon peavoti*'. South Afr. J. Sci. 104, 479–486.

Govender, R., Hancox, P.J., Yates, A.M., 2008. Re-evaluation of the postcranial skeleton of the Triassic dicynodont *Kannemeyria simocephalus* from the *Cynognathus* Assemblage Zone (Subzone B) of South Africa.

Gower, D.J., Hancox, P.J., Botha-Brink, J., Sennikov, A.G., Butler, R.J., 2014. A new species of *Garjainia* Ochev, 1958 (Diapsida: Archosauriformes: Erythrosuchidae) from the Early Triassic of South Africa. PloS One 9.

Gower, D.J., Sennikov, A.G., 2000. Early archosaurs from Russia, in: Benton, M.J., Shishkin, M.A., Unwin, D.M. (Eds.), The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia. Cambridge University Press, pp. 140–159.

Grady, J.M., Enquist, B.J., Dettweiler-Robinson, E., Wright, N.A., Smith, F.A., 2014. Evidence for mesothermy in dinosaurs. Science 344, 1268–1272.

Grafenstein, U.V., Bocherens, H., Müller, J., Trimborn, P., Alefs, J., 1996. A 200 year mid-European air temperature record preserved in lake sediments: An extension of the $\delta^{18}O_p$-air temperature relation into the past. Geochim. Cosmochim. Acta 60, 4025–4036. doi:10.1016/S0016-7037(96)00230-X

Grasby, S.E., Beauchamp, B., 2008. Intrabasin variability of the carbon-isotope record across the Permian–Triassic transition, Sverdrup Basin, Arctic Canada. Chem. Geol. 253, 141–150.

Grasby, S.E., Beauchamp, B., Embry, A., Sanei, H., 2013. Recurrent Early Triassic ocean anoxia. Geology 41, 175–178.

Grasby, S.E., Sanei, H., Beauchamp, B., 2011. Catastrophic dispersion of coal fly ash into oceans during the latest Permian extinction. Nat. Geosci. 4, 104–107.

Greenwald, O.E., 1974. Thermal dependence of striking and prey capture by gopher snakes. Copeia 141–148.

Grice, K., Cao, C., Love, G.D., Böttcher, M.E., Twitchett, R.J., Grosjean, E., Summons, R.E., Turgeon, S.C., Dunning, W., Jin, Y., 2005. Photic zone euxinia during the Permian-Triassic superanoxic event. Science 307, 706–709.

Grine, F.E., 1977. Postcanine tooth function and jaw movement in the gomphodont cynodont *Diademodon* (Reptilia; Therapsida).

Grine, F.E., Forster, C.A., Cluver, M.A., Georgi, J.A., 2006. Cranial Variability, Ontogeny, and Taxonomy of *Lystrosaurus* from the Karoo Basin of South Africa, in: Carrano, M.T., Gaudin, T.J., Blob, R.W., Wible, J.R. (Eds.), Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 432–503.

Grine, F.E., Hahn, B.D., 1978. Allometric growth in the Diademodontinae (Reptilia; Therapsida); a preliminary report.

Groves, J.R., Wang, Y., 2013. Timing and size selectivity of the Guadalupian (Middle Permian) fusulinoidean extinction. J. Paleontol. 87, 183–196. doi:10.1666/12-076R.1

Guy, R.D., Berry, J.A., Fogel, M.L., Hoering, T.C., 1989. Differential fractionation of oxygen isotopes by cyanide-resistant and cyanide-sensitive respiration in plants. Planta 177, 483–491.

Guy, R.D., Fogel, M.L., Berry, J.A., 1993. Photosynthetic fractionation of the stable isotopes of oxygen and carbon. Plant Physiol. 101, 37–47.

Hallam, A., Wignall, P.B., 1999. Mass extinctions and sea-level changes. Earth-Sci. Rev. 48, 217–250. doi:10.1016/S0012-8252(99)00055-0

Hancox, P.J., Angielczyk, K.D., Rubidge, B.S., 2013. *Angonisaurus* and *Shansiodon*, dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from subzone C of the *Cynognathus* assemblage zone (Middle Triassic) of South Africa. J. Vertebr. Paleontol. 33, 655–676.

Hancox, P.J., Rubidge, B.S., 1996. The first specimen of the Mid-Triassic Dicynodont *Angonisaurus* from the Karoo of South Africa: implications for the dating and biostratigraphy of the *Cynognathus* Assemblage Zone, Upper Beaufort Group. South Afr. J. Sci. 391–392.

Hancox, P.J., Shishkin, M.A., Rubidge, B.S., Kitching, J.W., 1995. A threefold subdivision of the *Cynognathus* Assemblage Zone (Beaufort Group, South Africa) and its palaeogeographical implications. South Afr. J. Sci. 91, 143–144.

Haq, B.U., Schutter, S.R., 2008. A chronology of Paleozoic sea-level changes. Science 322, 64–68.

Harlow, P., Grigg, G., 1984. Shivering thermogenesis in a brooding diamond python, Python spilotes spilotes. Copeia 959–965.

Harrison, J.F., Fewell, J.H., Roberts, S.P., Hall, H.G., 1996. Achievement of thermal stability by varying metabolic heat production in flying honeybees. Science 274, 88–90.

Heaton, T.H., 1999. Spatial, species, and temporal variations in the $^{13}C/^{12}C$ ratios of C_3 plants: implications for palaeodiet studies. J. Archaeol. Sci. 26, 637–649.

Heckert, A.B., 2009. New ID-TIMS U-Pb ages for Chinle Group strata (Upper Triassic) in New Mexico and Arizona, correlation to the Newark Supergroup, and implications for the "long Norian," in: 2009 Portland GSA Annual Meeting.

Helliker, B.R., Ehleringer, J.R., 2000. Establishing a grassland signature in veins: ^{18}O in the leaf water of C_3 and C_4 grasses. Proc. Natl. Acad. Sci. 97, 7894–7898.

Hewison, R.H., 2007. The skull and mandible of the stereospondyl *Lydekkerina huxleyi*,(Tetrapoda: Temnospondyli) from the Lower Triassic of South Africa, and a reappraisal

of the family Lydekkerinidae, its origin, taxonomic relationships and phylogenetic importance. J. Temnospondyl Palaeontol. 1, 1–80.

Heydari, E., Hassanzadeh, J., 2003. Deev Jahi Model of the Permian–Triassic boundary mass extinction: a case for gas hydrates as the main cause of biological crisis on Earth. Sediment. Geol. 163, 147–163. doi:10.1016/j.sedgeo.2003.08.002

Hildebrand, M., Goslow, G.E.J., 2001. Analysis of Vertebrate Structure.,(John Wiley & Sons, Inc.: USA.).

Hillenius, W.J., 1994. Turbinates in Therapsids: evidence for late Permian origins of mammalian endothermy. Evolution 48, 207–229. doi:10.2307/2410089

Hillenius, W.J., 1992. The evolution of nasal turbinates and mammalian endothermy. Paleobiology 18, 17–29.

Hillenius, W.J., Ruben, J.A., 2004. The evolution of endothermy in terrestrial vertebrates: Who? When? Why? Physiol. Biochem. Zool. 77, 1019–1042.

Hillson, S., 1986. Teeth. Cambridge University Press, Cambridge.

Hinojosa, J.L., Brown, S.T., Chen, J., DePaolo, D.J., Paytan, A., Shen, S., Payne, J.L., 2012. Evidence for end-Permian ocean acidification from calcium isotopes in biogenic apatite. Geology 40, 743–746.

Hitchon, B., 1974. Occurrence of natural gas hydrates in sedimentary basins. Springer.

Hoppe, K.., Stover, S.M., Pascoe, J.R., Amundson, R., 2004. Tooth enamel biomineralization in extant horses: implications for isotopic microsampling. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 206, 355–365. doi:10.1016/j.palaeo.2004.01.012

Hopson, J.A., 2012. The role of foraging mode in the origin of therapsids: implications for the origin of mammalian endothermy. Fieldiana Life Earth Sci. 126–148.

Hopson, J.A., 1964. Tooth replacement in cynodont, dicynodont and therocephalian reptiles, in: Proceedings of the Zoological Society of London. Wiley Online Library, pp. 625–654.

Huang, C., Tong, J., Hinnov, L., Chen, Z.Q., 2012. Did the great dying of life take 700 k.y.? Evidence from global astronomical correlation of the Permian-Triassic boundary interval: REPLY. Geology 40, e268–e268. doi:10.1130/G33200Y.1

Huang, C., Tong, J., Hinnov, L., Chen, Z.Q., 2011. Did the great dying of life take 700 k.y.? Evidence from global astronomical correlation of the Permian-Triassic boundary interval. Geology 39, 779–782. doi:10.1130/G32126.1

Hutchison, V.H., Dowling, H.G., Vinegar, A., 1966. Thermoregulation in a Brooding Female Indian Python, Python molurus bivittatus. Science 151, 694–695. doi:10.1126/science.151.3711.694

Huttenlocker, A.K., 2014. Body size reductions in nonmammalian eutheriodont therapsids (Synapsida) during the end-Permian mass extinction. PloS One 9, e87553.

Huttenlocker, A.K., Botha-Brink, J., 2014. Bone microstructure and the evolution of growth patterns in Permo-Triassic therocephalians (Amniota, Therapsida) of South Africa. PeerJ 2, e325.

Iacumin, P., Bocherens, H., Mariotti, A., Longinelli, A., 1996. Oxygen isotope analyses of co-existing carbonate and phosphate in biogenic apatite: a way to monitor diagenetic alteration of bone phosphate? Earth Planet. Sci. Lett. 142, 1–6. doi:10.1016/0012-821X(96)00093-3

Iacumin, P., Longinelli, A., 2002. Relationship between $\delta^{18}O$ values for skeletal apatite from reindeer and foxes and yearly mean $\delta^{18}O$ values of environmental water. Earth Planet. Sci. Lett. 201, 213–219.

IAEA/WMO, 2009. Global Network of Isotopes in Precipitation. The GNIP Database. [WWW Document]. URL http://www.iaea.org/water

Irmis, R., Mundil, R., 2008. New age constraints from the Chinle Formation revise global comparisons of Late Triassic vertebrate assemblages, in: Journal of Vertebrate Paleontology. SOC VERTEBRATE PALEONTOLOGY 60 REVERE DR, STE 500, NORTHBROOK, IL 60062 USA, p. 95A–95A.

Irmis, R.B., Whiteside, J.H., 2011. Delayed recovery of non-marine tetrapods after the end-Permian mass extinction tracks global carbon cycle. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. rspb20111895.

Isozaki, Y., 1997. Permo-Triassic boundary superanoxia and stratified superocean: records from lost deep sea. Science 276, 235–238.

Isozaki, Y., Kawahata, H., Minoshima, K., 2007a. The Capitanian (Permian) Kamura cooling event: The beginning of the Paleozoic–Mesozoic transition. Palaeoworld 16, 16–30. doi:10.1016/j.palwor.2007.05.011

Isozaki, Y., Kawahata, H., Ota, A., 2007b. A unique carbon isotope record across the Guadalupian–Lopingian (Middle–Upper Permian) boundary in mid-oceanic paleo-atoll carbonates: The high-productivity “Kamura event” and its collapse in Panthalassa. Glob. Planet. Change 55, 21–38. doi:10.1016/j.gloplacha.2006.06.006

Isozaki, Y., Yao, J., Ji, Z., Saitoh, M., Kobayashi, N., Sakai, H., 2008. Rapid sea-level change in the Late Guadalupian (Permian) on the Tethyan side of South China: litho-and biostratigraphy of the Chaotian section in Sichuan. Proc. Jpn. Acad. Ser. B Phys. Biol. Sci. 84, 344.

Ivakhnenko, M.F., 2003. Eotherapsids from the east European placket (Late Permian).

Ivakhnenko, M.F., 2001. Tetrapods from the east european placket—Late Paleozoic natural territorial complex. Tr Paleontol Inst Ross Akad Nauk 283, 1–200.

Ivakhnenko, M.F., 1973. New Cisuralian cotylosaurs. Paleontol J 7, 247–249.

Ivakhnenko, M.F., Tverdokhlebova, G.I., 1987. A revision of the Permian bolosauromorphs of eastern Europe. Paleontol. J. 1987, 93–100.

Ivanov, A.V., 2007. Evaluation of different models for the origin of the Siberian Traps. Geol. Soc. Am. Spec. Pap. 430, 669–691. doi:10.1130/2007.2430(31)

Ivanov, A.V., He, H., Yan, L., Ryabov, V.V., Shevko, A.Y., Palesskii, S.V., Nikolaeva, I.V., 2013. Siberian Traps large igneous province: Evidence for two flood basalt pulses around the Permo-Triassic boundary and in the Middle Triassic, and contemporaneous granitic magmatism. Earth-Sci. Rev. 122, 58–76.

Ivanov, K.P., 1989. Thermoregulatory chemical metabolism and muscle work efficiency. J. Therm. Biol. 14, 1–18.

Jalil, N.-E., 1999. Continental Permian and Triassic vertebrates from Algeria and Morocco: stratigraphic correlation. J. Afr. Earth Sci. 29, 219–226. doi:10.1016/S0899-5362(99)00091-3

Jalil, N.-E., Janvier, P., 2005. Les pareiasaures (Amniota, Parareptilia) du Permien supérieur du Bassin d'Argana, Maroc. Geodiversitas 27, 35–132.

Jeannot, A.M., Damiani, R., Rubidge, B.S., 2006. Cranial anatomy of the Early Triassic stereospondyl *Lydekkerina huxleyi* (Tetrapoda: Temnospondyli) and the taxonomy of South African lydekkerinids. J. Vertebr. Paleontol. 26, 822–838.

Ji, Q., Luo, Z.-X., Yuan, C.-X., Tabrum, A.R., 2006. A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals. Science 311, 1123–1127.

Jin, Y.G., Zhang, J., Shang, Q.H., 1994. Two phases of the end-Permian mass extinction, in: Embry, A.F., Beauchamp, B., Glass, D.J. (Eds.), Pangea: Global Environments and Resources. Memoir, pp. 818–822.

Joachimski, M.M., Lai, X., Shen, S., Jiang, H., Luo, G., Chen, B., Chen, J., Sun, Y., 2012. Climate warming in the latest Permian and the Permian–Triassic mass extinction. Geology 40, 195–198. doi:10.1130/G32707.1

Johnson, B.J., Fogel, M.L., Miller, G.H., 1998. Stable isotopes in modern ostrich eggshell: a calibration for paleoenvironmental applications in semi-arid regions of southern Africa. Geochim. Cosmochim. Acta 62, 2451–2461.

Jost, A.B., Mundil, R., He, B., Brown, S.T., Altiner, D., Sun, Y., DePaolo, D.J., Payne, J.L., 2014. Constraining the cause of the end-Guadalupian extinction with coupled records of carbon and calcium isotopes. Earth Planet. Sci. Lett. 396, 201–212.

Kammerer, C.F., 2014. Theriodontia: introduction, in: Early Evolutionary History of the Synapsida. Springer, pp. 165–169.

Kammerer, C.F., 2011. Systematics of the Anteosauria (Therapsida: Dinocephalia). J. Syst. Palaeontol. 9, 261–304. doi:10.1080/14772019.2010.492645

Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D., Fröbisch, J., 2011. A comprehensive taxonomic revision of *Dicynodon* (Therapsida, Anomodontia) and its implications for dicynodont phylogeny, biogeography, and biostratigraphy. J. Vertebr. Paleontol. 31, 1–158.

Kammerer, C.F., Fröbisch, J., Angielczyk, K.D., 2013. On the validity and phylogenetic position of *Eubrachiosaurus browni*, a kannemeyeriiform dicynodont (Anomodontia) from Triassic North America. PLoS ONE e64203.

Kammerer, C.F., Smith, R.M.H., Day, M.O., Rubidge, B.S., 2015. New information on the morphology and stratigraphic range of the mid-Permian gorgonopsian *Eriphostoma microdon* Broom, 1911. Pap. Palaeontol. 1, 201–221. doi:10.1002/spp2.1012

Katz, S., 2002. Design of heterothermic muscle in fish. J. Exp. Biol. 205, 2251–2266.

Keeling, R.F., Garcia, H.E., 2002. The change in oceanic O2 inventory associated with recent global warming. Proc. Natl. Acad. Sci. 99, 7848–7853.

Kelley, N.P., Pyenson, N.D., 2015. Evolutionary innovation and ecology in marine tetrapods from the Triassic to the Anthropocene. Science 348, aaa3716.

Kelly, J.F., 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. Can. J. Zool. 78, 1–27.

Kemp, T.S., 2012. The origin and radiation of Therapsids, in: Chinsamy-Turan, A. (Ed.), Forerunners of Mammals: Radiation, Histology, Biology. Indiana University Press, Bloomington, pp. 3–28.

Kemp, T.S., 2006a. The origin of mammalian endothermy: a paradigm for the evolution of complex biological structure. Zool. J. Linn. Soc. 147, 473–488.

Kemp, T.S., 2006b. The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis. J. Evol. Biol. 19, 1231–1247.

Kershaw, S., Crasquin, S., Li, Y., Collin, P.-Y., Forel, M.-B., 2012. Ocean Acidification and the End-Permian Mass Extinction: To What Extent does Evidence Support Hypothesis? Geosciences 2, 221–234.

Keyser, A.W., 1973. A preliminary study of the type area of the *Cistecephalus* zone of the Beaufort Series, and a revision of the anomodont family Cistecephalidae. Government Printer, South Africa.

Keyser, A.W., 1971. Some ecological aspects of the *Cistecephalus*-zone of the Beaufort series of South Africa, in: Proc. Second International Symposium on Gondwana Stratigraphy and Palaeontology. Cape Town and Johannesburg. SH Haughton Ed. CSIR, Pretoria. Presented at the 2nd Gondwana Symposium, pp. 687–689.

Khlyupin, A.Y., 2007. Cemetery of the Permian reptiles. Paleomir 1, 50–57.

Kidder, D.L., Worsley, T.R., 2004. Causes and consequences of extreme Permo-Triassic warming to globally equable climate and relation to the Permo-Triassic extinction and recovery. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 203, 207–237. doi:10.1016/S0031-0182(03)00667-9

Kimmig, J., Arp, G., 2010. Phytosaur remains from the Norian Arnstadt Formation (Leine Valley, Germany), with reference to European phytosaur habitats. Palaeodiversity 3, 215–224.

King, G.M., 1993. Species longevity and generic diversity in dicynodont mammal-like reptiles. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 102, 321–332.

King, G.M., 1981. The Functional Anatomy of a Permian Dicynodont. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 291, 243–322. doi:10.1098/rstb.1981.0001

Kitching, J.W., 1978. The stratigraphic distribution and occurrence of South African fossil Amphibia in the Beaufort Beds.

Kitching, J.W., 1977. The distribution of the Karroo vertebrate fauna: with special reference to certain genera and the bearing of this distribution on the zoning of the Beaufort beds. Bernard Price Institute for Palaeontological Research, University of the Witwatersrand.

Kitching, J.W., 1963. Notes on some fossil pockets and bone beds in the *Cynognathus*-Zone in the Burghersdorp and Lady Frere districts.

Knoll, F., 2005. The tetrapod fauna of the Upper Elliot and Clarens formations in the main Karoo Basin (South Africa and Lesotho). Bull. Société Géologique Fr. 176, 81–91.

Knoll, F., 2004. Review of the tetrapod fauna of the “Lower Stormberg Group” of the main Karoo Basin (southern Africa): implication for the age of the Lower Elliot Formation. Bull. Société Géologique Fr. 175, 73–84.

Koch, P.L., 1998. Isotopic reconstruction of past continental environments. Annu. Rev. Earth Planet. Sci. 26, 573–613.

Koch, P.L., Fogel, M.L., Tuross, N., 1994. Tracing the diets of fossil animals using stable isotopes. Stable Isot. Ecol. Environ. Sci. 63–92.

Koch, P.L., Tuross, N., Fogel, M.L., 1997. The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite. J. Archaeol. Sci. 24, 417–430.

Kockum, P.C.F., Herbert, R.B., Gislason, S.R., 2006. A diverse ecosystem response to volcanic aerosols. Chem. Geol. 231, 57–66.

Kofukuda, D., Isozaki, Y., Igo, H., 2014. A remarkable sea-level drop and relevant biotic responses across the Guadalupian–Lopingian (Permian) boundary in low-latitude mid-Panthalassa: Irreversible changes recorded in accreted paleo-atoll limestones in Akasaka and Ishiyama, Japan. J. Asian Earth Sci. 82, 47–65. doi:10.1016/j.jseaes.2013.12.010

Kohn, M.J., 2010. Carbon isotope compositions of terrestrial C_3 plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate. Proc. Natl. Acad. Sci. 107, 19691–19695. doi:10.1073/pnas.1004933107

Kohn, M.J., 1996. Predicting animal $\delta^{18}O$: Accounting for diet and physiological adaptation. Geochim. Cosmochim. Acta 60, 4811–4829. doi:10.1016/S0016-7037(96)00240-2

Kohn, M.J., Schoeninger, M., Valley, J., 1996. Herbivore tooth oxygen isotope compositions: Effects of diet and physiology. Geochim. Cosmochim. Acta 60, 3889–3896. doi:10.1016/0016-7037(96)00248-7

Kolodny, Y., Luz, B., Sander, M., Clemens, W.A., 1996. Dinosaur bones: fossils or pseudomorphs? The pitfalls of physiology reconstruction from apatitic fossils. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 126, 161–171. doi:10.1016/S0031-0182(96)00112-5

Korte, C., Jasper, T., Kozur, H.W., Veizer, J., 2005a. $\delta^{18}O$ and $\delta^{13}C$ of Permian brachiopods: A record of seawater evolution and continental glaciation. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 224, 333–351. doi:10.1016/j.palaeo.2005.03.015

Korte, C., Jones, P.J., Brand, U., Mertmann, D., Veizer, J., 2008. Oxygen isotope values from high-latitudes: Clues for Permian sea-surface temperature gradients and Late Palaeozoic deglaciation. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 269, 1–16. doi:10.1016/j.palaeo.2008.06.012

Korte, C., Kozur, H.W., 2010. Carbon-isotope stratigraphy across the Permian–Triassic boundary: A review. J. Asian Earth Sci. 39, 215–235. doi:10.1016/j.jseaes.2010.01.005

Korte, C., Kozur, H.W., Veizer, J., 2005b. $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ values of Triassic brachiopods and carbonate rocks as proxies for coeval seawater and palaeotemperature. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 226, 287–306. doi:10.1016/j.palaeo.2005.05.018

Korte, C., Pande, P., Kalia, P., Kozur, H.W., Joachimski, M.M., Oberhänsli, H., 2010. Massive volcanism at the Permian–Triassic boundary and its impact on the isotopic

composition of the ocean and atmosphere. J. Asian Earth Sci. 37, 293–311. doi:10.1016/j.jseaes.2009.08.012

Koteja, P., 2004. The evolution of concepts on the evolution of endothermy in birds and mammals. Physiol. Biochem. Zool. 77, 1043–1050.

Koteja, P., 2000. Energy assimilation, parental care and the evolution of endothermy. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 267, 479–484.

Kovac, H., Stabentheiner, A., 2011. Thermoregulation of foraging honeybees on flowering plants: seasonal variability and influence of radiative heat gain. Ecol. Entomol. 36, 686–699. doi:10.1111/j.1365-2311.2011.01313.x

Kriloff, A., Germain, D., Canoville, A., Vincent, P., Sache, M., Laurin, M., 2008. Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference. J. Evol. Biol. 21, 807–826. doi:10.1111/j.1420-9101.2008.01512.x

Kronfeld-Schor, N., Dayan, T., 2013. Thermal ecology, environments, communities, and global change: energy intake and expenditure in endotherms. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 44, 461–480.

Kroopnick, P., Craig, H., 1972. Atmospheric oxygen: isotopic composition and solubility fractionation. Science 175, 54–55. doi:10.1126/science.175.4017.54

Krull, E.S., Retallack, G.J., 2000. $\delta^{13}C$ depth profiles from paleosols across the Permian-Triassic boundary: Evidence for methane release. Geol. Soc. Am. Bull. 112, 1459–1472. doi:10.1130/0016-7606(2000)112<1459:CDPFPA>2.0.CO;2

Krull, E.S., Retallack, G.J., Campbell, H.J., Lyon, G.L., 2000. $\delta^{13}C_{org}$ chemostratigraphy of the Permian-Triassic boundary in the Maitai Group, New Zealand: Evidence for high-latitudinal methane release. N. Z. J. Geol. Geophys. 43, 21–32.

Kunc, F., 1971. Decomposition of vanillin by soil microorganisms. Folia Microbiol. (Praha) 16, 41–50.

Kurita, N., Ichiyanagi, K., Matsumoto, J., Yamanaka, M.D., Ohata, T., 2009. The relationship between the isotopic content of precipitation and the precipitation amount in tropical regions. J. Geochem. Explor. 102, 113–122.

Kvenvolden, K.A., 1993. Gas hydrates-geological perspective and global change. Rev. Geophys.-Richmond Va. Then Wash.- 31, 173–173.

Kvenvolden, K.A., 1988. Origins of Methane in the Earth Methane hydrate — A major reservoir of carbon in the shallow geosphere? Chem. Geol. 71, 41–51. doi:10.1016/0009-2541(88)90104-0

Lane, G.A., Dole, M., 1956. Fractionation of oxygen isotopes during respiration. Science 123, 574–576.

Langer, M.C., 2000. The first record of dinocephalians in South America: Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná Basin, Brazil. Neues Jahrb. Für Geol. Paläontol. 69–95.

Langer, M.C., Ezcurra, M.D., Bittencourt, J.S., Novas, F.E., 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. Biol. Rev. 85, 55–110.

Lau, K.V., Maher, K., Altiner, D., Kelley, B.M., Kump, L.R., Lehrmann, D.J., Silva-Tamayo, J.C., Weaver, K.L., Yu, M., Payne, J.L., 2016. Marine anoxia and delayed Earth system recovery after the end-Permian extinction. Proc. Natl. Acad. Sci. 113, 2360–2365.

Laurin, M., Reisz, R.R., 1996. The osteology and relationships of *Tetraceratops insignis*, the oldest known therapsid. J. Vertebr. Paleontol. 16, 95–102.

Laurin, M., Reisz, R.R., 1990. *Tetraceratops* is the oldest known therapsid. Nature 345, 249–250.

Lécuyer, C., 2014. Water on Earth. John Wiley & Sons.

Lécuyer, C., 2004. Oxygen isotope analysis of phosphate. Handb. Stable Isot. Anal. Tech. 1, 482–499.

Lécuyer, C., Amiot, R., Touzeau, A., Trotter, J., 2013. Calibration of the phosphate $\delta^{18}O$ thermometer with carbonate–water oxygen isotope fractionation equations. Chem. Geol. 347, 217–226. doi:10.1016/j.chemgeo.2013.03.008

Lécuyer, C., Balter, V., Martineau, F., Fourel, F., Bernard, A., Amiot, R., Gardien, V., Otero, O., Legendre, S., Panczer, G., Simon, L., Martini, R., 2010. Oxygen isotope fractionation between apatite-bound carbonate and water determined from controlled experiments with synthetic apatites precipitated at 10–37 °C. Geochim. Cosmochim. Acta 74, 2072–2081. doi:10.1016/j.gca.2009.12.024

Lécuyer, C., Bogey, C., Garcia, J.-P., Grandjean, P., Barrat, J.-A., Floquet, M., Bardet, N., Pereda-Superbiola, X., 2003. Stable isotope composition and rare earth element content of vertebrate remains from the Late Cretaceous of northern Spain (Laño): did the environmental record survive? Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 193, 457–471. doi:10.1016/S0031-0182(03)00261-X

Lécuyer, C., Fourel, F., Martineau, F., Amiot, R., Bernard, A., Daux, V., Escarguel, G., Morrison, J., 2007. High-precision determination of $^{18}O/^{16}O$ ratios of silver phosphate by EA-pyrolysis-IRMS continuous flow technique. J. Mass Spectrom. JMS 42, 36–41. doi:10.1002/jms.1130

Lécuyer, C., Grandjean, P., O'Neil, J.R., Cappetta, H., Martineau, F., 1993. Thermal excursions in the ocean at the Cretaceous–Tertiary boundary (northern Morocco): $\delta^{18}O$ record of phosphatic fish debris. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 105, 235–243.

Lécuyer, C., Grandjean, P., Sheppard, S.M.F., 1999. Oxygen isotope exchange between dissolved phosphate and water at temperatures ≤135°C: inorganic versus biological fractionations. Geochim. Cosmochim. Acta 63, 855–862. doi:10.1016/S0016-7037(99)00096-4

Lee, J.-E., Fung, I., 2008. "Amount effect" of water isotopes and quantitative analysis of post-condensation processes. Hydrol. Process. 22, 1–8.

Lee, M.S.Y., 2013. Turtle origins: insights from phylogenetic retrofitting and molecular scaffolds. J. Evol. Biol. 26, 2729–2738.

Lee, M.S.Y., 1997. A taxonomic revision of pareiasaurian reptiles: implications for Permian terrestrial palaeoecology. Mod. Geol. 21, 231–298. doi:10.1111/j.1096-3642.1997.tb01279.x

Lee-Thorp, J.A., Sealy, J.C., Van Der Merwe, N.J., 1989. Stable carbon isotope ratio differences between bone collagen and bone apatite, and their relationship to diet. J. Archaeol. Sci. 16, 585–599.

Legendre, L.J., Guénard, G., Botha-Brink, J., Cubo, J., 2016. Palaeohistological Evidence for Ancestral High Metabolic Rate in Archosaurs. Syst. Biol. syw033.

LeGeros, R.Z., 1981. Apatites in biological systems., in: Inorganic Biological Crystal Growth. Process Crystal Growth and Characterization. B. Pamplin., pp. 1–45.

LeGeros, R.Z., Trautz, O.R., Klein, E., LeGeros, J.P., 1969. Two types of carbonate substitution in the apatite structure. Experientia 25, 5–7. doi:10.1007/BF01903856

Leitch, D.B., Catania, K.C., 2012. Structure, innervation and response properties of integumentary sensory organs in crocodilians. J. Exp. Biol. 215, 4217–4230. doi:10.1242/jeb.076836

Levinson, A.A., Luz, B., Kolodny, Y., 1987. Variations in oxygen isotopic compositions of human teeth and urinary stones. Appl. Geochem. 2, 367–371.

Li, J., Sun, A., 2008. Subclass Synapsida, in: Li, J., Wu, X., Zhang, F. (Eds.), The Chinese Fossil Reptiles and Their Kin. Science Press Beijing, pp. 379–417.

Li, W.J., Ni, B.L., Jin, D.Q., Zhang, Q.G., 1988. Measurement of the absolute abundance of O-17 in V-SMOW. Kexue Tongbao 33, 1610–1613.

Li, X.-W., Liu, J., 2013. New specimens of pareiasaurs from the Upper Permian Sunjiagou Formation of Liulin, Shanxi and their implications for the taxonomy of Chinese pareiasaurs. 古脊椎动物学报 51, 199–204.

Lillywhite, H.B., Licht, P., Chelgren, P., 1973. The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, Bufo boreas. Ecology 375–383.

Lindemann, F.J., Kielan-Jaworowska, Z., Heintz, N., Naktrem, H.A., 1991. Temnospondyls and the Lower Triassic paleogeography of Spitsbergen, in: Fifth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota Contributions from the Paleontological Museum, University of Oslo. pp. 39–40.

Little, A.G., Seebacher, F., 2014. The evolution of endothermy is explained by thyroid hormone-mediated responses to cold in early vertebrates. J. Exp. Biol. 217, 1642–1648.

Liu, J., 2015. New discoveries from the *Sinokannemeyeria-Shansisuchus* Assemblage Zone: 1. Kannemeyeriiformes Shanxi China Vert PalAsiat 53, 16–28.

Liu, J., 2013. Osteology, ontogeny, and phylogenetic position of *Sinophoneus yumenensis* (Therapsida, Dinocephalia) from the Middle Permian Dashankou Fauna of China. J. Vertebr. Paleontol. 33, 1394–1407.

Liu, J., 2010. Dashankou Fauna: a unique window on the early evolution of therapsids. Bull. Chin. Acad. Sci. 24, 83–85.

Liu, J., Bever, G.S., 2015. The last diadectomorph sheds light on Late Palaeozoic tetrapod biogeography. Biol. Lett. 11, 20150100.

Liu, J., Butler, R., Sullivan, C., Ezcurra, M., 2015. "*Chasmatosaurus ultimus*,"a putative proterosuchid archosauriform from the Middle Triassic, is an indeterminate crown archosaur. J. Vertebr. Paleontol. 35, e965779.

Liu, J., Li, L., Li, X.W., 2013. SHRIMP U-Pb zircon dating of the Triassic Ermaying and Tongchuan formations in Shanxi, China and its stratigraphic implications. Vert PalAs 51, 162–168.

Liu, J., Rubidge, B., Li, J., 2009. New basal synapsid supports Laurasian origin for therapsids. Acta Palaeontol. Pol. 54, 393–400.

Liu, J., Shang, Q.-H., Sun, K.-Q., Li, L., 2012. The horizon of Dashankou Fauna and the Permo-Triassic strata in northern Qilian area, China. Vertebr. Palasiat. 50, 373–381.

Longinelli, A., 1984. Oxygen isotopes in mammal bone phosphate: a new tool for paleohydrological and paleoclimatological research? Geochim. Cosmochim. Acta 48, 385–390.

Longinelli, A., Iacumin, P., Davanzo, S., Nikolaev, V., 2003. Modern reindeer and mice: revised phosphate–water isotope equations. Earth Planet. Sci. Lett. 214, 491–498.

Longinelli, A., Nuti, S., 1973. Oxygen isotope measurements of phosphate from fish teeth and bones. Earth Planet. Sci. Lett. 20, 337–340. doi:10.1016/0012-821X(73)90007-1

Loock, J.C., Brynard, H.J., Heard, R.G., Kitching, J.W., Rubidge, B.S., 1994. The stratigraphy of the Lower Beaufort Group in an area north of Laingsburg, South Africa. J. Afr. Earth Sci. 18, 185–195. doi:10.1016/0899-5362(94)90003-5

Looy, C.V., Twitchett, R.J., Dilcher, D.L., Van Konijnenburg-Van Cittert, J.H., Visscher, H., 2001. Life in the end-Permian dead zone. Proc. Natl. Acad. Sci. 98, 7879–7883.

Lucas, P., Constantino, P., Wood, B., Lawn, B., 2008. Dental enamel as a dietary indicator in mammals. BioEssays 30, 374–385.

Lucas, S.G., Spielmann, J.A., Hunt, A.P., 2007. Biochronological significance of Late Triassic Tetrapods from Krasiejow, Poland, in: The Global Triassic: Bulletin 41. New Mexico Museum of Natural History and Science.

Lucas, S.G., Zeigler, K.E., 2005. The Nonmarine Permian: Bulletin 30. New Mexico Museum of Natural History and Science.

Luo, Z.-X., Gatesy, S.M., Jenkins, F.A., Amaral, W.W., Shubin, N.H., 2015. Mandibular and dental characteristics of Late Triassic mammaliaform *Haramiyavia* and their ramifications for basal mammal evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. 112, E7101–E7109. doi:10.1073/pnas.1519387112

Luz, B., Kolodny, Y., 1985. Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites, IV. Mammal teeth and bones. Earth Planet. Sci. Lett. 75, 29–36. doi:10.1016/0012-821X(85)90047-0

Luz, B., Kolodny, Y., Horowitz, M., 1984. Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water. Geochim. Cosmochim. Acta 48, 1689–1693. doi:10.1016/0016-7037(84)90338-7

MacDougall, M.J., Reisz, R.R., 2014. The first record of a nyctiphruretid parareptile from the Early Permian of North America, with a discussion of parareptilian temporal fenestration. Zool. J. Linn. Soc. 172, 616–630.

MacLeod, K.G., Smith, R.M.H., Koch, P.L., Ward, P.D., 2000. Timing of mammal-like reptile extinctions across the Permian-Triassic boundary in South Africa. Geology 28, 227. doi:10.1130/0091-7613(2000)28<227:TOMREA>2.0.CO;2

Maier, W., Ruf, I., 2016. Evolution of the mammalian middle ear: a historical review. J. Anat. 228, 270–283. doi:10.1111/joa.12379

Maisch, M.W., 2001. Observations on Karoo vertebrates. Part 2. a new skull-reconstruction of *Stahleckeria potens* von Huene, 1935 (Dicynodontia, Middle Triassic) and a reconsideration of kannemeyeriiform phylogeny. Neues Jahrb. Geol. Palaontologie Abh. 127–152.

Maisch, M.W., 2000. Observations on Karoo vertebrates. Part 1. The taxonomic status of *Rhachiocephalus usiliensis* (von Huene, 1942)(Therapsida, Dicynodontia) from the Upper Permian Kawinga Formation of Tanzania. Neues Jahrb. Geol. Palaontologie-Monatschefte 15–28.

Maisch, M.W., Matzke, A.T., 2014. *Sungeodon kimkraemerae* n. gen. n. sp., the oldest kannemeyeriiform (Therapsida, Dicynodontia) and its implications for the early diversification of large herbivores after the P/T boundary. Neues Jahrb. Für Geol. Paläontol.-Abh. 272, 1–12.

Majorowicz, J., Grasby, S.E., Safanda, J., Beauchamp, B., 2014. Gas hydrate contribution to Late Permian global warming. Earth Planet. Sci. Lett. 393, 243–253.

Majoube, M., 1971. Fractionnement en oxygene-18 et en deuterium entre l'eau et sa vapeur. J Chim Phys 68, 1423–1436.

Marino, B.D., McElroy, M.B., Salawitch, R.J., Spaulding, W.G., 1992. Glacial-to-interglacial variations in the carbon isotopic composition of atmospheric CO_2. Nature 357, 461–466.

Markwick, P.J., 1998. Fossil crocodilians as indicators of Late Cretaceous and Cenozoic climates: implications for using palaeontological data in reconstructing palaeoclimate. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 137, 205–271. doi:10.1016/S0031-0182(97)00108-9

Marshall, J.D., Brooks, J.R., Lajtha, K., 2007. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. Stable Isot. Ecol. Environ. Sci. 2, 22–60.

Martinelli, A.G., Fuente, M.D.L., Abdala, F., 2009. *Diademodon tetragonus* Seeley, 1894 (Therapsida: Cynodontia) in the Triassic of South America and its biostratigraphic implications. J. Vertebr. Paleontol. 29, 852–862.

Martz, J.W., Parker, W.G., 2010. Revised Lithostratigraphy of the Sonsela Member (Chinle Formation, Upper Triassic) in the Southern Part of Petrified Forest National Park, Arizona. PLoS ONE 5, e9329. doi:10.1371/journal.pone.0009329

Maxwell, W.D., 1992. Permian and Early Triassic extinction of nonmarine tetrapods. Paleontology 35, 571–583.

McElwain, J.C., Wade-Murphy, J., Hesselbo, S.P., 2005. Changes in carbon dioxide during an oceanic anoxic event linked to intrusion into Gondwana coals. Nature 435, 479–482. doi:10.1038/nature03618

McGhee, G.R., Clapham, M.E., Sheehan, P.M., Bottjer, D.J., Droser, M.L., 2013. A new ecological-severity ranking of major Phanerozoic biodiversity crises. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 370, 260–270.

McHugh, J.B., 2015. Paleohistology of *Micropholis stowi* (Dissorophoidea) and *Lydekkerina huxleyi* (Lydekkerinidae) humeri from the Karoo Basin of South Africa, and implications for bone microstructure evolution in temnospondyl amphibians. J. Vertebr. Paleontol. 35, e902845.

McHugh, J.B., 2014. Paleohistology and histovariability of the Permian stereospondyl *Rhinesuchus*. J. Vertebr. Paleontol. 34, 59–68. doi:10.1080/02724634.2013.787429

McHugh, J.B., 2012. Temnospondyl ontogeny and phylogeny, a window into terrestrial ecosystems during the Permian-Triassic mass extinction.

McLoughlin, S., Lindström, S., Drinnan, A.N., 1997. Gondwanan floristic and sedimentological trends during the Permian-Triassic transition: new evidence from the Amery Group, northern Prince Charles Mountains, East Antarctica. Antarct. Sci. 9, 281–298. doi:10.1017/S0954102097000370

McNab, B.K., 1966. An analysis of the body temperatures of birds. The Condor 68, 47–55.

McNab, B.K., Auffenberg, W., 1976. The effect of large body size on the temperature regulation of the komodo dragon, *Varanus komodoensis*. Comp. Biochem. Physiol. A Physiol. 55, 345–350. doi:10.1016/0300-9629(76)90058-X

Meng, Q.-J., Ji, Q., Zhang, Y.-G., Liu, D., Grossnickle, D.M., Luo, Z.-X., 2015. An arboreal docodont from the Jurassic and mammaliaform ecological diversification. Science 347, 764–768. doi:10.1126/science.1260879

Meng, Z.F., 1992. Paleomagnetic results from the Late Permian redbeds along the Hexi Corridor, China. Chin. Sci. Bull. 1452–1456.

Menning, M., Commission, G.S., others, 2002. A geologic time scale 2002. Stratigr. Table Ger. 3–0.

Metcalfe, I., Foster, C.B., Afonin, S.A., Nicoll, R.S., Mundil, R., Xiaofeng, W., Lucas, S.G., 2009. Stratigraphy, biostratigraphy and C-isotopes of the Permian–Triassic non-marine sequence at Dalongkou and Lucaogou, Xinjiang Province, China. J. Asian Earth Sci. 36, 503–520.

Meyer, C.A., Marty, D., Thüring, B., Stecher, R., Thüring, S., 2013. Dinosaurierspuren aus der Trias der Bergüner Stöcke (Parc Ela, Kanton Graubünden, SE-Schweiz). Mitteilungen Naturforschenden Gesellschaften Beider Basel 14, 135.

Meyer, K.M., Yu, M., Jost, A.B., Kelley, B.M., Payne, J.L., 2011. $\delta^{13}C$ evidence that high primary productivity delayed recovery from end-Permian mass extinction. Earth Planet. Sci. Lett. 302, 378–384.

Midgley, G.F., Aranibar, J.N., Mantlana, K.B., Macko, S., 2004. Photosynthetic and gas exchange characteristics of dominant woody plants on a moisture gradient in an African savanna. Glob. Change Biol. 10, 309–317. doi:10.1111/j.1365-2486.2003.00696.x

Mills, A., 1967. Structural and Chemical Organization of Teeth. Elsevier.

Modesto, S., Smith, R.M., 2001. A new Late Permian captorhinid reptile: a first record from the South African Karoo. J. Vertebr. Paleontol. 21, 405–409.

Modesto, S.P., Scott, D.M., MacDougall, M.J., Sues, H.-D., Evans, D.C., Reisz, R.R., 2015. The oldest parareptile and the early diversification of reptiles. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 282, 20141912.

Modesto, S.P., Smith, R.M., Campione, N.E., Reisz, R.R., 2011. The last "pelycosaur": a varanopid synapsid from the *Pristerognathus* Assemblage Zone, Middle Permian of South Africa. Naturwissenschaften 98, 1027–1034.

Moerman, J.W., Cobb, K.M., Adkins, J.F., Sodemann, H., Clark, B., Tuen, A.A., 2013. Diurnal to interannual rainfall $\delta^{18}O$ variations in northern Borneo driven by regional hydrology. Earth Planet. Sci. Lett. 369, 108–119.

Monod, O., Meşhur, M., Martin, M., Lys, M., 1983. Découverte de Dipneustes triasiques (Ceratodontiformes, Dipnoi) dans la formation de Cenger («Arkoses rouges) du Taurus lycien (Turquie occidentale). Geobios 16, 161–168.

Montes, L., Castanet, J., Cubo, J., 2010. Relationship between bone growth rate and bone tissue organization in amniotes: first test of Amprino's rule in a phylogenetic context. Anim. Biol. 60, 25–41.

Montes, L., Le Roy, N., Perret, M., De Buffrenil, V., Castanet, J., Cubo, J., 2007. Relationships between bone growth rate, body mass and resting metabolic rate in growing amniotes: a phylogenetic approach. Biol. J. Linn. Soc. 92, 63–76.

Morales, M., Shishkin, M.A., 2002. A re-assessment of *Parotosuchus africanus* (Broom), a capitosauroid temnospondyl amphibian from the Triassic of South Africa. J. Vertebr. Paleontol. 22, 1–11.

Moser, M., Schoch, R., 2007. Revision of the type material and nomenclature of *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger)(Temnospondyli) from the Middle Triassic of Germany. Palaeontology 50, 1245–1266.

Müller, J., Li, J.-L., Reisz, R.R., 2008. A new bolosaurid parareptile, *Belebey chengi* sp. nov., from the Middle Permian of China and its paleogeographic significance. Naturwissenschaften 95, 1169–1174. doi:10.1007/s00114-008-0438-0

Mundil, R., Ludwig, K.R., Metcalfe, I., Renne, P.R., 2004. Age and timing of the Permian mass extinctions: U/Pb dating of closed-system zircons. Science 305, 1760–1763.

Muttoni, G., Garzanti, E., Alfonsi, L., Cirilli, S., Germani, D., Lowrie, W., 2001. Motion of Africa and Adria since the Permian: paleomagnetic and paleoclimatic constraints from northern Libya. Earth Planet. Sci. Lett. 192, 159–174.

Nanci, A., 2008. Enamel: Composition, Formation, and Structure, in: Nanci, A. (Ed.), Ten Cate's Oral Histology-Pageburst on Vitalsource: Development, Structure, and Function. Elsevier Health Sciences, St Louis, MO, USA, pp. 141–190.

Nasterlack, T., Canoville, A., Chinsamy, A., 2012. New insights into the biology of the Permian genus *Cistecephalus* (Therapsida, Dicynodontia). J. Vertebr. Paleontol. 32, 1396–1410.

Navarro, N., Lécuyer, C., Montuire, S., Langlois, C., Martineau, F., 2004. Oxygen isotope compositions of phosphate from arvicoline teeth and Quaternary climatic changes, Gigny, French Jura. Quat. Res. 62, 172–182.

Neenan, J.M., Klein, N., Scheyer, T.M., 2013. European origin of placodont marine reptiles and the evolution of crushing dentition in Placodontia. Nat. Commun. 4, 1621. doi:10.1038/ncomms2633

Nesbitt, S.J., 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 1–292.

Nesbitt, S.J., Barrett, P.M., Werning, S., Sidor, C.A., Charig, A.J., 2013. The oldest dinosaur? A Middle Triassic dinosauriform from Tanzania. Biol. Lett. 9, 20120949.

Nesbitt, S.J., Liu, J., Li, C., others, 2011. A sail-backed suchian from the Heshanggou Formation (Early Triassic: Olenekian) of China. Earth Environ. Sci. Trans.-R. Soc. Edinb. 101, 271.

Nesbitt, S.J., Sidor, C.A., Angielczyk, K.D., Smith, R.M., Tsuji, L.A., 2014. A new archosaur from the Manda beds (Anisian, Middle Triassic) of southern Tanzania and its implications for character state optimizations at Archosauria and Pseudosuchia. J. Vertebr. Paleontol. 34, 1357–1382.

Nespolo, R.F., Bacigalupe, L.D., Figueroa, C.C., Koteja, P., Opazo, J.C., 2011. Using new tools to solve an old problem: the evolution of endothermy in vertebrates. Trends Ecol. Evol. 26, 414–423.

Neveling, J., Hancox, P.J., Rubidge, B.S., 2005. Biostratigraphy of the lower Burgersdorp Formation (Beaufort Group; Karoo Supergroup) of South Africa – implications for the stratigraphic ranges of early Triassic tetrapods.

Nicolas, M., Rubidge, B.S., 2010. Changes in Permo-Triassic terrestrial tetrapod ecological representation in the Beaufort Group (Karoo Supergroup) of South Africa. Lethaia 43, 45–59. doi:10.1111/j.1502-3931.2009.00171.x

Nielsen, J.K., Shen, Y., 2004. Evidence for sulfidic deep water during the Late Permian in the East Greenland Basin. Geology 32, 1037–1040. doi:10.1130/G20987.1

Obrist-Farner, J., Yang, W., Hu, X.-F., 2015. Nonmarine time-stratigraphy in a rift setting: An example from the Mid-Permian lower Quanzijie low-order cycle Bogda Mountains, NW China. J. Palaeogeogr. 4, 27–51.

Ochev, V.G., Shishkin, M.A., 1989. On the principles of global correlation of the continental Triassic on the tetrapods. Acta Palaeontol. Pol. 34, 149–173.

O'Connor, M.P., Dodson, P., 1999. Biophysical constraints on the thermal ecology of dinosaurs. Paleobiology 25, 341–368.

Ogden, D.E., Sleep, N.H., 2012. Explosive eruption of coal and basalt and the end-Permian mass extinction. Proc. Natl. Acad. Sci. 109, 59–62.

Olsen, P.E., Galton, P.M., 1984. A review of the reptile and amphibian assemblages from the Stormberg of southern Africa, with special emphasis on the footprints and the age of the Stormberg.

Orchard, M.J., 2007. Conodont diversity and evolution through the latest Permian and Early Triassic upheavals. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 252, 93–117.

Osborne, C.P., Beerling, D.J., 2006. Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C_4 plants. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 361, 173–194. doi:10.1098/rstb.2005.1737

Otero, A., Krupandan, E., Pol, D., Chinsamy, A., Choiniere, J., 2015. A new basal sauropodiform from South Africa and the phylogenetic relationships of basal sauropodomorphs. Zool. J. Linn. Soc. 174, 589–634. doi:10.1111/zoj.12247

Owen, R., 1884. On the skull and dentition of a Triassic mammal (*Tritylodon longaevus*, Owen) from South Africa. Q. J. Geol. Soc. 40, 146–152.

Paladino, F.V., O'Connor, M.P., Spotila, J.R., 1990. Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs. Nature 344, 858–860. doi:10.1038/344858a0

Parrington, F.R., 1971. On the upper Triassic mammals. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 261, 231–272.

Parrish, J.M., 2006. The origins of high browsing and the effects of phylogeny and scaling on neck length in sauropodomorphs. Amniote Paleobiology Perspect. Evol. Mamm. Birds Reptil. Carrano MT Gaudin TJ Blob RW Wible JR 201–224.

Passey, B.H., Robinson, T.., Ayliffe, L.., Cerling, T.., Sponheimer, M., Dearing, M.D., Roeder, B.L., Ehleringer, J.R., 2005. Carbon isotope fractionation between diet, breath CO_2, and bioapatite in different mammals. J. Archaeol. Sci. 32, 1459–1470. doi:10.1016/j.jas.2005.03.015

Pawley, K., Warren, A., 2005. A terrestrial stereospondyl from the Lower Triassic of South Africa: the postcranial skeleton of *Lydekkerina huxleyi* (Amphibia: Temnospondyli). Palaeontology 48, 281–298.

Payne, J.L., Kump, L.R., 2007. Evidence for recurrent Early Triassic massive volcanism from quantitative interpretation of carbon isotope fluctuations. Earth Planet. Sci. Lett. 256, 264–277.

Payne, J.L., Lehrmann, D.J., Wei, J., Orchard, M.J., Schrag, D.P., Knoll, A.H., 2004. Large perturbations of the carbon cycle during recovery from the end-Permian extinction. Science 305, 506–509. doi:10.1126/science.1097023

Payne, J.L., Summers, M., Rego, B.L., Altiner, D., Wei, J., Yu, M., Lehrmann, D.J., 2011. Early and Middle Triassic trends in diversity, evenness, and size of foraminifers on a carbonate platform in south China: implications for tempo and mode of biotic recovery from the end-Permian mass extinction. Paleobiology 37, 409–425.

Payne, J.L., Turchyn, A.V., Paytan, A., DePaolo, D.J., Lehrmann, D.J., Yu, M., Wei, J., 2010. Calcium isotope constraints on the end-Permian mass extinction. Proc. Natl. Acad. Sci. 107, 8543–8548.

Peecook, B.R., Sidor, C.A., Nesbitt, S.J., Smith, R.M., Steyer, J.S., Angielczyk, K.D., 2013. A new silesaurid from the upper Ntawere Formation of Zambia (Middle Triassic) demonstrates the rapid diversification of Silesauridae (Avemetatarsalia, Dinosauriformes). J. Vertebr. Paleontol. 33, 1127–1137.

Peyre de Fabrègues, C., Allain, R., Barriel, V., 2015. Root causes of phylogenetic incongruence observed within basal sauropodomorph interrelationships. Zool. J. Linn. Soc. n/a-n/a. doi:10.1111/zoj.12290

Poole, D.F.G., 1956. The Structure of the Teeth of some Mammal-like Reptiles. Q. J. Microsc. Sci. s3-97, 303–312.

Porter, R.K., Brand, M.D., 1993. Body mass dependence of H^+ leak in mitochondria and its relevance to metabolic rate. Nature 362, 628–630. doi:10.1038/362628a0

Pörtner, H.O., 2004. Climate variability and the energetic pathways of evolution: the origin of endothermy in mammals and birds. Physiol. Biochem. Zool. 77, 959–981.

Pucéat, E., Reynard, B., Lécuyer, C., 2004. Can crystallinity be used to determine the degree of chemical alteration of biogenic apatites? Chem. Geol. 205, 83–97. doi:10.1016/j.chemgeo.2003.12.014

Quade, J., Cerling, T.E., Barry, J.C., Morgan, M.E., Pilbeam, D.R., Chivas, A.R., Lee-Thorp, J.A., van der Merwe, N., 1992. A 16-Ma record of paleodiet using carbon and oxygen isotopes in fossil teeth from Pakistan. Chem. Geol. Isot. Geosci. Sect. 94, 183–192. doi:10.1016/0168-9622(92)90011-X

Raup, D.M., Sepkoski, J.J., 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. Science 215, 1501–1503. doi:10.1126/science.215.4539.1501

Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E., 2005. Biology of plants. Macmillan.

Ray, S., Botha, J., Chinsamy, A., 2004. Bone histology and growth patterns of some nonmammalian therapsids. J. Vertebr. Paleontol. 24, 634–648. doi:10.1671/0272-4634(2004)024[0634:BHAGPO]2.0.CO;2

Reichow, M.K., Pringle, M.S., Al'Mukhamedov, A.I., Allen, M.B., Andreichev, V.L., Buslov, M.M., Davies, C.E., Fedoseev, G.S., Fitton, J.G., Inger, S., Medvedev, A.Y., Mitchell, C., Puchkov, V.N., Safonova, I.Y., Scott, R.A., Saunders, A.D., 2009. The timing and extent of the eruption of the Siberian Traps large igneous province: Implications for the end-Permian environmental crisis. Earth Planet. Sci. Lett. 277, 9–20. doi:10.1016/j.epsl.2008.09.030

Reid, R.E.H., 1997. Dinosaurian physiology: the case for "intermediate" dinosaurs, in: Farlow, J.O., Brett-Surman, M.K. (Eds.), The Complete Dinosaur. Indiana University Press, Bloomington, pp. 449–473.

Reid, R.E.H., 1984. Primary bone and dinosaurian physiology. Geol. Mag. 121, 589–598.

Reisz, R.R., Modesto, S.P., Scott, D.M., 2011. A new Early Permian reptile and its significance in early diapsid evolution. Proc. Biol. Sci. 3731–3737.

Reisz, R.R., Müller, J., Tsuji, L., Scott, D., 2007. The cranial osteology of *Belebey vegrandis* (Parareptilia: Bolosauridae), from the Middle Permian of Russia, and its bearing on reptilian evolution. Zool. J. Linn. Soc. 151, 191–214. doi:10.1111/j.1096-3642.2007.00312.x

Retallack, G.J., 2013. Permian and Triassic greenhouse crises. Gondwana Res. 24, 90–103. doi:10.1016/j.gr.2012.03.003

Retallack, G.J., 2005. Permian greenhouse crises. Nonmarine Permian N. M. Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. 30, 256–269.

Retallack, G.J., Jahren, A.H., 2008. Methane release from igneous intrusion of coal during Late Permian extinction events. J. Geol. 116, 1–20. doi:10.1086/524120

Retallack, G.J., Metzger, C.A., Greaver, T., Jahren, A.H., Smith, R.M.H., Sheldon, N.D., 2006. Middle-Late Permian mass extinction on land. Geol. Soc. Am. Bull. 118, 1398–1411. doi:10.1130/B26011.1

Retallack, G.J., Sheldon, N.D., Carr, P.F., Fanning, M., Thompson, C.A., Williams, M.L., Jones, B.G., Hutton, A., 2011. Multiple Early Triassic greenhouse crises impeded recovery from Late Permian mass extinction. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 308, 233–251.

Retallack, G.J., Smith, R.M.H., Ward, P.D., 2003. Vertebrate extinction across Permian–Triassic boundary in Karoo Basin, South Africa. Geol. Soc. Am. Bull. 115, 1133–1152. doi:10.1130/B25215.1

Rey, K., Amiot, R., Fourel, F., Rigaudier, T., Abdala, F., Day, M.O., Fernandez, V., Fluteau, F., France-Lanord, C., Rubidge, B.S., others, 2016. Global climate perturbations during the Permo-Triassic mass extinctions recorded by continental tetrapods from South Africa. Gondwana Res.

Rey, K., Amiot, R., Lécuyer, C., Koufos, G.D., Martineau, F., Fourel, F., Kostopoulos, D.S., Merceron, G., 2013. Late Miocene climatic and environmental variations in northern Greece inferred from stable isotope compositions ($\delta^{18}O$, $\delta^{13}C$) of equid teeth apatite. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 388, 48–57. doi:10.1016/j.palaeo.2013.07.021

Riccardi, A., Kump, L.R., Arthur, M.A., D'Hondt, S., 2007. Carbon isotopic evidence for chemocline upward excursions during the end-Permian event. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 248, 73–81.

Rice, D.D., 1993. Composition and origins of coalbed gas. Hydrocarb. Coal AAPG Stud. Geol. 38, 159–184.

Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Gangloff, R.A., 2002. Polar dinosaurs. Science 295, 979–980.

Rieppel, O., Reisz, R.R., 1999. The origin and early evolution of turtles. Annu. Rev. Ecol. Syst. 1–22.

Riggs, N.R., Ash, S.R., Barth, A.P., Gehrels, G.E., Wooden, J.L., 2003. Isotopic age of the Black Forest Bed, Petrified Forest Member, Chinle Formation, Arizona: an example of dating a continental sandstone. Geol. Soc. Am. Bull. 115, 1315–1323.

Rink, W.J., Schwarcz, H.P., 1995. Tests for diagenesis in tooth enamel: ESR dating signals and carbonate contents. J. Archaeol. Sci. 22, 251–255. doi:10.1006/jasc.1995.0026

Robinson, M.F., Very, A.-A., Sanders, D., Mansfield, T.A., 1997. How can stomata contribute to salt tolerance? Ann. Bot. 80, 387–393.

Rolfe, D.F., Brown, G.C., 1997. Cellular energy utilization and molecular origin of standard metabolic rate in mammals. Physiol. Rev. 77, 731–758.

Rowland, L.A., Bal, N.C., Periasamy, M., 2015. The role of skeletal-muscle-based thermogenic mechanisms in vertebrate endothermy. Biol. Rev. 90, 1279–1297.

Royer, A., Lécuyer, C., Montuire, S., Amiot, R., Legendre, S., Cuenca-Bescós, G., Jeannet, M., Martineau, F., 2013. What does the oxygen isotope composition of rodent teeth record? Earth Planet. Sci. Lett. 361, 258–271.

Rozanski, K., Araguás-Araguás, L., Gonfiantini, R., 1993. Isotopic patterns in modern global precipitation. Clim. Change Cont. Isot. Rec. 1–36.

Ruben, J., 1995. The evolution of endothermy in mammals and birds: from physiology to fossils. Annu. Rev. Physiol. 57, 69–95. doi:10.1146/annurev.ph.57.030195.000441

Ruben, J.A., Jones, T.D., 2000. Selective Factors Associated with the Origin of Fur and Feathers. Am. Zool. 40, 585–596. doi:10.1093/icb/40.4.585

Rubidge, B.S., 2005. 27th Du Toit memorial lecture re-uniting lost continents – Fossil reptiles from the ancient Karoo and their wanderlust. South Afr. J. Geol. 108, 135–172. doi:10.2113/108.1.135

Rubidge, B.S., 1995. Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup), Biostratigraphic Series. Geological Survey, Pretoria.

Rubidge, B.S., Erwin, D.H., Ramezani, J., Bowring, S.A., Klerk, W.J. de, 2013. High-precision temporal calibration of Late Permian vertebrate biostratigraphy: U-Pb zircon constraints from the Karoo Supergroup, South Africa. Geology 41, 363–366. doi:10.1130/G33622.1

Rubidge, B.S., Hancox, P.J., Catuneanu, O., 2000. Sequence analysis of the Ecca—Beaufort contact in the southern Karoo of South Africa. South Afr. J. Geol. 103, 81–96. doi:10.2113/103.1.81

Ruppel, C.D., 2011. Methane hydrates and contemporary climate change. Nat. Educ. Knowl. 3, 29.

Ruta, M., Botha-Brink, J., Mitchell, S.A., Benton, M.J., 2013. The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 280, 20131865.

Ruta, M., Pisani, D., Lloyd, G.T., Benton, M.J., 2007. A supertree of Temnospondyli: cladogenetic patterns in the most species-rich group of early tetrapods. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 274, 3087–3095.

Ryskin, G., 2003. Methane-driven oceanic eruptions and mass extinctions. Geology 31, 741–744.

Sahney, S., Benton, M.J., 2008. Recovery from the most profound mass extinction of all time. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 275, 759–765. doi:10.1098/rspb.2007.1370

Saitoh, M., Isozaki, Y., Yao, J., Ji, Z., Ueno, Y., Yoshida, N., 2013. The appearance of an oxygen-depleted condition on the Capitanian disphotic slope/basin in South China: Middle–Upper Permian stratigraphy at Chaotian in northern Sichuan. Glob. Planet. Change 105, 180–192. doi:10.1016/j.gloplacha.2012.01.002

Sánchez-Chillón, B., Alberdi, M.T., Leone, G., Bonadonna, F.P., Stenni, B., Longinelli, A., 1994. Oxygen isotopic composition of fossil equid tooth and bone phosphate: an archive of difficult interpretation. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 107, 317–328. doi:10.1016/0031-0182(94)90103-1

Sander, P.M., 1992. The Norian *Plateosaurus* bonebeds of central Europe and their taphonomy. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 93, 255–299.

Sanei, H., Grasby, S.E., Beauchamp, B., 2012. Latest Permian mercury anomalies. Geology 40, 63–66. doi:10.1130/G32596.1

Sarmiento, J.L., 2013. Ocean biogeochemical dynamics. Princeton University Press.

Satsangi, P.P., 1964. Note on *Chasmatosaurus* from Panchet series of Raniganj coalfield India. Current science assn CV Raman Avenue, PO BOX 8005, BANGALORE 560 080, INDIA.

Schmidt-Nielsen, K., 1981. Countercurrent systems in animals. Sci. Am. 244, 118–128.

Schoch, R.R., 2013. The evolution of major temnospondyl clades: an inclusive phylogenetic analysis. J. Syst. Palaeontol. 11, 673–705.

Schoch, R.R., 2011. A trematosauroid temnospondyl from the Middle Triassic of Jordan. Foss. Rec. 14, 119–127.

Schoch, R.R., 2009. Evolution of life cycles in early amphibians. Annu. Rev. Earth Planet. Sci. 37, 135–162.

Schoch, R.R., 2008a. The Capitosauria (Amphibia): characters, phylogeny, and stratigraphy. Palaeodiversity 1, 189–226.

Schoch, R.R., 2008b. A new stereospondyl from the German Middle Triassic, and the origin of the Metoposauridae. Zool. J. Linn. Soc. 152, 79–113.

Schoch, R.R., 2006. A complete trematosaurid amphibian from the Middle Triassic of Germany. J. Vertebr. Paleontol. 26, 29–43.

Schoch, R.R., 2002. Stratigraphie und Taphonomie wirbeltierreicher Schichten im Unterkeuper (Mitteltrias) von Vellberg (SW-Deutschland), in: Stuttgarter Beiträge Zur Naturkunde. pp. 1–30.

Schoch, R.R., Milner, A.R., 2000. Handbuch der Palaoherpetologie: 3B Stereospondyli. Munich Verl. Dr Friedrich Pfeil.

Schoch, R.R., Sues, H.-D., 2015. A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan. Nature 523, 584–587. doi:10.1038/nature14472

Scholander, P.F., Walters, V., Hock, R., Irving, L., 1950. Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. Biol. Bull. 99, 225–236.

Schultz, C.L., Langer, M.C., Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T., Schwanke, C., Carvalho, M.A., Fernandes, A.C.S., Rodrigues, M.A.C., Carvalho, M.S.S., Arai, M., others, 2007. Tetrápodes triássicos do Rio Grande do Sul, Brasil. Paleontol. Cenarios Vida 277–290.

Schwarcz, H.P., Schoeninger, M.J., 2012. Stable isotopes of carbon and nitrogen as tracers for paleo-diet reconstruction, in: Handbook of Environmental Isotope Geochemistry. Springer, pp. 725–742.

Secord, R., Gingerich, P.D., Lohmann, K.C., MacLeod, K.G., 2010. Continental warming preceding the Palaeocene-Eocene thermal maximum. Nature 467, 955–958. doi:10.1038/nature09441

Seebacher, F., 2003. Dinosaur body temperatures: the occurrence of endothermy and ectothermy. J. Inf. 29.

Sephton, M.A., Jiao, D., Engel, M.H., Looy, C.V., Visscher, H., 2015. Terrestrial acidification during the end-Permian biosphere crisis? Geology 43, 159–162.

Sephton, M.A., Looy, C.V., Veefkind, R.J., Brinkhuis, H., Leeuw, J.W. de, Visscher, H., 2002. Synchronous record of $\delta^{13}C$ shifts in the oceans and atmosphere at the end of the Permian. Geol. Soc. Am. Spec. Pap. 356, 455–462. doi:10.1130/0-8137-2356-6.455

Sepkoski Jr., J.J., 1996. Patterns of Phanerozoic extinction: a perspective from global data bases, in: Walliser, O.H. (Ed.), Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic. Springer Berlin Heidelberg, pp. 35–51.

Seymour, R.S., Bennett-Stamper, C.L., Johnston, S.D., Carrier, D.R., Grigg, G.C., 2004. Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem of archosaur evolution. Physiol. Biochem. Zool. PBZ 77, 1051–1067. doi:10.1086/422766

Seymour, R.S., Schultze-Motel, P., 1997. Heat-producing flowers. Endeavour 21, 125–129.

Shahack-Gross, R., Tchernov, E., Luz, B., 1999. Oxygen isotopic composition of mammalian skeletal phosphate from the Natufian Period, Hayonim Cave, Israel: Diagenesis and

paleoclimate. Geoarchaeology 14, 1–13. doi:10.1002/(SICI)1520-6548(199901)14:1<1::AID-GEA1>3.0.CO;2-8

Sharp, Z., 2007. Principles of stable isotope geochemistry. Pearson Education Upper Saddle River, NJ.

Sheldon, N.D., Chakrabarti, R., Retallack, G.J., Smith, R.M., 2014. Contrasting geochemical signatures on land from the Middle and Late Permian extinction events. Sedimentology 61, 1812–1829.

Shelton, C., Sander, P.M., 2015. Ophiacodon long bone histology: the earliest occurrence of FLB in the mammalian stem lineage. PeerJ Prepr. 3, e1262. doi:10.7287/peerj.preprints.1027v1

Shen, G.L., 1995. Permian floras, in: Li, X.-X. (Ed.), Fossil Floras of China through the Geological Ages. Guangzhou, pp. 127–223.

Shen, S., Crowley, J.L., Wang, Y., Bowring, S.A., Erwin, D.H., Sadler, P.M., Cao, C., Rothman, D.H., Henderson, C.M., Ramezani, J., others, 2011. Calibrating the end-Permian mass extinction. Science 334, 1367–1372.

Shen, S.-Z., Shi, G.R., 2004. Capitanian (Late Guadalupian, Permian) global brachiopod palaeobiogeography and latitudinal diversity pattern. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 208, 235–262.

Shen, S.-Z., Shi, G.R., 2002. Paleobiogeographical extinction patterns of Permian brachiopods in the Asian–western Pacific region. Paleobiology 28, 449–463.

Sherwin, C., 2010. The husbandry and welfare of non-traditional laboratory rodents, in: Hubrecht, R., Kirkwood, J. (Eds.), UFAW Handbook on the Care and Management of Laboratory Animals. pp. 359–369.

Shishkin, M.A., Rubidge, B., Hancox, J., Welman, J., 2004. Re-evaluation of *Kestrosaurus* Haughton, a capitosaurid temnospondyl amphibian from the Upper Beaufort Group of South Africa. Russ. J. Herpetol. 11, 121–138.

Shishkin, M.A., Rubidge, B.S., 2000. A relict rhinesuchid (Amphibia: Temnospondyli) from the Lower Triassic of South Africa. Palaeontology 43, 653–670.

Shishkin, M.A., Rubidge, B.S., Hancox, P.J., 1995. Vertebrate biozonation of the Upper Beaufort Series of South Africa—a new look on correlation of the Triassic biotic events in Euramerica and southern Gondwana, in: Proceedings of the Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Beijing. pp. 39–41.

Shishkin, M.A., Rubidge, B.S., Kitching, J.W., 1996. A new lydekkerinid (Amphibia, Temnospondyli) from the Lower Triassic of South Africa: implications for evolution of the early capitosauroid cranial pattern. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 351, 1635–1659.

Sidor, C.A., Angielczyk, K.D., Smith, R.M., Goulding, A.K., Nesbitt, S.J., Peecook, B.R., Steyer, J.S., Tolan, S., 2014. Tapinocephalids (Therapsida, Dinocephalia) from the Permian Madumabisa Mudstone Formation (Lower Karoo, Mid-Zambezi Basin) of southern Zambia. J. Vertebr. Paleontol. 34, 980–986.

Sidor, C.A., Hopson, J.A., 1998. Ghost lineages and“ mammalness”: assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. Paleobiology 254–273.

Siegenthaler, U., Oeschger, H., 1980. Correlation of ^{18}O in precipitation with temperature and altitude. Nature 285, 314–317. doi:10.1038/285314a0

Sillen, A., Lee-Thorp, J.A., 1994. Trace element and isotopic aspects of predator-prey relationships in terrestrial foodwebs. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 107, 243–255.

Simmer, J.P., Papagerakis, P., Smith, C.E., Fisher, D.C., Rountrey, A.N., Zheng, L., Hu, J.C.-C., 2010. Regulation of Dental Enamel Shape and Hardness. J. Dent. Res. 89, 1024–1038. doi:10.1177/0022034510375829

Simon, R.V., Sidor, C.A., Angielczyk, K.D., Smith, R.M., 2010. First record of a tapinocephalid (Therapsida: Dinocephalia) from the Ruhuhu Formation (Songea Group) of southern Tanzania. J. Vertebr. Paleontol. 30, 1289–1293.

Smith, R.M.H., 1995. Changing fluvial environments across the Permian-Triassic boundary in the Karoo Basin, South Africa and possible causes of tetrapod extinctions. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 117, 81–104. doi:10.1016/0031-0182(94)00119-S

Smith, R.M.H., 1987. Helical burrow casts of therapsid origin from the Beaufort Group (Permian) of South Africa. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 60, 155–169. doi:10.1016/0031-0182(87)90030-7

Smith, R.M.H., Botha-Brink, J., 2014. Anatomy of a mass extinction: Sedimentological and taphonomic evidence for drought-induced die-offs at the Permo-Triassic boundary in the main Karoo Basin, South Africa. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 396, 99–118. doi:10.1016/j.palaeo.2014.01.002

Smith, R.M.H., Eriksson, P.G., Botha, W.J., 1993. A review of the stratigraphy and sedimentary environments of the Karoo-aged basins of Southern Africa. J. Afr. Earth Sci. Middle East, Geology and Development in Southern Africa 16, 143–169. doi:10.1016/0899-5362(93)90164-L

Smith, R.M.H., Kitching, J., 1997. Sedimentology and vertebrate taphonomy of the *Tritylodon* Acme Zone: a reworked palaeosol in the Lower Jurassic Elliot Formation, Karoo Supergroup, South Africa. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 131, 29–50. doi:10.1016/S0031-0182(96)00143-5

Smith, R.M.H., Rubidge, B., Van der Walt, M., 2012. Therapsid biodiversity patterns and paleoenvironments of the Karoo Basin, South Africa, in: Chinsamy-Turan, A. (Ed.), Forerunners of Mammals: Radiation, Histology, Biology. Bloomington, pp. 31–62.

Smith, R.M.H., Ward, P.D., 2001. Pattern of vertebrate extinctions across an event bed at the Permian-Triassic boundary in the Karoo Basin of South Africa. Geology 29, 1147–1150. doi:10.1130/0091-7613(2001)029<1147:POVEAA>2.0.CO;2

Sobolev, S.V., Sobolev, A.V., Kuzmin, D.V., Krivolutskaya, N.A., Petrunin, A.G., Arndt, N.T., Radko, V.A., Vasiliev, Y.R., 2011. Linking mantle plumes, large igneous provinces and environmental catastrophes. Nature 477, 312–316. doi:10.1038/nature10385

Song, H., Wignall, P.B., Chu, D., Tong, J., Sun, Y., Song, H., He, W., Tian, L., 2014. Anoxia/high temperature double whammy during the Permian-Triassic marine crisis and its aftermath. Sci. Rep. 4.

Song, H., Wignall, P.B., Tong, J., Yin, H., 2013. Two pulses of extinction during the Permian-Triassic crisis. Nat. Geosci. 6, 52–56. doi:10.1038/ngeo1649

Soycan, H., Erdoğan, K., Konak, N., 2015. Aalenian–Early Bathonian (Middle Jurassic) radiolarian assemblages in the Tavas nappe within Lycian nappes in the western Taurides (SW Turkey): The first dating of carbonate platform drowning. J. Asian Earth Sci. 104, 3–21.

Sponheimer, M., Lee-Thorp, J.A., 1999. Oxygen isotopes in enamel carbonate and their ecological significance. J. Archaeol. Sci. 26, 723–728.

Spotila, J.R., O'Connor, M.P., Dodson, P., Paladino, F.V., 1991. Hot and cold running dinosaurs: body size, metabolism and migration. Mod. Geol. 16, 203–227.

Stanley, S.M., Yang, X., 1994. A double mass extinction at the end of the Paleozoic Era. Science 266, 1340–1344. doi:10.1126/science.266.5189.1340

Stanton, K.J., 2006. Stable oxygen and carbon isotope analyses of extinct archosaurs (Dinosauria) and their closest extant relatives, ratite birds and crocodylians. ProQuest.

Stevens, L.G., Hilton, J., Bond, D.P., Glasspool, I.J., Jardine, P.E., 2011. Radiation and extinction patterns in Permian floras from North China as indicators for environmental and climate change. J. Geol. Soc. 168, 607–619.

Steyer, J.S., 2002. The first articulated trematosaur "amphibian"from the Lower Triassic of Madagascar: implications for the phylogeny of the group. Palaeontology 45, 771–793.

Stocker, M.R., Butler, R.J., 2013. Phytosauria. Geol. Soc. Lond. Spec. Publ. 379, 91–117. doi:10.1144/SP379.5

Straight, W.H., Barrick, R.E., Eberth, D.A., 2004. Reflections of surface water, seasonality and climate in stable oxygen isotopes from tyrannosaurid tooth enamel. Palaeogeogr.

Palaeoclimatol. Palaeoecol., Incremental Growth in Vertebrate Skeletal Tissues: Paleobiological and Paleoenvironmental Implications 206, 239–256. doi:10.1016/j.palaeo.2004.01.006

Stubbs, T.L., Pierce, S.E., Rayfield, E.J., Anderson, P.S., 2013. Morphological and biomechanical disparity of crocodile-line archosaurs following the end-Triassic extinction. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 280, 20131940.

Sues, H.-D., Reisz, R.R., 1998. Origins and early evolution of herbivory in tetrapods. Trends Ecol. Evol. 13, 141–145.

Sulej, T., 2005. A new rauisuchian reptile (Diapsida: Archosauria) from the Late Triassic of Poland. J. Vertebr. Paleontol. 25, 78–86.

Sullivan, C., Reisz, R.R., Smith, R.M., 2003. The Permian mammal-like herbivore *Diictodon*, the oldest known example of sexually dimorphic armament. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 270, 173–178.

Summers, A.P., 2005. Evolution - Warm-hearted crocs. Nature 434, 833–4. doi:10.1038/434833a

Sun, Y., Joachimski, M.M., Wignall, P.B., Yan, C., Chen, Y., Jiang, H., Wang, L., Lai, X., 2012. Lethally hot temperatures during the Early Triassic greenhouse. Science 338, 366–370. doi:10.1126/science.1224126

Sushkin, P.P., 1926. Notes on the pre-Jurassic Tetrapoda from Russia. Palaeontol. Hung. 1, 323–344.

Svensen, H., Planke, S., Polozov, A.G., Schmidbauer, N., Corfu, F., Podladchikov, Y.Y., Jamtveit, B., 2009. Siberian gas venting and the end-Permian environmental crisis. Earth Planet. Sci. Lett. 277, 490–500. doi:10.1016/j.epsl.2008.11.015

Tarnowski, C.P., Ignelzi, M.A., Morris, M.D., 2002. Mineralization of developing mouse calvaria as revealed by Raman microspectroscopy. J. Bone Miner. Res. 17, 1118–1126. doi:10.1359/jbmr.2002.17.6.1118

Tattersall, G.J., 2016. Reptile thermogenesis and the origins of endothermy. Zoology.

Tattersall, G.J., Leite, C.A., Sanders, C.E., Cadena, V., Andrade, D.V., Abe, A.S., Milsom, W.K., 2016. Seasonal reproductive endothermy in tegu lizards. Sci. Adv. 2, e1500951.

Taylor, E.L., Taylor, T.N., Cúneo, N.R., 1992. The present is not the key to the past: a polar forest from the Permian of Antarctica. Sci.-N. Y. THEN Wash.- 1675–1675.

Thackeray, J.F., van der Merwe, N.J., Lee-Thorp, J.A., Sillen, A., Lanham, J.L., Smith, R., Keyser, A., Monteiro, P.M.S., 1990. Changes in carbon isotope ratios in the late Permian recorded in therapsid tooth apatite. Nature 347, 751–753. doi:10.1038/347751a0

Thomason, J.J., Russell, A.P., 1986. Mechanical factors in the evolution of the mammalian secondary palate: a theoretical analysis. J. Morphol. 189, 199–213.

Thordarson, T., Self, S., 2003. Atmospheric and environmental effects of the 1783–1784 Laki eruption: A review and reassessment. J. Geophys. Res. Atmospheres 108.

Tieszen, L.L., Fagre, T., 1993. Effect of diet quality and composition on the isotopic composition of respiratory CO_2, bone collagen, bioapatite, and soft tissues, in: Prehistoric Human Bone. Springer, pp. 121–155.

Tong, J., Yin, H., Zhang, K., 1999. Permian and Triassic sequence stratigraphy and sea level changes of eastern Yangtze platform. China Univ. Geosci. Engl. Ed. 10.

Tong, J., Zuo, J., Chen, Z.Q., 2007. Early Triassic carbon isotope excursions from South China: proxies for devastation and restoration of marine ecosystems following the end-Permian mass extinction. Geol. J. 42, 371–389.

Torsvik, T.H., Cocks, L.R.M., 2013. Gondwana from top to base in space and time. Gondwana Res. 24, 999–1030.

Torsvik, T.H., Van der Voo, R., Preeden, U., Mac Niocaill, C., Steinberger, B., Doubrovine, P.V., van Hinsbergen, D.J.J., Domeier, M., Gaina, C., Tohver, E., Meert, J.G., McCausland, P.J.A., Cocks, L.R.M., 2012. Phanerozoic polar wander, palaeogeography and dynamics. Earth-Sci. Rev. 114, 325–368. doi:10.1016/j.earscirev.2012.06.007

Trautz, O.R., 1967. Crystalline mineralization of dental mineral, in: Structural and Chemical Organization of Teeth. Miles AED, San Diego, pp. 165–200.

Trotter, J.A., Williams, I.S., Nicora, A., Mazza, M., Rigo, M., 2015. Long-term cycles of Triassic climate change: a new $\delta^{18}O$ record from conodont apatite. Earth Planet. Sci. Lett. 415, 165–174. doi:10.1016/j.epsl.2015.01.038

Tudge, A.P., 1960. A method of analysis of oxygen isotopes in orthophosphate—its use in the measurement of paleotemperatures. Geochim. Cosmochim. Acta 18, 81–93. doi:10.1016/0016-7037(60)90019-3

Tumarkin-Deratzian, A.R., 2007. Fibrolamellar Bone in Wild Adult Alligator Mississippiensis. J. Herpetol. 41, 341–345. doi:10.1670/0022-1511(2007)41[341:FBIWAA]2.0.CO;2

Tütken, T., Vennemann, T.W., Pfretzschner, H.-U., 2008. Early diagenesis of bone and tooth apatite in fluvial and marine settings: Constraints from combined oxygen isotope, nitrogen and REE analysis. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., Beyond documenting diagenesis: The fifth international bone diagenesis workshop 266, 254–268. doi:10.1016/j.palaeo.2008.03.037

Urey, H.C., 1948. Oxygen isotopes in nature and in the laboratory. Science 108, 489–496.

Urey, H.C., 1947. The thermodynamic properties of isotopic substances. J. Chem. Soc. Resumed 562–581.

van der Merwe, N.J., Medina, E., 1991. The canopy effect, carbon isotope ratios and foodwebs in Amazonia. J. Archaeol. Sci. 18, 249–259.

van der Merwe, N.J., Medina, E., 1989. Photosynthesis and $^{13}C/^{12}C$ ratios in Amazonian rain forests. Geochim. Cosmochim. Acta 53, 1091–1094.

van der Walt, M., Day, M., Rubidge, B., Cooper, A.K., Netterberg, I., 2010. A new GIS-based biozone map of the Beaufort Group (Karoo Supergroup), South Africa. Palaeontol. Afr. 45, 1–5.

Vennemann, T.W., Hegner, E., Cliff, G., Benz, G.W., 2001. Isotopic composition of recent shark teeth as a proxy for environmental conditions. Geochim. Cosmochim. Acta 65, 1583–1599. doi:10.1016/S0016-7037(00)00629-3

Vickers, M., Manicom, C., Schwarzkopf, L., 2011. Extending the Cost-Benefit Model of Thermoregulation: High-Temperature Environments. Am. Nat. 177, 452–461. doi:10.1086/658150

Viglietti, P.A., Smith, R.M., Angielczyk, K.D., Kammerer, C.F., Fröbisch, J., Rubidge, B.S., 2016. The *Daptocephalus* Assemblage Zone (Lopingian), South Africa: A proposed biostratigraphy based on a new compilation of stratigraphic ranges. J. Afr. Earth Sci. 113, 153–164.

Viglietti, P.A., Smith, R.M.H., Compton, J.S., 2013. Origin and palaeoenvironmental significance of *Lystrosaurus* bonebeds in the earliest Triassic Karoo Basin, South Africa. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 392, 9–21. doi:10.1016/j.palaeo.2013.08.015

Vogel, J.C., 1978. Recycling of carbon in a forest environment. Gauthier-Villars 120 Blvd Saint-Germain, 75280 Paris, FRANCE.

Voigt, S., Hminna, A., Saber, H., Schneider, J.W., Klein, H., 2010. Tetrapod footprints from the uppermost level of the Permian Ikakern Formation (Argana Basin, Western High Atlas, Morocco). J. Afr. Earth Sci. 57, 470–478. doi:10.1016/j.jafrearsci.2009.12.003

Von Baczko, M.B., Desojo, J.B., Pol, D., 2014. Anatomy and phylogenetic position of *Venaticosuchus rusconii* Bonaparte, 1970 (Archosauria, Pseudosuchia), from the Ischigualasto Formation (Late Triassic), La Rioja, Argentina. J. Vertebr. Paleontol. 34, 1342–1356.

Wang, R., Xu, S., Wu, X., Li, C., Wang, S., 2013. A New Specimen of *Shansisuchus shansisuchus* Young, 1964 (Diapsida: Archosauriformes) from the Triassic of Shanxi. China 87, 1185–1197.

Wang, X.-D., Sugiyama, T., 2001. Middle Permian rugose corals from Laibin, Guangxi, South China. J. Paleontol. 75, 758–782.

Ward, P.D., 2000. Rivers in time: the search for clues to earth's mass extinctions. Columbia University Press.

Ward, P.D., Botha, J., Buick, R., Kock, M.O.D., Erwin, D.H., Garrison, G.H., Kirschvink, J.L., Smith, R., 2005. Abrupt and gradual extinction among Late Permian land vertebrates in the Karoo Basin, South Africa. Science 307, 709–714. doi:10.1126/science.1107068

Warren, A., 2012. The South African stereospondyl *Microposaurus* from the Middle Triassic of the Sydney Basin, Australia. J. Vertebr. Paleontol. 32, 538–544.

Warren, A.A., Damiani, R., Yates, A.M., 2006. The South African stereospondyl *Lydekkerina huxleyi* (Tetrapoda, Temnospondyli) from the Lower Triassic of Australia. Geol. Mag. 143, 877–886.

Wegner, N.C., Snodgrass, O.E., Dewar, H., Hyde, J.R., 2015. Whole-body endothermy in a mesopelagic fish, the opah, *Lampris guttatus*. Science 348, 786–789.

Wei, H., Shen, J., Schoepfer, S.D., Krystyn, L., Richoz, S., Algeo, T.J., 2015. Environmental controls on marine ecosystem recovery following mass extinctions, with an example from the Early Triassic. Earth-Sci. Rev. 149, 108–135.

Weidlich, O., 2002. Permian reefs re-examined: extrinsic control mechanisms of gradual and abrupt changes during 40 my of reef evolution. Geobios 35, Supplement 1, 287–294. doi:10.1016/S0016-6995(02)00066-9

West, G.C., 1965. Shivering and Heat Production in Wild Birds. Physiol. Zool. 38, 111–120.

White, C.R., Seymour, R.S., 2003. Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass$^{2/3}$. Proc. Natl. Acad. Sci. 100, 4046–4049.

Wignall, P.B., Bond, D.P., Kuwahara, K., Kakuwa, Y., Newton, R.J., Poulton, S.W., 2010. An 80 million year oceanic redox history from Permian to Jurassic pelagic sediments of the Mino-Tamba terrane, SW Japan, and the origin of four mass extinctions. Glob. Planet. Change 71, 109–123.

Wignall, P.B., Morante, R., Newton, R., 1998. The Permo-Triassic transition in Spitsbergen: δ^{13}C org chemostratigraphy, Fe and S geochemistry, facies, fauna and trace fossils. Geol. Mag. 135, 47–62.

Wignall, P.B., Sun, Y., Bond, D.P.G., Izon, G., Newton, R.J., Védrine, S., Widdowson, M., Ali, J.R., Lai, X., Jiang, H., Cope, H., Bottrell, S.H., 2009. Volcanism, mass extinction, and carbon isotope fluctuations in the Middle Permian of China. Science 324, 1179–1182. doi:10.1126/science.1171956

Wignall, P.B., Twitchett, R.J., 1996. Oceanic anoxia and the end Permian mass extinction. Science 272, 1155.

Witmer, L.M., 1995. Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodilians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. J. Morphol. 225, 269–327. doi:10.1002/jmor.1052250304

Woese, C.R., Kandler, O., Wheelis, M.L., 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. Proc. Natl. Acad. Sci. 87, 4576–4579.

Wu, X., Sun, A., 2008. Infraclass Archosauromorpha, in: Li, J., Wu, X., Zhang, F. (Eds.), The Chinese Fossil Reptiles and Their Kin. Science Press Beijing, pp. 167–182.

Wyllie, A., 2003. A review of Robert Broom's therapsid holotypes: have they survived the test of time?

Xu, L., Li, X.-W., Jia, S.-H., Liu, J., 2015. The Jiyuan Tetrapod Fauna of the Upper Permian of China: New pareiasaur material and the reestablishment of *Honania complicidentata*. Acta Palaeontol. Pol. 60, 689–700.

Yang, X., Shi, G., Liu, J., Chen, Y., Zhou, J., 2000. Inter-taxa differences in extinction process of Maokouan (Middle Permian) fusulinaceans. Sci. China Ser. Earth Sci. 43, 633–637. doi:10.1007/BF02879507

Yang, Z., Besse, J., 2001. New Mesozoic apparent polar wander path for south China: tectonic consequences. J. Geophys. Res. Solid Earth 1978–2012 106, 8493–8520.

Yates, A.M., 2004. The death of a dinosaur: dismembering Euskelosaurus. Abstr. Geosci. Afr. 2004.

Yates, A.M., Warren, A., 2000. The phylogeny of the "higher"temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli. Zool. J. Linn. Soc. 128, 77–121.

Yoshimura, K., Oki, T., Ohte, N., Kanae, S., 2003. A quantitative analysis of short-term ^{18}O variability with a Rayleigh-type isotope circulation model. J. Geophys. Res. Atmospheres 108, 4647. doi:10.1029/2003JD003477

Young, B., Woodford, P., O'Dowd, G., 2013. Wheater's Functional Histology: A Text and Colour Atlas. Elsevier Health Sciences.

Yuan, W., Yang, Z., 2015. The Alashan Terrane did not amalgamate with North China block by the Late Permian: Evidence from Carboniferous and Permian paleomagnetic results. J. Asian Earth Sci. 104, 145–159.

Yue, W., Yugan, J., 2000. Permian palaeogeographic evolution of the Jiangnan Basin, South China. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 160, 35–44. doi:10.1016/S0031-0182(00)00043-2

Zazzo, A., Lécuyer, C., Mariotti, A., 2004a. Experimentally-controlled carbon and oxygen isotope exchange between bioapatites and water under inorganic and microbially-mediated conditions. Geochim. Cosmochim. Acta 68, 1–12. doi:10.1016/S0016-7037(03)00278-3

Zazzo, A., Lécuyer, C., Sheppard, S.M.F., Grandjean, P., Mariotti, A., 2004b. Diagenesis and the reconstruction of paleoenvironments: A method to restore original $\delta^{18}O$ values of carbonate and phosphate from fossil tooth enamel. Geochim. Cosmochim. Acta 68, 2245–2258. doi:10.1016/j.gca.2003.11.009

Zhang, G., Zhang, X., Li, D., Farquhar, J., Shen, S., Chen, X., Shen, Y., 2015. Widespread shoaling of sulfidic waters linked to the end-Guadalupian (Permian) mass extinction. Geology 43, 1091–1094.

Zhang, Y., Shi, G.R., Shen, S., 2013. A review of Permian stratigraphy, palaeobiogeography and palaeogeography of the Qinghai–Tibet Plateau. Gondwana Res. 24, 55–76.

Zhong, Y.-T., He, B., Mundil, R., Xu, Y.-G., 2014. CA-TIMS zircon U–Pb dating of felsic ignimbrite from the Binchuan section: Implications for the termination age of Emeishan large igneous province. Lithos, Special Issue Permian large igneous provinces: Characteristics, mineralization and paleo-environment effects 204, 14–19. doi:10.1016/j.lithos.2014.03.005

Zhou, C.-F., Wu, S., Martin, T., Luo, Z.-X., 2013. A Jurassic mammaliaform and the earliest mammalian evolutionary adaptations. Nature 500, 163–167. doi:10.1038/nature12429

Zhou, M.-F., Malpas, J., Song, X.-Y., Robinson, P.T., Sun, M., Kennedy, A.K., Lesher, C.M., Keays, R.R., 2002. A temporal link between the Emeishan large igneous province (SW China) and the end-Guadalupian mass extinction. Earth Planet. Sci. Lett. 196, 113–122. doi:10.1016/S0012-821X(01)00608-2

Ziegler, A.M., Hulver, M.L., Rowley, D.B., 1997. Permian world topography and climate, in: Martini, I.P. (Ed.), Late Glacial and Postglacial Environmental Changes -Quaternary, Carboniferous -Permian and Proterozoic. Oxford University Press, pp. 111–146.

ANNEXES

Annexe 1 : Descriptions des différents gisements échantillonnés

Afrique

- Afrique du Sud

Wilgerkloof (Norwood)

Cette ferme située dans la province du Cap Oriental présente dans ses environs des affleurements de la Formation Burgersdorp dont les fossiles retrouvés (Abdala et al., 2005 ; Hancox et al., 2013) appartiennent à l'assemblage faunique à *Cynognathus*, restreint à la sous zone C, associée à l'Anisien supérieur (**Figure 11** ; Damiani et Hancox, 2003 ; Abdala et Ribeiro, 2010).

Un os de Kannemeyeriiformes indet., ainsi qu'une dent et un os d'un *Diademodon tetragonus* et l'os de deux *Paracyclotosaurus* sp. provenant de ce gisement ont été échantillonnés. Auxquelles

Bethel

La ferme de Bethel, dans la province de l'Etat libre, est très connue pour les nombreux fossiles qui y ont été trouvés. Cette ferme possède à l'affleurement des sédiments de la Formation Burgersdorp, mais les fossiles, plus anciens, sont attribués à la sous zone B de l'assemblage faunique à *Cynognathus*, associée à l'Anisien inférieur (**Figure 11 ;** Damiani, 2004).

Deux *Xenotosuchus africanus* ont été échantillonnés, l'un sur de l'os, l'autre sur l'os et une dent. Egalement échantillonnés, un individu de *Microposaurus casei* pour de l'os et une dent, quatre *Erythrosuchus africanus* pour de l'os ainsi que de la dent pour deux d'entre eux, deux *Cynognathus crateronotus* pour de l'os et de la dent, trois *Kannemeyeria cf. simocephalus* pour de l'os ainsi que la dent pour deux d'entre eux et quatre *Diademodon tetragonus*, trois pour de l'os et un pour de la dent.

Nooitgedacht

Les fossiles analysés appartenant à cette ferme sont des dents isolées toutes regroupées sous le même numéro, BP/I/1675, mais divisées entre les genres *Cynognathus* et *Diademodon*.

Ce numéro réapparait dans un papier de Grine (1977) qui reporte la localité dans la ferme de Nooitgedacht dans la province du Cap Oriental. Les gisements découverts autour de cette ferme appartiennent également à la Formation Burgersdorp et sont d'âge équivalent à ceux de Bethel (sous zone B de l'assemblage faunique à *Cynognathus* ; **Figure 11 ;** Kitching, 1963 ; Damiani et Kitching, 2003). Deux dents de *Diademodon tetragonus* et trois de *Cynognathus crateronotus* ont pu être analysées.

Slootkraal

Ce gisement se trouve à proximité du gisement de Bethel, présenté précédemment, ce qui lui vaut d'y avoir été assimilé à quelques reprises (Govender et al., 2008). Donc, tout comme Bethel, ce gisement présente une faune fossile appartenant à l'assemblage faunique *Cynognathus*, dans la sous zone B provenant de la Formation Burgersdorp (**Figure 11)**.

Un *Xenotosuchus africanus* provenant de ce gisement a pu être prélevé sur de l'os tout comme deux *Kannemeyeria* cf. *simocephalus* sur une dent chacun.

Driefontein

Cette ferme est la dernière localité échantillonnée d'où proviennent des fossiles de l'assemblage faunique *Cynognathus*, mais contrairement aux précédentes localités, celle-ci représente la partie la plus ancienne de l'assemblage, la sous zone A (**Figure 11 ;** Damiani et Jeannot, 2002 ; Shishkin et al., 2004) située dans la Formation Driekoppen et corrélée avec l'Olénékien supérieur (Shishkin et al., 2004). Cette ferme est située dans la province de l'Etat libre. L'os de six *Kestrosaurus kitchingi* a été prélevé ainsi qu'une dent de deux d'entre eux. De plus, cinq *Batrachosuchus* sp. et un *Garjainia* sp. ont eu de l'os prélevé.

Harrismith Commonage

Cette localité dans la province de l'Etat libre est très connue par le nombre important d'espèces qui y ont été découvertes (au moins treize ; Kitching, 1977 ; Damiani et al., 2003). Ce gisement appartient à la formation Normandien et plus particulièrement au membre Harrismith **(Figure 11)** et appartient à la partie inférieure de l'assemblage faunique à *Lystrosaurus*, visible par sa faune particulièrement dominée par le dicynodonte *Lystrosaurus*. Ce genre étant restreint à l'Induen, ce gisement est ainsi corrélé à cet âge (Rubidge, 1995).

Quatre *Lydekkerina huxleyi* provenant de ce gisement ont eu de l'os échantillonné ainsi que cinq *Lystrosaurus* cf. *youngi*, un pour de l'os, trois pour une dent et un pour les deux.

Spitskop, Inhoek

Spitskop se réfère à un pinacle, dans la localité de Inhoek (Gariep Dam, Cap Oriental ; Viglietti et al., 2016), qui présente une continuité sédimentaire de la fin du Permien jusqu'au début du Trias. Les fossiles échantillonnés proviennent tous les deux de couches permiennes de la Formation Balfour. Plus précisément, le premier, Therocephalia indet., provient du Membre Palingkloof à l'intérieur duquel se trouve la limite permo-triasique alors que le second, *Dicynodon* sp., provient du membre sous-jacent, Elandsberg. Ces deux membres sont référencés à l'intérieur de la partie supérieure de l'assemblage faunique à *Daptocephalus* associés avec le Changhsingian supérieur (**Figure 11)**.

Schalkwykskraal

Ce gisement, proche en âge et géographiquement d'Inhoek (Gariep Dam, Cap Oriental), expose également en surface la partie supérieure de l'assemblage faunique à *Daptocephalus* et notamment le membre Elandsberg de la Formation Balfour dans lequel se trouvait le fossile échantillonné (**Figure 11)**.

Du même nom que l'assemblage, un individu de l'espèce *Daptocephalus leoniceps* a eu un morceau d'os de prélevé.

Klipfontein

Cette ferme est en fait le regroupement de deux noms de fermes appelées Zwagershoek (ou Swaershoek) et Rondefontein (ou Ronnefontein) et qui se trouvent dans la province du Cap Oriental. Les fossiles sont retrouvés au sein de la Formation Balfour et sont associés à l'assemblage fossile à *Daptocephalus*, et plus vraisemblablement la partie inférieure qui correspond à un intervalle entre la fin du Wuchiapingien et le début du Changhsingien (**Figure 11)**. Deux *Pareiasaurus serridens*, un *Rhinesuchus* sp., un *Oudenodon* cf. *bainii* et un *Dicynodon lacerticeps* provenant de ce gisement ont eu de l'os échantillonné. Egalement, une dent du *D. lacerticeps* a pu être prélevée.

Van Wyksfontein

Située non loin de Spitskop et Schalkwykskraal, la localité de Van Wyksfontein permet de mettre à jour des fossiles appartenant à la partie inférieure de l'assemblage fossile à *Daptocephalus* ainsi que la partie supérieure de l'assemblage fossile à *Cistecephalus* correspondant à la fin du Wuchiapingien (**Figure 11)**.

De l'os a été échantillonné sur deux *Diictodon feliceps*, un *Oudenodon* cf. *bainii* et un *Aulacephalodon baini*. Ce dernier a également eu une dent d'échantillonnée.

Matjeshoek (Beeldhouersfontein)

Ce gisement est situé dans la province du Cap Occidental et correspond à la partie inférieure de l'assemblage faunique *Cistecephalus* (Kitching, 1978 ; Hewison, 2007) associé au milieu du Wuchiapingien (**Figure 11)**. Sa position géographique empêche de déterminer de quelle formation proviennent les fossiles assignés à ce gisement. En effet, étant particulièrement proche de la longitude 24°E, où deux successions sédimentaires se rencontrent, ce gisement pourrait appartenir à la Formation Teekloof côté Ouest ou à la Formation Middleton côté Est (Day et al., 2015).

Un *Pareiasaurus serridens*, un *Dicynodon lacerticeps*, deux *Cistecephalus microrhinus*, deux Cyonosaurus sp., un *Rhachiocephalus* cf. *magnus* ainsi que quatre *Oudenodon* cf. *bainii* ont eu de l'os prélevé. *D. lacerticeps* a également eu une dent d'échantillonnée.

Leeuw Kloof (Leeukloof)

Cette ferme située dans la province du Cap Occidental, repose sur des sédiments du Membre Hoedemaker de la Formation Teekloof. Le niveau fossilifère correspond à une faune typique de l'assemblage faunique à *Tropidostoma* (Modesto et Smith, 2001). Cet assemblage est corrélé avec la moitié inférieure du Wuchiapingien sans toutefois en atteindre la base (**Figure 11)**. Quatre *Tropidostoma microterma*, ainsi que quatre *Oudenodon* cf. *bainii*, un *Ictidosuchoides longiceps*, un *Diictodon feliceps* et un Rhinesuchidae indet. ont eu de l'os de prélever. Ce Rhinesuchidae indet. ainsi qu'un second *D. feliceps* ont pu avoir une dent d'analysée.

Quagga Fontein (Dunedin)

Très proche géographiquement de la localité Leeuw Kloof (Cap Occidental), les fossiles échantillonnés de Quagga Fontein proviennent également de l'assemblage faunique à *Tropidostoma* et de la même formation sédimentaire (**Figure 11)**.

Sept *Diictodon feliceps* ont pu être prélevés, deux pour de l'os, quatre pour une dent, et un pour les deux. Egalement échantillonné, de l'os de deux *Oudenodon* cf. *bainii*, un cynodonte basal et deux *Rhachiocephalus* cf. *magnus*.

Ryers Valley (Amandelboom)

Cette localité se situe dans la province du Cap Septentrional et repose sur des sédiments du Membre Poortjie de la Formation Teekloof (Kammerer et al., 2015). La zone du Membre Poortjie, contenant les fossiles analysés, est corrélée à l'assemblage faunique à *Pristerognathus* (**Figure 11)**. Cet assemblage faunique correspond à la transition Permien moyen-supérieur mais la présence d'*Ictidosuchoides* place ce gisement au début du Wuchiapingien (Huttenlocker et Botha-Brink, 2014).

Quatre individus de l'espèce *Diictodon feliceps* ont été échantillonnés, deux pour de la dent et deux pour de l'os. Un individu de l'espèce *Ictidosuchoides longiceps* a également pu avoir de l'os prélevé.

La-de-da

Situés dans des sédiments de la Formation Abrahamskraal, les fossiles analysés provenant de ce gisement de la province du Cap Occidental sont corrélés avec l'assemblage faunique à *Tapinocephalus*. Ces fossiles étant des *Diictodon*, l'intervalle temporel peut être réduit à la zone supérieure de l'assemblage (Boonstra, 1969 ; Loock et al., 1994) qui est datée du milieu du Capitanien (**Figure 11)**.

Deux *Diictodon feliceps* de ce gisement ont été échantillonnés, l'un pour une dent et l'autre pour à la fois os et dent.

Die Bad (De Bad)

Ce gisement, situé à quelques dizaines de kilomètres de La-de-da (Cap occidental), fait également parti de la Formation Abrahamskraal et de l'assemblage à *Tapinocephalus*. La présence de dinocéphales dans les fossiles analysés contraint l'âge à la partie inférieure de l'assemblage à *Tapinocephalus* (Boonstra, 1969 ; Loock et al., 1994) qui est corrélé à la moitié inférieure du Capitanien (**Figure 11)**.

Pour ce gisement, trois Pareiasauridae indet. ont été prélevés sur de l'os, plus une dent pour l'un d'entre eux. De la même manière, trois *Anteosaurus magnificus* ont été échantillonnés. Egalement échantillonné, l'os d'un *Pristerognathus polyodon* et de deux *Tapinocephalus atherstonii.*

Ruiters Kop

Ce gisement plus au sud dans la province du Cap Occidental y voit la Formation Abrahamskraal affleurer. Les fossiles analysés dans ce gisement étant les mêmes que ceux de

Die Bad, ils sont corrélés à la partie inférieure de l'assemblage à *Tapinocephalus*, et à la moitié inférieure du Capitanien (**Figure 11)**.

De l'os a pu être échantillonné sur un individu de l'espèce *Rhinesuchus* sp. ainsi que sur *Anteosaurus magnificus*.

Queenstown

Plus précisément, la localité indiqué à la main sur la fiche descriptive du fossile échantillonné est « Beaufort, Zone à _ _ _ _ _ _ (6 tirets d'indiqués), vers 10km au N-W de Queenstown ».

Cette description géographique suggère fortement une appartenance du fossile à la Formation Burgersdorp et à l'assemblage faunique à *Cynognathus*, plus particulièrement les sous-zones B ou C corrélées à l'Anisien (**Figure 11 ;** Abdala et Ribeiro, 2010).

Cet individu est identifié comme *Diademodon tetragonus* et de l'os et une dent lui ont été prélevés.

- Lesotho

Pokane

Certains des fossiles de cette localité sont indiqués comme provenant des zones A/5 ou A/6, correspondant aux Reds Beds inférieurs a et b (Ellenberger, 1970) maintenant corrélés à la partie inférieure de la Formation Elliot (Knoll, 2004) corrélée au Rhétien supérieur (**Figure** 11**)**. Ces fossiles sont au nombre de trois et correspondent à un os de sauropodomorphe non-sauropode, un os d'un individu non identifié, et une dent d'un mammaliaforme indéterminé.

Tsaba-Tsoeu

Ce gisement présente des fossiles provenant de couches B/3 ou B/4 définies respectivement comme Transition Beds III, ou Upper Red Beds c, ou Basic Cave Sandstone et Cave Sandstone, basal (Ellenberger, 1970). Ces niveaux correspondent à la transition entre les Formations Elliot (Red Beds) et Clarens (Cave Sandstone) (Olsen et Galton, 1984) qui sont corrélées avec respectivement l'Hettangien et le Sinémurien-Pliensbachien (**Figure 11 ;** Knoll, 2005). Un individu a pu avoir de l'os échantillonné et correspond à un sauropodomorphe non-sauropode.

Likhoele

Parmi les fossiles associés à cette localité, un cynodonte indéterminé provient de la zone B/2, nommée Transition Beds II, ou Upper Red Beds a, alors qu'un individu indéterminé provient de la zone B/3 (Ellenberger, 1970). Ces niveaux appartiennent à la Formation Elliot supérieure et sont corrélés avec l'Hettangien (**Figure 11 ;** Knoll, 2004). Ces deux individus ont eu de l'os de prélevé. Un troisième individu, *Diademodon*? *giganteum*?, est représentée par une dent qui a pu être échantillonnée.

- Maroc

Localité XI supérieur

Ce gisement se situe proche de la ville d'Alma. Les fossiles sont retrouvés au sein du Membre Irohalène (appelé T5) de la Formation Timezgadiouine. T5 est l'unité la plus fossilifère de tout le bassin et qui présente trois niveaux fossilifères. L'ensemble des fossiles analysés appartiennent au niveau intermédiaire situé dans la base du T5. Ce membre Irohalène est daté du Carnien moyen au début du Carnien supérieur (**Figure 12** ; Jalil, 1999).

La quasi-totalité des fossiles du Maroc échantillonnés proviennent de ce gisement avec cinq *Moghreberia nmachousensis* et trois *Almasaurus habbazi*, tous prélevés sur de l'os.

Localité XXII

Ce gisement se situe proche de la ville de Tikida. Les fossiles sont retrouvés au sein du Membre de Tourbihine (appelé T2) de la Formation Ikakern. L'unité T2 comporte deux niveaux fossilifères dont le plus récent, daté du Permien supérieur (**Figure 12 ;** Jalil et Janvier, 2005), comprenait le fossile analysé, *Arganaceras vacanti*, prélevé sur de l'os.

- Zambie

Les gisements d'où proviennent les fossiles analysés se situent au Nord-Est du pays, proche de la ville de Sitwe.

Ils appartiennent à la Formation N'Tawere, dans le bassin du Luangwa, estimée d'âge Anisien (**Figure 12 ;** Peecook et al., 2013). Les localités des fossiles, très proches les unes des autres ne se différencient que par un numéro : Sitwe L19 ; Sitwe L21 et Sitwe L22.

Les fossiles analysés correspondent à trois dents isolées d'archosaures ainsi que de douze dents provenant de six individus différents de capitosaures.

- Tanzanie

Le gisement, nommé C22, se situe au Sud du pays, proche de la ville de Gingama. Il appartient à la Formation Manda, dans le bassin du Ruhuhu, qui comme la Formation N'Tawere est d'âge Anisien (**Figure 12** ; Nesbitt et al., 2013).

Les fossiles analysés correspondent à deux dents isolées d'archosaures, ainsi que dix dents provenant de trois capitosaures différents.

Europe

- Allemagne

Aixheim

Ce gisement situé au Sud du comté de Baden-Württemberg a permis de découvrir plusieurs fossiles provenant de la Formation Löwenstein (aussi nommé Stubensandstein, Bachmann et al., 1999). Cette formation était datée du Keuper Moyen sur les fiches descriptives des spécimens alors que la formation est aujourd'hui datée plus précisément de la base du Norien à la fin du Norien moyen (**Figure 12 ;** Butler et al., 2014).

Les fossiles échantillonnés provenant de ce gisement sont une plaque ainsi qu'une dent de deux *Angistorrhinopsis ruetimeyeri* et l'os et une dent d'un *Teratosaurus suevicus*.

Stuttgart

Les seules indications jointes avec le fossile, une plaque de *Mastodonsaurus giganteus*, sont : Terrain triasique, Etage Saliférien (Keuper) et localité Stuttgart (Württemberg). Le terme de Saliférien est spécifique des écrits de d'Orbigny et est comparable au Keuper d'Allemagne. Cependant *M. giganteus* est dominant dans un niveau du Keuper inférieur, associé avec la séquence du Lettenkeuper (Schoch, 2002), également corrélé avec la Formation Erfurt. Celles-ci sont datées du Ladinien supérieur (**Figure 12 ;** Menning et al., 2002).

- Suisse

Niederschönthal

Les nombreux fossiles provenant de cette localité ont été prélevés dans la Formation sur laquelle repose la Formation Löwenstein, la Formation Trossingen (aussi nommée Knollenmergel, Bachmann et al., 1999) qui s'étend temporellement du Norien supérieur jusqu'au Rhétien inférieur (**Figure 12 ;** Kimmig et Arp, 2010).

Asie

- Chine

Province du Gansu

Dashankou

Cette localité, connue pour la diversité des fossiles retrouvés, se situe à environ une vingtaine de kilomètres au sud-ouest d'Old Yumen City dans les montagnes Qilian. Cette localité laisse affleurer la Formation Qingtoushan (anciennement Xidagou ; Liu et al., 2012) corrélée avec le Roadien inférieur (**Figure 13** ; Liu et al., 2009).

Deux dents ont été prélevées, l'une appartenant à l'espèce *Sinophoneus yumenensis* et l'autre à l'espèce *Belebey chengi*.

Province du Xinjiang

L'ensemble des fossiles provenant de gisements de la province du Xinjiang appartiennent à des formations incluses dans le Groupe Cangfanggou ainsi que la formation sus-jacente, la Formation Kelamayi (Metcalfe et al., 2009).

Santai

Le fossile de cette localité, une dent de *Parakannemeyeria chengi*?, provient de la Formation Kelamayi (= Formation Keramay/Karamayi) qui se trouve reposant sur le Groupe Cangfanggou. Cette formation est considérée comme un équivalent latéral de la Formation Ermaying en étant daté également de l'Anisien (**Figure 13 ;** Obrist-Farner et al., 2015).

Taoshuyuan

Plus ancienne, la Formation d'origine des fossiles se nomme Formation Jiucaiyuan et est datée de l'Induen (**Figure 13 ;** Obrist-Farner et al., 2015).

Une dent de lystrosauridé provenant de ce gisement a pu être échantillonnée. Provenant de la même formation mais dont la localité est inconnue, une dent de *Chasmatosaurus yuani* a pu être analysée.

Dongxialongkou

Le fossile provenant de ce gisement, une dent de *Lystrosaurus* cf. *youngi*, se situait dans la Formation Guodikeng (anciennement Xialongkou) qui a la particularité d'enregistrer la limite

permo-triasique. Le fossile se situe juste en dessous de la limite (Liu, com. pers) et est donc du Changhsingien terminal (**Figure 13 ;** Obrist-Farner et al., 2015).

Taoshuyuangou

Cette localité a permis d'obtenir des fossiles provenant à la fois de la partie inférieure de la Formation Guodikeng (anciennement Xialongkou) et de la Formation Quanzijie plus ancienne. Alors que la partie inférieure de la Formation Guodikeng est datée du Changhsingien, la Formation Quanzijie est associée à l'ensemble du Capitanien (**Figure 13 ;** Obrist-Farner et al., 2015). Les fossiles échantillonnés correspondent tous à des dents, une provenant d'un *Dicynodon taoshuyuanensis*, une autre d'un Therocephalia? et la dernière d'un dicynodonte indéterminé.

Province du Shanxi

Baidaoyu, Linxian County

L'un des fossiles provenant de ce site appartient à la Formation Tongchuan, et plus particulièrement au Membre I (Liu, 2015). La Formation est considérée d'âge Ladinien (**Figure 13 ;** Liu et al., 2013). L'autre fossile a été identifié comme provenant de la partie terminale de la Formation (Liu, com. pers.) alors qu'aucun thérapside n'est répertorié dans l'intégralité du Membre II (Liu, 2015). Un âge Ladinien lui est également attribué (**Figure** 13). Chacun de ces fossiles correspond à une dent de *Parakannemeyeria* sp..

Sanjiao, Liulin County

Cette localité a permis la découverte de plusieurs fossiles provenant de niveaux soit appartenant à la Formation Tongchuan, soit à la Formation Ermaying sous-jacente. Le fossile analysé, une dent de kannemeyeriidé, provient de la formation Ermaying et plus spécifiquement la partie supérieure, daté de l'Anisien (**Figure 13 ;** Liu et al., 2013).

Yinjiao, Yushe

Le fossile échantillonné provenant de cette localité, une dent de *Shansiodon wangi*, appartient au même niveau sédimentaire que le gisement de Sanjiao, soit la partie supérieure de la Formation Ermaying datée de l'Anisien (**Figure 13 ;** Liu et al., 2013).

Louzeyu Village, Wuxiang

Tout comme les fossiles des gisements de Sanjio et Yinjiao, ceux retrouvés proches du village Louzeyu proviennent de la partie supérieure de la Formation Ermaying et sont donc datés de l'Anisien (**Figure 13 ;** Wang et al., 2013). Un fossile, une dent de *Parakannemeyeria youngi*, provient effectivement de ce gisement. Dans les autres fossiles échantillonnés, trois dents d'un individu de l'espèce *Shansisuchus shansisuchus*, ne possèdent pas de gisement propre mais proviennet tout de même du Wuxiang et de la partie supérieure de la Formation Ermaying.

Tianjialing Village

Le gisement fossilifère situé dans ce village a permis la découverte de fossiles provenant de la partie inférieure de la Formation Sunjiagou (Li et Liu, 2013) qui est datée du Changhsingian (**Figure 13 ;** voir Lucas et Zeigler, 2005). Une dent d'un individu de l'espèce *Shansisaurus xuecunensis* a pu être analysée.

Province du Henan

Jiyuan

Cette localité correspond à la localité type du taxon qui a été échantillonné, *Honania complicidentata* dont une dent fût analysée. L'horizon d'où proviennent les fossiles est corrélée à la partie supérieure de la Formation Shangshihezi (Xu et al., 2015). Cette formation est associée au Wuchiapingien (**Figure 13 ;** Liu et Bever, 2015).

- Turquie

Çal Dağ

Ce gisement fait partie d'une succession sédimentaire allochtone nommée les nappes lyciennes situées dans le Sud-Ouest du pays. « L'écaille supérieure du Çal Dağ » laisse affleurer la Formation Cenger d'où le niveau fossilifère provient (Monod et al., 1983). Cette formation a récemment été datée du Rhétien (**Figure 13 ;** Soycan et al., 2015). Les fossiles échantillonnés sont des dents isolées de deux ceratodontiformes et de neuf phytosaures.

Amérique du Nord

- Etats-Unis

Arizona

Adamana

Les fossiles de ce gisement, entreposés au Museum d'Histoire Naturelle de Bale, sont soient décrits seulement avec le nom Adamana ou alors sous le terme de « Forêt pétrifiée ». Adamana se trouve être une petite ville en bordure du Parc national de Petrified Forest. Ce parc, d'où proviennent sûrement les fossiles, laisse affleurer ce qui s'appelle selon les auteurs le Groupe ou la Formation Chinle (Martz et Parker, 2010) qui comprend la Formation ou le Membre Petrified Forest (parfois divisé entre les parties inférieure et supérieure) qui peut soit correspondre à l'intégralité de la Formation Chinle, entrecoupé ou non du Lit gréseux Sonsela, ou uniquement la partie supérieure. N'ayant pas plus de précision sur la position stratigraphique des fossiles, l'incertitude d'âge du gisement correspond donc à celui de la formation dont des datations radiochronologiques effectuées proche de la base et du sommet donnent des âges entre 219,2±0,7 Ma (Irmis et Mundil, 2008) et 213±1,7 (Riggs et al., 2003) ou 211±0,7 (Heckert, 2009). Ces valeurs placent l'ensemble de la formation au sein du Norien (**Figure 13).**

Six éléments isolés de phytosaures ont pu être prélevés, trois ostéodermes et trois dents, dont l'une uniquement sur l'émail.

Annexe 2 : Descriptions des différentes espèces échantillonées et du matériel prélevé.

Therapsida

- Dinocephalia

Les dinocéphales sont représentés par 40 genres différents qui se divisent majoritairement en deux groupes qui ont vécu au cours du Permien moyen, les carnivores antéosaures et les herbivores tapinocéphales (**Figure 15**). Les fossiles proviennent de sédiments du Permien moyen. On les retrouve en Russie, Asie centrale, Chine, Brésil, Tanzanie, Zambie, Zimbabwe et surtout en Afrique du Sud (Efremov, 1940 ; Boonstra, 1946, 1969 ; Langer, 2000 ; Ivakhnenko, 2003 ; Simon et al., 2010 ; Smith et al., 2012 ; Sidor et al., 2014 ; Boos et al., 2015).

Anteosauria

Sinophoneus yumenensis

Cette espèce est représentée dans l'échantillonnage par une dent isolée provenant du gisement Dashankou dans la province du Gansu en Chine et portant le numéro d'échantillon C9. Avec *Stenocybus acidentus*, une possible forme juvénile (Kammerer, 2011 ; Liu, 2013), *Sinophoneus yumenensis* est le seul dinocéphale chinois. Cette espèce est décrite comme représentée par de grands animaux carnivores terrestres (Kammerer, 2011) avec le crâne de l'holotype mesurant presque 32 cm (Liu, 2013). Elle a vécu au Roadien inférieur, le début du Permien moyen, âge estimé de la formation Qingtoushan d'où proviennent les restes fossilisés (Liu et al., 2009).

Anteosaurus magnificus

Ce genre monospécifique (Kammerer, 2011), a été échantillonné sur les gisements de Die Bad et de Ruiters Kop (Capitanien inférieur). Plusieurs individus ont pu être prélevés : BP/I/1369 (SA119), BP/I/1370 (SA123) et BP/I/5637 (SA122) pour l'os et BP/I/1579 pour à la fois os (SA121) et dent (SA120). Cette espèce correspond également à de grands individus carnivores avec des crânes pouvant dépasser les 50 cm de longueur (Kammerer, 2011) est considéré terrestres malgré quelques hypothèses lui conférant un mode de vie plutôt riparien (Boonstra, 1955, 1962).

Cette espèce est restreinte à l'Afrique du Sud où une seule autre espèce d'antéosaures (*Australosyodon*) plus basal vivait également (Kammerer, 2011).

- Tapinocephalia

Tapinocephalus atherstonii

L'autre groupe constituant les dinocéphales a pu être échantillonné avec l'espèce *Tapinocephalus atherstonii* (**Figure 15**). Provenant du gisement Die Bad en Afrique du Sud, l'os de deux individus a pu être échantillonné, BP/I/1576 (SA113) et BP/I/1581 (SA114). Tout comme *Anteosaurus*, cette espèce est restreinte aux sédiments du groupe Beaufort, dans l'assemblage à *Tapinocephalus* daté de la moitié inférieure du Capitanien. Cette espèce représente de grands et massifs animaux herbivores (Boonstra, 1962).

- Anomodontia

Le clade Dicynodontia, inclut dans Anomodontia et auquel appartiennent toutes les espèces échantillonnées, composait la majorité des herbivores terrestres (Sues et Reisz, 1998) dans les écosystèmes à partir du Permien moyen jusqu'à leur extinction au cours du Trias supérieur (Botha-Brink et Angielczyk, 2010). Les espèces se caractérisent morphologiquement par la présence d'un bec kératinisé et la présence de seulement deux longues dents, pouvant être absentes chez certaines espèces, comme chez *Oudenodon*, *Stahleckeria potens* ou encore les femelles *Diictodon* (Botha et Angielczyk, 2007 ; Sullivan et al., 2003 ; Abdala et al., 2013).

Le groupe des dicynodontes peut se diviser en plusieurs grands groupes comme les Emydopoidea, les Cryptodontia et les Dicynodontoidea au sein desquels on trouve le groupe Kannemeyeriiformes très diversifié dans le Trias (**Figure 15**). Ces trois grands groupes se sont côtoyés au cours de la seconde moitié du Permien supérieur, notamment en Afrique du Sud (Botha-Brink et al., 2016).

Parmi tous les dicynontes échantillonnés, certains n'ont pas pu être identifiés au niveau du genre ou de l'espèce. C'est notamment le cas du fossile chinois T15.A (C6), un morceau d'avant crâne avec une dent en section dans l'os, qui n'a pas pu être identifié au-delà de Dicynodontia. Il provient de la Formation Quanzijie, dans le gisement de Taoshuyuangou, d'un âge estimé Capitanien (Obrist-Farner et al., 2015).

Emydopoidea

Cistecephalus microrhinus

Ce genre monospécifique (Keyser, 1973 ; Nasterlack et al., 2012) a principalement vécu au cours du Wuchiapingien moyen donnant son nom à un assemblage faunique dans le bassin du Karoo en Afrique du Sud où il est majoritaire. Il a également été recensé avec quelques individus dans l'assemblage faunique antérieur (Nicolas et Rubidge, 2010), ainsi que dans des

gisements de Zambie et d'Inde pouvant inclure le début du Changhsingien (Nasterlack et al., 2012). Cet animal de petite taille à une écologie assez incertaine pouvant être aquatique et/ou fouisseur, voire également nocturne ou insectivore (Nasterlack et al., 2012).

Provenant d'Afrique du Sud, du gisement Matjeshoek daté au milieu du Wuchiapingien, l'os de deux crânes d'individus a pu être prélevé, BP/I/2893 (SA101) et BP/I/3057 (SA102).

Diictodon feliceps

Ce genre monospécifique (Sullivan et al., 2003) possède une très large répartition géographique avec des fossiles ayant été retrouvés en Afrique du Sud, Zambie ou encore en Chine (Angielczyk et Sullivan, 2008). Temporellement, on retrouve l'espèce depuis le Capitanien jusqu'à la quasi fin du Permien (Viglietti et al., 2016). Cette espèce de petite taille est reconnue pour être herbivores et vivre dans des terriers hélicoïdaux (Smith, 1987).

L'ensemble des fossiles analysés provient d'Afrique du sud, de cinq gisements différents correspondant à cinq étendues temporelles distinctes.

Le plus ancien de ces gisements, La-de-da, daté du Capitanien moyen, est représenté dans l'échantillonnage par deux individus, SAM-PL-K10089 et SAM-PK-K11019. Alors que le premier a été prélevé sur une dent (SA21), le second a pu être échantillonné à la fois sur l'os (SA29) et une dent (SA28).

Le gisement suivant, Ryers Valley, est daté du tout début du Wuchiapingien dû à la présence du genre *Ictidosuchoides* (Huttenlocker et Botha-Brink, 2014). Quatre individus ont pu être analysés, deux sur de l'os crânien, SAM-PK-K07846 (SA24) et SAM-PK-K06595 (SA32), et deux sur de la dent, SAM-PK-K06857 (SA15) et SAM-PK-K06853 (SA33).

Le gisement Leeuw Kloof, de la moitié inférieur du Wuchiapingien mais plus récent que le gisement de Ryers Valley, a procuré deux individus, l'un échantillonné sur de l'os, SAM-PK-K07108 (SA31) et l'autre sur une dent, SAM-PK-K0110 (SA01).

Le gisement Quagga Fontein, d'âge similaire à celui de Leeuw Kloof, a permis d'analyser un total de sept individus avec une dent échantillonnée sur les fossiles SAM-PK-K05354 (SA16), SAM-PK-K05326 (SA17), SAM-PK-K05336 (SA19) et SAM-PK-K05345 (SA34). De l'os a pu être prélevé sur les fossiles SAM-PK-K05346 (SA20) et SAM-PK-K05350 (SA30). Le fossile SAM-PK-K05349 a eu à la fois une dent (SA22) et l'os de sa mandibule (SA23) prélevés.

Le gisement le plus récent, dont l'espèce *D. feliceps* a pu être analysée, est celui de Van Wyksfontein. Dans ce cas, un individu, PV/GD08 (SA132), provient de la partie inférieure de l'assemblage fossile à *Daptocephalus* correspondant à un âge équivalent à la transition entre le

Wuchiapingien et le Changhsingien. Le second, PV/GD02 (SA131) est attribué à des couches plus anciennes restreintes dans la moitié supérieure du Wuchiapingien. Comme le premier fossile est composé de trois blocs rocheux laissant apparaître des restes osseux et que le second est un crâne qui semble affleurer à l'intérieur d'un bloc rocheux, seul de l'os a pu être échantillonné pour chacun d'entre eux.

Cryptodontia

Oudenodon cf. *bainii*

Dans les différents bassins sédimentaires d'Afrique, le genre est à la fois représenté par *O. bainii* et *O. grandis*. Alors que le premier est un dicynodonte de taille moyenne abondant dans le registre fossile, le second est de grande taille et très rare dans le registre fossile (Botha et Angielczyk, 2007). De plus, bien que considérée valide, cette espèce nécessiterait une analyse particulière pour déterminer son appartenance exacte (Botha et Angielczyk, 2007). Pour ces raisons, l'ensemble des fossiles échantillonnés sous le nom de genre *Oudenodon* sont considérés comme *O.* cf. *bainii*. L'une des particularités de ce genre est l'absence de dents, forçant l'ensemble des prélèvements à se faire sur de l'os. La forte abondance du taxon et sa grande période de présence (du milieu du Wuchiapingien jusqu'à la crise Permo-Trias ; Botha et Angielczyk, 2007 ; Viglietti et al., 2016) a permis de l'échantillonner sur cinq gisements différents correspondant à quatre périodes successives.

Tout comme *D. feliceps*, plusieurs individus ont pu être échantillonnés dans les gisements de même âge Quagga Fontein et Leeuw Kloof avec deux, SAM-PK-K05344 (SA14) et SAM-PK-K05366 (SA27), provenant du premier gisement et quatre, SAM-PK-K07742 (SA08), SAM-PK-K10102 (SA11), SAM-PK-K07689 (SA12) et SAM-PK-K07133 (SA13), du second. Quatre autres individus, provenant de Matjeshoek (Wuchiapingien moyen), ont été échantillonnés : BP/I/2864 (SA106), BP/I/2892 (SA107), BP/I/2908 (SA108) et BP/I/2914 (SA109). Un fossile, PV/GD05 (SA133) provient également du gisement Van Wyksfontein, dans la partie restreinte à la partie supérieure du Wuchiapingien. Le fossile d'*O. bainii* le plus récent, BP/I/4565 (SA94) provient du gisement de Klipfontein dont l'âge est estimé à la transition entre le Wuchiapingien et le Changhsingien.

Tropidostoma microtrema

Ce genre monospécifique appartient à la famille Oudenodontidae et est très proche morphologiquement d'*O. bainii* (Botha et Angielczyk, 2007) bien que certains individus possèdent des dents caniniformes et/ou des postcanines. Il n'est retrouvé qu'en Afrique du Sud,

mais de possibles taxons mal identifiés pourraient accroitre son aire de répartition en dehors du pays (Botha et Angielczyk, 2007). En terme de taille, celle-ci est très légèrement plus petite en moyenne avec un crâne mesurant entre 15 et 27 cm (Botha et Angielczyk, 2007). La répartition temporelle du taxon est limitée à une portion du Wuchiapingien inférieur, correspondant à l'assemblage faunique éponyme au taxon.

De l'os a été prélevé sur quatre individus provenant du gisement de Leeuw Kloof : SAM-PK-K10645 (SA02), SAM-PK-010676 (SA03), SAM-PK-010681 (SA07) et SAM-PK-K10531 (SA25).

Aulacephalodon baini

Ce genre, restreint à l'Afrique du Sud (Angielczyk et al., 2014), est composé d'une espèce reconnue, *A. baini*, et de peut-être une seconde, *'A. peavoti'*, différente de la première mais n'appartenant peut être pas à ce genre (Govender, 2008). Dans le cas du fossile étudié (PV/GD06), il a été identifié comme *A. baini*. Ces restes fossiles sont un crâne complet pris dans le sédiment, avec au moins une dent de visible et la mandibule inférieure pivotée vers l'arrière. Il a ainsi pu être possible d'échantillonner la dent (SA135) et l'os (SA136). Il provient du gisement Van Wyksfontein et est associé à la partie supérieure du Wuchiapingien.

Rhachiocephalus cf. *magnus*

En Afrique du Sud, le genre *Rhachiocephalus* est restreint à une seule espèce *R. magnus*. Une autre espèce a été identifiée, *R. usiliensis*, en Tanzanie mais son statut reste débattu (Maisch, 2000). Ce groupe fait partie des espèces d'anomodontes aux plus grands crânes avec des tailles dépassant souvent les 50 cm (Keyser, 1971). Il a vécu au cours du Permien supérieur et s'est éteint à la fin de la partie inférieure de l'assemblage faunique à *Daptocephalus* (Viglietti et al., 2016).

Les os de deux individus ont pu être échantillonnés, SAM-PK-005615 (SA06) et BP/I/2439 (SA110), provenant du gisement Quagga Fontein (Wuchiapingien inférieur) ainsi que un, BP/I/2889 (SA105), du gisement Matjeshoek (Wuchiapingien moyen).

Dicynodontoidea

Dicynodon lacerticeps

Le genre *Dicynodon* était ce que l'on appelle un taxon-poubelle qui n'était pas monophylétique et avant les travaux de Kammerer et al. (2011), plus de 160 espèces étaient répertoriées dans ce genre. Leurs travaux ont permis de réduire ce nombre à deux : *D.*

lacerticeps et *D. huenei*. Alors que le premier se retrouve en Afrique du Sud, le second est cantonné au centre-est de l'Afrique où on le retrouve en Zambie et possiblement en Tanzanie. Les fossiles échantillonnés provenant uniquement d'Afrique du Sud, permettant de les identifier comme *D. lacerticeps*. Ce taxon reprend les traits morphologiques caractéristiques des dicynodontes au sens large avec l'absence de dents hormis deux défenses caniniformes et un bec kératinisé. Ce genre est apparu durant la moitié supérieure du Wuchiapingien et disparu peu de temps avant la crise Permo-Trias (Kammerer et al., 2011 ; Viglietti et al., 2016).

Trois individus provenant de trois gisements ont pu être analysés. Le plus ancien gisement est celui de Matjeshoek (Wuchiapingien moyen) où un spécimen, BP/I/2880, a pu être prélevé à la fois sur une dent (SA99) et sur l'os du crâne (SA100). Un autre fossile, BP/I/4493, a pu être échantillonné sur l'os du crâne (SA93) et une dent (SA92). Il provient du gisement Klipfontein qui est daté entre la fin du Wuchiapingien et le début du Changhsingien. Le dernier fossile analysé provient du gisement Inhoek dont la stratigraphie a été faite avec précision permettant d'avoir plus d'information sur l'âge du fossile. Celui-ci provient du Membre Elandsberg daté de la partie supérieure du Changhsingien. Cependant, due à la mauvaise préservation des restes de ce fossile, il est possible qu'il s'agisse de *Daptocephalus leoniceps* (conv. pers. P. Viglietti), anciennement au sein des *Dicynodon*. Ce fossile, PV/GD17 (SA129), présente plusieurs restes postcrâniens majoritairement usés par les précipitations.

Dicynodon taoshuyuanensis

Autrefois reconnu sous le nom de *Jimusaria taoshuyuanensis* (Li et Sun, 2008), ce dicynodonte chinois présente une morphologie et taille similaire à celles de l'espèce sud-africaine. Le fossile analysé, IVPP V 3240,1 (C12), correspond à l'avant d'un crâne avec les deux dents de présentes dont une a été échantillonnée. Il provient du gisement Taoshuyuangou, dans la partie inférieure de la Formation Guodikeng datée du Changhsingien.

Daptocephalus leoniceps

Ce genre monospécifique est reconnu en tant que tel seulement depuis les travaux sur des restes attribués à *Dicynodon* par Kammerer et al. (2011). Restreint à l'Afrique du Sud, la répartition temporelle du taxon correspond à l'assemblage faunique éponyme (Viglietti et al., 2016) allant de la fin du Wuchapingien jusqu'à la crise Permo-Trias. Le fossile, PV/GD11 (SA134), correspond à un crâne pris dans le sédiment provenant du gisement Schalkwykskraal. Il provient du court Membre Palingkloof au sein duquel la limite entre le Permien et le Trias est placée. Le fossile provient donc de la toute fin du Permien.

Lystrosaurus sp.

Après que plus d'une vingtaine d'espèces aient été décrites pour ce genre en Afrique du Sud, ce nombre fut réduit à six espèces (Cosgriff et al., 1982 ; King, 1993) puis est maintenant fixé à quatre (Grine et al., 2006) : *L. maccagi*, *L. curvatus*, *L. murrayi* et *L. declivis*. Les deux premières espèces ont la particularité d'apparaître dès la toute fin du Permien, mais alors que la première s'éteint avec la crise Permo-Trias, la seconde parvient à survivre un court intervalle de temps après la crise (Viglietti et al., 2016). Quant aux deux dernières espèces, leurs plus anciens restes retrouvés datent du début du Trias et se retrouvent durant tout le reste de l'assemblage faunique à *Lystrosaurus* (Botha et Smith, 2007) devenant l'un des genres de thérapsides les plus représentés dans le Karoo. Cette espèce d'anomodonte est l'une des seules dont le statut d'espèce terrestre (Botha et Smith, 2006) a pu être remis en cause avec une écologie interprétée comme plus aquatique (Canoville et Laurin, 2010).

Cinq individus de *Lystrosaurus* provenant du même gisement de Harrismith Commonage ont pu être prélevés. Ce gisement étant restreint à la base du Trias, il est possible que ceux-ci appartiennent à l'une des trois dernières espèces citées.

Chacun de ces cinq fossiles est représenté par un crâne complet à sub-complet. Le fossile BP/I/1383 (SA86) a été échantillonné sur de l'os alors que les fossiles BP/I/2032 (SA87), BP/I/4006 (SA90) et BP/I/4310 (SA91) ont pu être échantillonnés sur une dent. Le fossile BP/I/1379 a été prélevé sur une dent (SA88) et l'os (SA89).

Lystrosaurus cf. *youngi*

En plus des espèces sud-africaines, deux Lystrosauridae chinois ont pu être prélevés. Le premier, CAGS V 381 (C1) est identifié comme *Lystrosaurus* cf. *youngi* sur la base d'un crâne sub-complet avec les dents partiellement présentes sur lesquelles l'échantillonnage a été possible. Le fossile provient du gisement de Dongxialongkou dans le Bassin du Junggar et appartient à la Formation Guodikeng, plus précisément juste en dessous de la limite Permo-Trias. Le second fossile chinois échantillonné (C2) n'a pas de numéro de collection. Il s'agit d'une portion de dent caniniforme avec l'os également autour. Le manque de données sur ce fossile limite l'identification à Lystrosauridae. Il provient de la localité Taoshuyuan dans la Formation Jiucaiyuan et est daté de l'Induen.

Kannemeyeriiformes

Le groupe Kannemeyeriiformes est un clade monophylétique inclut au sein de Dicynodontoidea (Damiani et al., 2007 ; Kammerer et al., 2011, 2013). Ce groupe se définit

comme tous les taxons plus proches de *Kannemeyeria simocephalus* que de *Lystrosaurus murrayi* (Kammerer et al., 2013) et se trouve donc être le groupe frère des Lystrosauridae. Ce groupe se caractérise par des espèces de moyennes à grandes tailles (Angielczyk et Walsh, 2008 ; Kammerer et al., 2013) avec des espèces présentes aussi bien en Laurasia que sur le Gondwana. Bien que supposé s'être séparés des Lystrosauridae au cours du Permien supérieur, les Kannemeyeriiformes ne sont présents qu'à partir du Trias Moyen où ils se diversifient pour donner une quarantaine d'espèces différentes (Kammerer et al., 2013).

Parmi les fossiles, un fossile sud-africain, BP/I/5534 (SA35), provenant du gisement de Wilgerkloof a été identifié comme *Kannemeyeria simocephalus*. Or, l'âge du gisement (Anisien supérieur) ne correspond pas avec la période à laquelle vivait le taxon. Dans leur papier, Hancox et al. (2013) décrivent différents restes osseux venant de ce gisement et les décrivent comme des Kannemeyeriiformes mais différents de *K. simocephalus*. Dans le cas de notre fossile, il s'agit d'un fragment de crâne avec une dent. Seul le crâne a été prélevé. L'absence de plus de caractères empêche une identification plus précise du fossile.

Shansiodon wangi

Cette espèce appartient au groupe Shansiodontidae, au sein des Kannemeyeriiformes (**Figure 15**) ainsi qu'au genre *Shansiodon* qui possède deux ou quatre espèces selon les auteurs (Fröbisch, 2008; Li et Sun, 2008). Ces espèces sont restreintes à la Chine, avec une possible présence en Afrique du Sud avec un fossile identifié comme *Shansiodon* sp. (Hancox et al., 2013). Elles se positionnent parmi les plus petites espèces de Kannemeyeriiformes avec des crânes ne dépassant pas les 30 cm (Maisch, 2001). Le fossile échantillonné provient de la localité Yinjio et appartient à la partie supérieure de la Formation Ermaying datée de l'Anisien (Liu et al., 2013). L'échantillon provient d'une des dents, celles-ci sont cassées au niveau du maxillaire qui lui est sub-complet. Le fossile ne possède pas de numéro de collection mais seulement un numéro d'échantillonnage (C11).

Kannemeyeriidae

Parmi les familles au sein des Kannemeyeriiformes, outre les Shansiodontidae, on trouve les Kannemeyeriidae où se trouve le taxon ayant nommé ce groupe *Kannemeyeria simocephalus* (**Figure 15**). Ce sont les plus grands anomodontes avec des tailles de crâne dépassant les 40 cm (Keyser, 1973).

Plusieurs individus de cette famille ont été analysés dont notamment un fragment de dent (C7) provenant du gisement de Sanjiao dans la Formation Ermaying (Anisien). L'absence

d'information autre qu'un fragment de dent empêche de déterminer le taxon autre qu'au niveau de la famille Kannemeyeriidae.

Kannemeyeria simocephalus

Ce genre est représenté par plusieurs espèces mais *K. simocephalus* est la seule présente en Afrique du Sud. Temporellement, elle est restreinte à la moitié inférieure de l'Anisien, définit en terme d'assemblage faunique comme la sous zone B de l'assemblage à *Cynognathus* (Govender et al., 2008). Cinq individus provenant de cet assemblage ont été échantillonnés. Trois provenant du gisement de Bethel, BP/I/4555 (SA67) sur de l'os, BP/I/4545 sur une dent (SA57) et de l'os (SA58) et BP/I/4648 également sur une dent (SA61) et de l'os (SA62). Les deux restants proviennent du gisement Slootkraal, situé non loin du précédent. Sur ces deux fossiles, BP/I/6567 (SA59) et BP/I/6524 (SA60), seulement une dent a été prélevée.

Parakannemeyeria sp.

Ce genre restreint à la Chine est composé de cinq espèces: *P. dolichocephala*, *P. chengi*, *P. youngi*, *P. ningwuensis*, *P. shenmuensis* (Li et Sun, 2008).

Deux individus identifiés uniquement au niveau du genre ont été échantillonnés. Alors que l'un est une dent caniniforme isolée et ne possède qu'un numéro d'analyse (C8), le second possède un numéro de collection, IVPP V 19364 (C15) et est décrit et figuré dans le papier de Liu (2015 ; Fig. 4, A1 et A2).

Ces deux fossiles proviennent du même gisement de Baidaoyu, dans la province du Shanxi, où ils affleuraient dans la partie terminale de la Formation de Tongchuan (Liu, 2015) daté du Ladinien (Liu et al., 2013).

Parakannemeyeria youngi

Provenant de la même province que les deux échantillons précédents, la dent d'un individu, IVPP V 981 (C19), a été échantillonnée. Celle-ci fait partie d'un crâne presque complet et qui constitue un matériel de référence pour le taxon (Li et Sun, 2008). Il provient du gisement de Louzeyu et appartient à la partie supérieure de la Formation Ermaying (Anisien).

Parakannemeyeria chengi?

L'échantillon de cette espèce provient du gisement de Santai dans la province du Xinjiang et correspond à une dent en fragments (C4). Ces fragments ont été interprétés par J. Liu comme appartenant à *P. chengi* bien qu'une réserve existe sur l'espèce. Ce fossile provient

de la Formation Kelamayi qui est un équivalent latéral de la Formation Ermaying et est donc daté à l'Anisien (Obrist-Farner et al., 2015).

Moghreberia nmachousensis

Appartenant à la famille des Stalheckeriidae (Kammerer et al., 2013), cette espèce représente le dernier Kannemeyeriiformes échantillonné (**Figure 15**). Alors que *Parakannemeyeria* est endémique de la Chine, que *Kannemeyeria* ne se trouve que dans la partie sud de l'Afrique, *Moghreberia* ne se trouve qu'au Maroc.

Cinq individus provenant de la localité type de l'espèce, Localité XI, ont pu être prélevés sur divers restes postcrâniens. Ces fossiles sont datés du milieu du Carnien au début du Carnien supérieur (Jalil, 1999), âge du Membre Irohalène d'où ils proviennent. Les fossiles échantillonnés sont ALM35 (M1) une ulna, ALM132 (M2) une scapula, ALM159 (M3) une vertèbre présacrée, ALM146-2 (M8) une scapula et ALM96 (M9) une côte.

- Gorgonopsia

Les gorgonopsiens représentaient un groupe d'environ 35 genres composé exclusivement d'animaux carnivores de tailles diverses (des crânes entre 15 et 60 cm ; Kammerer, 2014) qui dominaient les écosystèmes du Permien. Avec très peu d'espèces restantes dans la partie la plus supérieure du Permien, ils ont fini par tous s'éteindre à la limite Permo-Trias (Rubidge, 1995). Deux espèces ont pu être échantillonnées. Ces deux genres se placent vers la base du groupe en tant que Gorgonopsia non-Gorgonopsidae (Gebauer, 2007).

Cyonosaurus sp.

Ce genre est le plus basal des deux gorgonopsiens échantillonnés, il est représenté par trois espèces, *C. longiceps* (avec cf. *longiceps*), *C. rubidgei* (avec cf. *rubidgei*) et *C. kitchingi*, mais également *Cyonosaurus* sp. (Gebauer, 2007). Ce genre est l'un des plus petits, avec un crâne de 15 cm de longueur (Kammerer, 2014), correspond à l'un des seuls (avec *Prorubidgea* et *Rubidgea*) à avoir survécu jusqu'à la partie sommital du Permien. Deux individus, pouvant appartenir à chacune de ces espèces, ont pu être échantillonnés au niveau du crâne, BP/I/2867 (SA104) et BP/I/2916 (SA103). Ils proviennent tous les deux du même gisement de Matjeshoek en Afrique du Sud, associé au milieu du Wuchiapingien.

Aelurosaurus cf. *felinus*.

Tout comme *Cyonosaurus*, ce genre se divise en plusieurs espèces retrouvées sur le sol africain. Ainsi on retrouve les espèces *A. felinus* (avec cf. *felinus*), *A. whaitsi*, *A. polyodon*, *A. wilmanae* et *A.* ? *watermeyeri* (Gebauer, 2007). Ces espèces possèdent des tailles similaires à celles des *Cyonosaurus* avec des crânes mesurant environ 15 cm (Gebauer, 2007). L'individu échantillonné, SAM-PK-010678 (SA04), pour de l'os, a été identifié comme vraisemblablement *A.* cf. *felinus*. Il provient du gisement Leeuw Kloof daté de la partie inférieure du Wuchiapingien.

- Therocephalia

Les thérocéphales, composés d'environ 25 genres, représentent le groupe frère des cynodontes (incluant les mammifères) et constituent avec ces derniers le clade Eutheriodontia (**Figure 15**). Ce groupe est spécifiquement composé de carnivores qui sont connus depuis le Permien moyen jusqu'à la fin de l'Anisien (moitié inférieure du Trias Moyen ; Huttenlocker, 2014). Parmi les individus échantillonnés, deux n'ont pu être identifiés au-delà de ce groupe. Le premier (C5) provient de la Formation Quanzijie dans le gisement de Taoshuyuangou, en Chine, et correspond à une dent en partie prise dans une gangue rocheuse en association avec une seconde dent (probablement du même individu). L'âge de l'échantillon est estimé à celui de la formation qui est daté au Capitanien (Obrist-Farner et al., 2015). Le second échantillon provient du gisement Inhoek en Afrique du Sud et sa position stratigraphique le place juste en dessous de la limite Permo-Trias. Le fossile correspond à une hémi mandibule droite, très peu courbée et fine, dans laquelle trois dents sont encore fichées. La description faite de ce fossile par Pia Viglietti, PV/GD14 (SA130), lors de sa découverte en fin d'année 2013 se limite au groupe des thérocéphales.

En plus de ces deux fossiles, deux individus échantillonnés ont été identifiés au niveau spécifique et décrits ci-dessous.

Ictidosuchoides longiceps

Ce genre monospécifique (Wyllie, 2003) sud-africain de petite taille, avec une longueur de crâne de 5 à 15 cm (Botha-Brink et al., 2014 ; Huttenlocker, 2014), apparaît au début du Wuchiapingien et disparait au cours du Changhsingien (Huttenlocker, 2014) et plus particulièrement à la limite entre les parties inférieure et supérieure de l'assemblage faunique à *Daptocephalus* (Viglietti et al., 2016). De l'os a pu être prélevé sur deux individus. Le plus ancien, SAM-PK-K06856 (SA05), correspond à une mâchoire inférieure provenant du

gisement Ryers Valley, dans le Membre Poortjie de la Formation Teekloof. La présence de ce taxon dans ce membre stratigraphique donne un âge début Wuchiapingien (Huttenlocker et Botha-Brink, 2014).

Le second individu, SAM-PK-K10586 (SA26), correspond à la partie antérieure d'un crâne provenant du gisement de Leeuw Kloof. Ce fossile provient du Membre Hoedemaker, reposant sur le Membre Poortjie, lui conférant également un âge associé à la moitié inférieure du Wuchiapingien, mais toutefois postérieur.

Pristerognathus polyodon

Ce genre, également monospécifique et d'Afrique du Sud, avait une taille moyenne plus importante qu'*Ictidosuchoides*, avec un crâne qui mesurait entre 25 et 30 cm (Huttenlocker, 2014), et vivait au cours du Capitanien et à la base du Wuchiapingien (Nicolas et Rubidge, 2010). L'espèce est représentée par un seul individu dans l'échantillonnage dont de l'os a pu être prélevé, BP/I/1371 (SA112), provenant du gisement de Die Bad associé au Capitanien inférieur.

- Cynodontia

Les cynodontes représentent le groupe d'où les mammifères ont émergé (**Figure 15**). Bien que déjà présents au cours du Permien supérieur, ils se diversifient grandement à la suite de l'extinction de masse de la fin du Permien. Ce groupe possédait aussi bien des espèces carnivores que herbivores (Battail, 1983 ; Schultz et al., 2007 ; Benton, 2015a).

Plusieurs espèces provenant de pays différents ont pu être échantillonnées malgré l'absence d'une identification spécifique pour trois d'entre eux.

L'un de ces échantillons (L12) provient d'un gisement du Lesotho proche de Likhole et répertorié dans une couche sédimentaire originellement nommé B/2 (Ellenberger, 1970), maintenant correspondant à la partie supérieure de la Formation Elliot corrélés à l'Hettangien (Knoll, 2004). Le fossile est une vertèbre isolée d'environ 1 cm de long ne permettant pas une meilleure détermination du taxon.

Un deuxième fossile (L14) du Lesotho qui n'a pas été déterminé au niveau du genre est une dent isolée d'un demi-centimètre de long. Il a toutefois été possible de l'assigner au clade des Mammaliaformes. Il provient des niveaux A5 ou A6 (Ellenberger, 1970) du gisement de Pokane et maintenant corrélé avec la partie inférieure de la Formation Elliot (Knoll, 2004) datée du Rhétien supérieur. Cet échantillon représente l'individu le plus proche phylogénétiquement des mammifères.

Le dernier cynodonte non identifié, SAM-PK-K5339 (SA18), provient du gisement Quagga Fontein d'Afrique du Sud daté de la partie inférieure du Wuchiapingien. Le fossile correspond à l'avant crâne d'un individu. Originellement identifié comme un *Procynosuchus*, cette détermination est en cours de révision pour seulement cynodonte basal actuellement, et potentiellement *Charassognathus* (conv. pers. Abdala, Université de Witwatersrand).

En plus de ces individus, deux espèces ont été échantillonnées dans plusieurs gisements et décrites ci-dessous.

Cynognathus crateronotus

Cette espèce est apparue en Afrique du Sud au cours du Trias inférieur et y a perduré jusqu'à la fin de l'Anisien dans le Trias Moyen (Ruta et al., 2013). Ce genre monospécifique a pu être échantillonné à plusieurs reprises dans deux gisements, Bethel et Nooitgedacht, d'âges équivalents à l'Anisien inférieur (Damiani, 2004).

Dans le gisement au niveau de la ferme de Bethel, deux individus ont été prélevés. Le premier, BP/I/4542, est représenté par deux hémi mandibules avec des dents sectionnées en place. Il a ainsi pu être possible d'échantillonner à la fois dent (SA53) et os (SA54). Le second individu, BP/I/4654, est une mâchoire supérieure sur laquelle dent (SA55) et os (SA56) ont également pu être échantillonnés.

A Nooitgedacht, trois dents isolées regroupées sous le même numéro, BP/I/1675 (SA126, SA127, SA128) ont pu être échantillonnées.

Cette espèce est représentée par de grands carnivores ayant vécus sur tout le Gondwana (Abdala et Ribeiro, 2010).

Diademodon tetragonus

Cette espèce est cantonnée aux sédiments Anisien de l'Afrique du Sud (Ruta et al., 2013). Sa taille complète est estimée à environ 2 mètres de long (Botha et Chinsamy, 2004) avec un crâne d'environ 30 cm (Martinelli et al., 2009). Tout comme *C. crateronotus*, ce genre monospécifique a pu être échantillonné dans les gisements de Bethel et Nooitgedacht. En plus de ces deux gisements, un troisième gisement, Wilgerkloof de l'Anisien supérieur (Abdala et Ribeiro, 2010), a pu fournir du matériel à échantillonner de cette espèce.

Pour le gisement de Bethel, quatre individus ont pu être échantillonnés. Le premier, BP/I/4529 (SA63), est un crâne, avec mâchoire inférieure, sectionné derrière les orbites et au niveau du maxillaire et dentaire. Les dents, toutes présentes, n'ont cependant pas pu être échantillonnées. Le deuxième individu, BP/I/4549 (SA64), est représenté par un maxillaire

isolé. Bien que présentant des dents, seul l'os a pu être prélevé. Le troisième fossile, BP/I/4652 (SA65), quant à lui est représenté par ses deux maxillaires, non connectés, et une dent cassée a été échantillonnée. Le dernier *D. tetragonus* analysé, BP/I/4647 (SA66), est représenté par plusieurs éléments fragmentaires du crane ainsi que le dentaire (Grine et Hahn, 1978) avec des dents post canines intactes (Grine, 1977). Uniquement l'os dentaire a pu être échantillonné.

Provenant de Nooitgedacht, deux dents isolées ont pu être analysées. Tout comme pour *C. crateronotus*, elles portent le numéro BP/I/1675 (SA124, SA125).

Un individu provenant de Wilgerkloof a pu être échantillonné, BP/I/5541 (Fig. 2D dans Abdala et al., 2005), à la fois sur l'os (SA37) et une dent (SA36).

En plus de ces individus sud-africains, du matériel provenant de gisements du Lesotho a pu être échantillonné.

Le premier correspond à l'avant d'une mandibule d'environ 10 cm de long avec trois dents situées en arrière d'un diastème. Il a pu être échantillonné à la fois sur l'os (L7) et une dent (L8). Cet échantillon provient de la collection Ellenberger. Il a été découvert en 1958 par la famille Ellenberger et décrit comme *Traversodon* sp. nm. *mastacus* avec des incisives de lait, suggérant un individu juvénile. Cependant, le genre *Traversodon* est présent seulement au Brésil et, il y a peu, le fossile a été réidentifié (J. Falconnet, MNHN) en tant que *Tritylodon longaevus* déjà répertorié dans le Trias d'Afrique du Sud (Owen, 1884). D'après la fiche descriptive, le fossile provient du Beaufort vers 10 km au N-W de Queenstown. Cette position géographique suggère fortement une appartenance du fossile à l'assemblage faunique à *Cynognathus* et plus particulièrement les sous-zones B ou C de l'Anisien (Abdala et Ribeiro, 2010). Cependant le genre *Tritylodon* n'apparaît pas avant le début du Jurassique (Ruta et al., 2013) et la forme de la mandibule du fossile est très similaire au genre *Diademodon* présent à l'époque du gisement comprenant la seule espèce *D. tetragonus*. Cette information laisse à penser que notre fossile appartiendrait à l'espèce *D. tetragonus*.

Le second fossile du Lesotho provient du gisement Likhoele (Hettangien ; Knoll, 2004) et correspond à une dent isolée (L10). Provenant des collections d'Ellenberger, elle a été décrite comme appartenant à *Diademodon ? giganteum ?*, une espèce non reconnue actuellement.

Diapsida

- Sauropterygia

Sauropterygia indet. (?)

Les sauropterygiens représentent un groupe dont la place phylogénique est encore incertaine. Ce groupe peut se retrouver soit au sein des Lepidosauromorpha (Benton, 2015c), soit au sein des Archosauromorpha (Lee, 2013) ou alors à l'extérieur des deux (Neenan et al., 2013).

Deux dents, non numérotées (B17 et B18), provenant du gisement de Niederschöntal en Suisse ont été analysées. Originellement, elles furent identifiées comme appartenant au taxon *Belodon*, une espèce de phytosaure maintenant en *nomen dubium*. Aujourd'hui, elles sont identifiées comme 'pas *Belodon*, *Plesiosaurus* ?'. Cependant, le gisement est daté du Norien supérieur (Kimmig et Arp, 2010) et le genre *Plesiosaurus* n'est connu qu'au cours du Jurassique (Benson et Druckenmiller, 2014). Ces dents fragmentaires ou incomplètes empêche de pouvoir redéfinir correctement le groupe auquel elles appartiennent et seront définies comme seulement Sauropterygia.

- Archosauriformes

Issus des archosauromorphes, les Archosauriformes sont un groupe qui s'est beaucoup développé à partir de la fin du Permien principalement par la diversification des Archosauria qui ont dominé les écosystèmes du Mésozoïque (Gower et Sennikov, 2000) avec la domination des dinosaures, des ptérosaures et des Crocodylomorpha. Ces groupes sont toujours présents à l'heure actuelle, à l'exception des ptérosaures, avec les crocodiliens et les oiseaux. Que ce soit, les archosauriformes basaux (de Ricqlès et al., 2003 ; Legendre et al., 2016) ou les archosaures comme les crocodiliens (Seymour et al., 2004 ; Summers, 2005), les ptérosaures (de Ricqlès et al., 2000) et les dinosaures (Seebacher, 2003 ; Amiot et al., 2006 ; Grady et al., 2014), des études basées sur différentes approches, que ce soit histologiques ou géochimiques, ont suggéré que ces groupes possédaient probablement une capacité à thermoréguler, ce qui pourrait expliquer leur domination dans tant d'écosystèmes différents.

Parmi les groupes d'archosauriformes n'appartenant pas aux archosaures, les familles Proterosuchidae et Erythrosuchidae ont pu être étudiées (**Figure 16**).

Ces groupes se caractérisent par des morphologies d'animaux terrestres carnivores ayant pu posséder un thermométabolisme plus ou moins élevé (de Ricqlès et al., 2003, 2008 ; Botha-Brink et Smith, 2011 ; Gower et al., 2014).

Proterosuchidae

Les protérosuchidés représentent le plus jeune groupe monophylétique issu des archosauriformes (Gauthier et al., 1988 ; Nesbitt, 2011 ; Ezcurra et al., 2013), et cela à partir de la toute fin du Permien supérieur pour finir par s'éteindre au cours du Trias Moyen (Ezcurra et al., 2013).

Chasmatosaurus yuani

Cette espèce chinoise appartient au groupe le plus basal des Archosauriformes (**Figure 16**). Elle est présente dans des sédiments du Trias Inférieur de Chine (Liu et al., 2015). Une espèce *Chasmatosaurus* sp. a été identifiée dans le Trias Inférieur d'Inde (Satsangi, 1964).

La dent fragmentaire, IVPP RV 36315 (C3), provient de la formation Jiucaiyuan de la province du Xinjiang. Cette formation date du début du Trias, l'Induen (Obrist-Farner et al., 2015) et a fourni le plus ancien diapside de tout l'échantillonnage.

Erythrosuchidae

Erythrosuchus africanus

Ce genre monospécifique (Broom, 1905) endémique d'Afrique du Sud possède une répartition temporelle limitée à la sous zone B de l'assemblage faunique à *Cynognathus* daté de l'Anisien inférieur (Damiani, 2004).

Provenant du gisement de Bethel, quatre individus de cette espèce ont pu être échantillonnés. Le premier, BP/I/4526, représente un prémaxillaire avec les dents fragmentées en place et à la fois l'os (SA42) et une dent (SA41) ont été prélevés. Le deuxième, BP/I/6557 (SA49), se présente sous la forme de plusieurs morceaux et fragments d'os dont l'un a pu être analysé. Le troisième individu, BP/I/4547 (SA50), est représenté par un seul os incomplet.

Le dernier individu, BP/I/4645, a pu comme le premier être échantillonné à la fois sur une dent (SA51) et sur de l'os (SA52). Ce fossile est constitué de plusieurs morceaux du crâne dont un portant une dent fracturée.

Garjainia sp.

Ce genre, également endémique de l'Afrique du Sud, précédait *E. africanus* dans les écosystèmes et est cantonné à la sous zone A de l'assemblage faunique à *Cynognathus* correspondant au deux tiers supérieur de l'Olénékien (Gower et al., 2014).

Cette espèce a pu être échantillonnée sur la vertèbre que constitue le fossile BP/I/6697 (SA77). Etant définie par au moins deux espèces, *G. prima* et *G. madiba* (Gower et al., 2014), l'absence d'autres restes fossiles empêche une détermination spécifique.

Shansisuchus shansisuchus

Cette espèce restreinte à la Chine provient majoritairement d'un gisement à proximité du village Louzeyu dans le Shanxi. Les fossiles proviennent de la partie supérieure de la Formation Ermaying datée de l'Anisien (Wang et al., 2013). Le fossile analysé, IVVP V 2513A, correspond à une partie de mâchoire sur laquelle les dents sont présentes et fait parties des paratypes de l'espèce (Wu et Sun, 2008). Il a été possible d'échantillonner trois dents sur le fossile (C16, C17 et C18).

Phytosauria

Les phytosaures représentent un groupe monophylétique mais dont la position phylogénétique est incertaine soit appartenant au groupe Archosauria (Brusatte et al., 2010 ; Nesbitt et al., 2014 ; Benton, 2015b) soit comme leur groupe frère (Nesbitt et al., 2011, 2014 ; Von Baczko et al., 2014).

Ces animaux semi-aquatiques carnivores et piscivores (Stubbs et al., 2013) sont connus dans les gisements du Trias Supérieur mais leur séparation avec leur groupe frère remonte au Trias Inférieur (Stocker et Butler, 2013).

Parmi tous les gisements échantillonnés, deux ont donné des restes impossibles à identifier plus précisément que Phytosauria. Le premier est le gisement d'Adamana en Arizona où six individus ont pu être prélevés dans des sols datés entre la fin du Carnien (~225Ma) et la fin du Norien (~209Ma). Trois plaques isolées, a.a. 10 (B1), a.a. 1 (B2) et a.a. 4 (B3), ainsi que deux dents, a.a. 23 (B25) et a.a. 26 (B26), et l'émail d'une dent, a.a. 22 (B24) ont pu être échantillonnées.

Le second gisement provient des écailles sédimentaires allochtones du Çal Dağ en Turquie récemment daté du Rhétien (Soycan et al., 2015). Les échantillons correspondent tous à des dents isolées provenant de bloc rocheux de différentes natures. Les dents Tu1, Tu2, Tu3, Tu4, Tu5 et Tu6 ont été extraite d'une couche fine, poreuse, de couleur rouille et fixée contre des cristaux de calcite décimétriques. Le numéro JSE03 est inscrit directement sur ce bloc sédimentaire. Les dents Tu8, Tu10 et Tu11 ont été extraites d'une roche gréseuse de couleur gris-noir avec le nom JSE04 inscrit dessus.

Angistorhinopsis ruetimeyeri

En plus des individus précédents dont le nom d'espèce reste indéterminé, plusieurs autres spécimens échantillonnés ont pu être identifiés. Ces fossiles proviennent à la fois des gisements de Niederschöntal en Suisse, datés entre le Norien supérieur et le Rhétien inférieur, et de Aixheim en Allemagne, âgé du Norien inférieur à moyen. Originellement identifié comme le genre *Belodon*, puis comme *Mystriosuchus*, il semble que l'identification soit maintenant fixe sur *Angisthorhinopsis ruetimeyeri* (Kimmig et Arp, 2010).

Sur les spécimens du gisement suisse, il a été possible d'analyser des plaques osseuses, NB 204 (B6), NB 644 (B16), NB 31 (B21), NB 14 (B27) et NB 15 (B15) ainsi que des dents isolées, NB 204 (B8), NB 809 (B9), NB 60 (B10), NB 208 (B14), NB 212 (B15) et NB 644 (B16). Pour le gisement allemand, une plaque osseuse, 121 (B4), et une dent isolée, 120 (B5) ont été prélevées.

Archosauria

Les archosaures représentent le groupe qui s'est le plus diversifié en nombre d'espèces et en écologie parmi les vertébrés terrestres du Mésozoïque avec l'avènement et la domination des dinosaures pendant toute cette période. Outre les dinosaures, les archosaures se sont diversifiés dans le groupe des Crurotarsi et plus particulièrement les Crocodilomorpha encore représentés actuellement (**Figure 16**).

Deux gisements ont fourni des dents isolées dont la détermination ne peut se faire plus précise qu'Archosauria. Le premier est le gisement Sitwe (L-19) de Zambie d'où proviennent trois dents (Z29, Z30 et Z32). Le second est la localité C22 en Tanzanie avec deux dents (T27 et T28). Ces dents proviennent respectivement de la Formation N'Tawere dans le bassin de Luangwa et la Formation Manda dans le bassin de Ruhuhu.

Teratosaurus suevicus

Ce genre allemande a longtemps été considérée comme monospécifique jusqu'à la découverte d'un individu désarticulé en Pologne, *T. silesiacus* ; (Sulej, 2005), mais qui fut considéré comme une synonymie (Lucas et al., 2007) puis de nouveau comme une espèce à part (Brusatte et al., 2009). Ce groupe, récemment ancré dans la famille Rauisuchidae (Brusatte et al., 2010), représente des animaux terrestres carnivores ayant vécu au cours du Carnien supérieur et du Norien (Brusatte et al., 2009). Un fossile de *T. suevicus*, a.k. 222, provenant du gisement de Aixheim en Allemagne a pu être échantillonné. Il correspond à un morceau de mâchoire avec toutes les dents manquantes sauf une qui a pu être prélevée (B5) au côté de l'os

(B4). Il provient de la Formation Löwenstein daté du Norien inférieur à moyen (Butler et al., 2014).

Sauropodomorpha non-Sauropoda

Avec les clades Crocodylomorpha et Pterosauria, le clade Dinosauria est le seul groupe d'archosaures à avoir passé la fin du Trias en partie dû à une grande diversité qui avait commencé à se mettre en place dès le début du Norien (Langer et al., 2010). Les dinosaures se divisent entre les ornithischiens et les saurischiens, qui se subdivisent entre les groupes des Theropoda et des Sauropodomorpha. Ce dernier clade est représenté par des animaux herbivores avec une variabilité de tailles allant de moyennes à très grandes tailles (Carrano, 2006) et dont les espèces les plus basales pouvaient être bipèdes (Parrish, 2006). Ce clade a pu être échantillonné sur plusieurs individus ont l'identification est incertaine voire inconnue. Parmi ces fossiles, cinq os isolés provenant de gisement du Lesotho ont pu être analysés. Le premier fossile (L1) correspond à une extrémité probablement proximale de fémur dont la provenance (Lesotho) et l'âge (entre Trias terminal et Jurassique inférieur) ne sont pas connus de manière précise. Le second fossile (L2) est une lame scapulaire provenant de la partie inférieure de la Formation Elliot dans un gisement proche de Pokane au Lesotho. Cette partie de la Formation est corrélée au Rhétien supérieur. Le troisième fossile (L3) est un fragment de diaphyse qui comme le premier ne possède pas de provenance et d'âge particulier autre que de provenir du Lesotho et de probablement être extrait de la Formation Elliot. Ces trois ossements ont été identifiés à la base comme appartenant au Prosauropoda, groupe maintenant considéré comme paraphylétique (Otero et al., 2015 ; Peyre de Fabrègues et al., 2015) et qu'il se doit d'être nommé Sauropodomorpha non-Sauropoda.

Un quatrième fossile du Lesotho (L6) a été échantillonné. Il est noté qu'il provient du gisement de Tsaba-Tsoeu (route entre Morija et Mohales Hoek) et de la partie supérieur de la Formation Elliot (Hettangien). Ce fossile correspondrait à une extrémité distale de fémur. Originellement interprété comme Dinosauria indet., il est maintenant considéré comme un Sauropodomorpha non-Sauropoda.

En plus de ces quatre fossiles, une vertèbre complète (L4), provenant d'un gisement proche de Makhaleng et de sédiments anciennement appelés les 'Red Beds' qui font référence à la partie supérieure de la Formation Elliot (Hettangien). Ce fossile a été identifié comme *Euskelosaurus browni* qui est maintenant considéré comme un taxon *nomen dubium* (Yates, 2004) et sera limité à un Sauropodomorpha non-Sauropoda dans son identification.

Plateosaurus sp.

Le fossile NB 6 (B20) provient du gisement de Niederschöntal en Suisse et appartient donc à la Formation Trossingen datée du Norien supérieur au Rhétien inférieur. Identifié à la base comme le phytosaure *Mystriosuchus*, cet os long est maintenant considéré comme appartenant à un sauropodomorphe basal, probablement du genre *Plateosaurus*. En effet, ce genre a déjà été identifié à plusieurs reprises sur les gisements de la région (Sander, 1992 ; Meyer et al., 2013) et permet une attribution de ce genre très probable.

Parareptilia

- Bolosauridae

Belebey chengi

Le genre *Belebey* est représenté par quatre espèces dont celle étudiée est la seule chinoise (Müller et al., 2008). Deux autres, *B. vegrandis* et *B. maximi* se retrouvent dans les sédiments du Permien moyen de Russie (Ivakhnenko, 1973; Ivakhnenko et Tverdokhlebova, 1987) alors que la quatrième, *B. augustodunensis*, provient d'un gisement autunien, en France, pour lequel l'âge est estimé entre la toute fin du Carbonifère et la fin de l'Asselien, premier étage du Permien inférieur (Falconnet, 2012). Ces taxons sont généralement de petites tailles ressemblant à des lézards et pouvant être bipèdes (Berman et al., 2000). Les dents de bolosaure sont très particulières laissant interpréter une écologie alimentaire très spécifique mais incertaine pour l'instant (Reisz et al., 2007).

Le taxon chinois, *B. chengi*, ne présente pas de numéro de collection et correspond à une dent isolée provenant de la formation Qingtoushan du gisement Dashankou et âgée du Roadien inférieur (Liu et al., 2009). Le numéro d'analyse du fossile est C10.

- Pareiasauridae

Cette famille apparut au cours du Permien moyen supérieur et se diversifia tout au long du Permien supérieur pour finalement s'éteindre complétement juste avant l'extinction de masse de la fin du Permien (Viglietti et al., 2016) correspondant aussi à la seconde phase d'extinction interprétée par Smith et Botha-Brink (Smith et Botha-Brink, 2014). Interprété comme des herbivores massifs, mesurant entre 1 et 3,5 m (Sues et Reisz, 1998), ces animaux n'ont cependant pas une écologie qui a pu être déterminée avec certitude. En effet, selon les auteurs, les pareiasauridés sont interprétés soit comme des animaux complètement aquatiques (Ivakhnenko, 2001), ou alors semi-aquatiques (Khlyupin, 2007; Kriloff et al., 2008), ou encore

complètement terrestres (Voigt et al., 2010; Benton et al., 2012; Canoville et al., 2014). On retrouve leurs restes fossiles en Afrique, Eurasie ou Amérique du Sud.

Parmi les individus échantillonnés, trois proviennent du gisement de Die Bad en Afrique du Sud daté du Permien moyen (Capitanien). A cette époque, les trois genres les plus basaux des pareiasaures sont représentés : *Bradysaurus*, *Nochelesaurus* et *Embrithosaurus* (**Figure 17** ; Lee, 1997 ; Xu et al., 2015). Cependant, l'état fragmentaire et usé par les pluies des fossiles empêche une distinction plus précise que Pareiasauridae indet. Le fossile BP/I/1578 correspond à une demi-mâchoire fragmentaire et incomplète sur laquelle l'os (SA116) et une des dents sectionnées (SA115) ont pu être prélevés. Le fossile BP/I/1574 (SA117) représente une multitude de tronçons de côte et autres restes osseux fragmentaires partiellement pris dans le sédiment. Le fossile BP/I/1577 (SA118) correspond quant à lui à un autre individu représenté par une dizaine de fragments osseux.

Honania complicidentata

Après avoir été considéré comme un taxon non valide, la découverte de nouveaux fossiles ont permis à *H. complicidentata* de se distinguer d'autres taxons proches (Xu et al., 2015). Cette espèce se retrouve en Chine dans la partie supérieure de la Formation Shangshihezi qui date du Wuchiapingien (Liu et Bever, 2015).

Cette espèce a pu être étudiée isotopiquement avec l'analyse d'une dent isolée sans numéro de collection (C14) provenant du gisement Jiyuan dans la Province Henan.

Shansisaurus xuecunensis

En plus de *H. complicidentata*, une autre espèce de pareiasaures chinois a été échantillonnée (**Figure 17**). Le fossile analysé porte le numéro IVPP V 18614 (C13). Il correspond à un dentaire décrit et figuré dans le papier de Li et Liu (2013). Il appartient à la partie inférieure de la Formation Sunjiagou daté du Changhsingian (voir Lucas et Zeigler, 2005).

Pareiasaurus serridens

Ce genre monospécifique se retrouve en Afrique du Sud où il a vécu depuis le Wuchiapingien inférieur jusqu'à peu de temps avant la crise permo-triassique (Viglietti et al., 2016).

Trois individus provenant de deux gisements différents ont été analysés. Le plus ancien, BP/I/2907 (SA98), provient du gisement de Matjeshoek associé au milieu du Wuchiapingien

alors que les deux autres, BP/I/4564 (SA95) et BP/I/4489 (SA97), proviennent du gisement de Klipfontein qui correspond à la transition entre le Wuchiapingien et le Changhsingien.

Arganaceras vacanti

Ce genre monospécifique est endémique du bassin de l'Argana au Maroc et plus particulièrement du Membre Tourbihine de la Formation Ikakern daté du Permien supérieur (Jalil et Janvier, 2005).

L'échantillon analysé correspond à un fragment osseux de l'individu trouvé à la localité XXII et holotype de l'espèce : MNHN-ALM518 (M7).

Stereospondyli

- Rhinesuchidae

La famille des Rhinesuchidae est l'une des plus basales et anciennes des stéréospondyles (**Figure 18**). Endémique de l'Afrique du Sud, c'est le seul groupe de stéréospondyles dont on retrouve des restes fossiles dans des sédiments permiens.

Parmi les fossiles échantillonnés, une hémi-mandibule avec la présence des dents tronquées au niveau de l'os est identifiée comme appartenant au Rhinesuchidae. Ce fossile, SAM-PK-K07741, provient du gisement de Leeuw Kloof (Wuchiapingien inférieur) et à la fois une dent (SA09) et l'os (SA10) ont pu être analysés

Rhinesuchus sp.

Ce genre est composé de trois espèces reconnues, *R. whaitsi, R. capensis* et *R. broomianus*, ainsi que de *Rhinesuchus* sp., mais comme l'annonce Damiani et Rubidge (2003), les Rhinesuchidae nécessitent une révision morphologique car la majorité des restes requièrent encore de la préparation pour faire apparaître les caractères spécifiques. C'est le cas pour les restes osseux analysés dont seule l'identité de genre a pu être résolue. D'après une étude histologique, ce genre possédait une croissance saisonnière et pouvait vivre plus de 30 ans et était surement complétement aquatique (Pawley et Warren, 2005; McHugh, 2014).

Deux individus du Bassin du Karoo ont été échantillonnés, dont le plus âgé, BP/I/5640 (SA111), provient du gisement de Ruiters Kop (Capitanien inférieur) et correspond à quatre blocs rocheux laissant apparaitre un à plusieurs os ou fragments d'os. Le second individu, BP/I/4473 (SA96), provient du gisement de Klipfontein, qui marque le passage du

Wuchiapingien au Changhsingien. Comme pour le fossile précédent, celui-ci est représenté par trois os encore partiellement dans leur gangue rocheuse.

Lydekkerina huxleyi

Cette espèce se retrouve en Afrique du Sud ainsi qu'en Australie dans des sédiments du Trias Inférieur (Shishkin et al., 1996 ; Warren et al., 2006 ; Smith et al., 2012).

Ce genre monospécifique (Jeannot et al., 2006) de petite taille, avec un crâne mesurant entre 5 et 9 cm de longueur (Shishkin et al., 1996 ; Shishkin et Rubidge, 2000 ; Hewison, 2007) possédait un mode de vie encore très débattu et qui contrairement aux autres stéréospondyles aquatiques ou semi-aquatiques, a été interprété à plusieurs reprises comme pouvant être terrestre (Pawley et Warren, 2005 ; Canoville et Chinsamy, 2015 ; McHugh, 2015).

Provenant du gisement de Harrismith Commonage (Induen), quatre individus ont pu être analysés. Alors que l'un est un crâne complet, BP/I/3876 (SA82), les trois autres, BP/I/4270 (SA83), BP/I/2694 (SA84) et BP/I/3878 (SA85), ne sont représentés que par une partie de la mandibule.

Batrachosuchus sp.

Dans leur papier, Damiani et Kitching (2003) référencent quatre espèces différentes pour ce genre : *B. browni*, *B. watsoni*, *B. henwoodi* et *B. concordi* dont les deux premières ont été identifiées en Afrique du Sud. Ce groupe possède une position phylogénétique controversée (**Figure 18**). Il fut placé soit au sein des trématosaures (McHugh, 2012) soit au sein des plagiosauridés (Schoch, 2013) ou encore au sein des Rhytidostea avec *Lydekkerina* (Ruta et al., 2007).

Alors que les espèces elles-mêmes ne sont représentées que par un fossile crânien chacune, plusieurs restes ont été découverts dans diverses localités, mais uniquement dans les sous zones A et B de l'assemblage faunique à *Cynognathus* (Olénékien supérieur et Anisien inférieur). Ainsi, il n'a pas été possible de distinguer les spécimens prélevés entre les deux espèces et seul le nom de genre, au préalablement attribué, a pu être utilisé.

Provenant du gisement de Driefontein (Olénékien supérieur), cinq restes osseux isolés et incomplets, provenant d'individus différents, ont pu être échantillonnés : BP/I/5610 (SA73), BP/I/5616 (SA78), BP/I/5611 (SA79), BP/I/5613 (SA80) et BP/I/5614 (SA81).

- Trematosauria

Ce clade est souvent interprété comme groupe frère de celui de Capitosauria (Schoch, 2009 ; McHugh, 2012) mais certaines phylogénies le présentent comme plus proche des Plagiosauridae (Schoch, 2013) (**Figure 18**). Ces trois groupes forment la majorité des stéréospondyles du Trias et les trématosaures se caractérisent par des animaux possédant une forme allongée et gracile avec certaines espèces s'étant adaptées au milieu côtier marin (Lindemann et al., 1991 ; Kelley et Pyenson, 2015). Les trématosaures sont représentés par une trentaine d'espèces dans des sédiments du monde entier (Damiani et Welman, 2001 ; Steyer, 2002 ; Schoch, 2006).

Microposaurus casei

Le genre *Microposaurus* est cantonné à l'Afrique du Sud et a longtemps été considéré comme monospécifique possède maintenant une seconde espèce nommé *M. averyi* suite à la découverte de restes fossiles dans des sédiments Anisien d'Australie (Warren, 2012).

L'espèce sud-africaine est présente dans les analyses grâce à la mâchoire supérieure d'un individu, BP/I/4653, où à la fois une dent (SA47) et l'os (SA48) ont été analysés. Ce fossile est plus amplement décrit en tant que matériel de référence pour l'espèce par Damiani (2004). Il considère ce fossile identique morphologiquement à l'holotype de l'espèce.

Almasaurus habbazi

Cette espèce est restreint à la Formation Timezgadiouine (Carnien moyen-supérieur) du Maroc (Jalil, 1999). Ce genre monospécifique possède une position phylogénétique débattue (**Figure 18**) en étant généralement placé au sein des trématosaures (Schoch, 2008a, 2011 ; Ruta et al., 2007) mais qui fut également interprété comme un capitosaure (McHugh, 2012)

Trois individus de cette espèce ont été échantillonnés, MNHN-ALM73-2 (M4) : un élément dermique d'une ceinture pectorale ; une côte sans numéro (M5) et un fragment de palais MNHN-ALM72 (M6).

- Capitosauria

Selon les auteurs, le terme de Capitosauria est équivalent à Capitosauroidea ou alors représente le clade formé par Capitosauroidea et Trematosauroidea (Schoch et Milner, 2000 ; Yates et Warren, 2000 ; Schoch, 2008a). Il est également possible de trouver Mastodonsauroidea comme terme remplaçant Capitosauroidea (Damiani, 2000).

Ce groupe de stéréospondyles se caractérise par une tendance au gigantisme et font partie des plus grands amphibiens ayant jamais vécu, avec des crânes pouvant dépasser le mètre de long (Schoch, 2008b). Ce clade possède une grande diversité et se retrouve dans les sédiments du Trias sur plusieurs continents.

Dans les fossiles analysés, plusieurs restes isolés ou fragmentaires ont été définis comme appartenant au groupe.

Provenant de la Formation N'tawere (Anisien) en Zambie, quatre dents (Z7.1, Z7.2, Z7.3 et Z7.4) d'un fragment de mâchoire (Z7), ainsi que trois dents (Z1a, Z2a et Z3a) d'un deuxième fragment, deux dents (Z4b et Z5b) d'un troisième et trois dents isolées (Z31 (numéro de collection : T7) ; Z33 et Z34) ont été analysés. Chaque fossile représentant une infime fraction de différents individus rendant une détermination taxinomique plus précise que Capitosauridea impossible.

Le même problème de détermination se produit avec les échantillons de la Formation Manda (Anisien) de Zambie que sont six dents (T8.1, T8.2, T8.3, T8.4, T8.5 et T8.6) d'un fragment de mâchoire (T8, numéro de collection : R13), trois dents (T6c, T7c et T8c) d'un autre ainsi qu'une dent isolée (T26).

Deux fragments osseux ont également été échantillonnés dans le gisement de Niederschöntal (Norien supérieur à Rhétien inférieur) en Suisse et dont la taxinomie est incertaine. L'élément le plus important en taille, NB 16 (B23) est également celui avec le plus d'informations potentielles. D'abord décrit comme une plaque dermique de stégocéphales (clade comprenant les premiers tétrapodes), le fossile a été reidentifié en 2009 par J. Fortuny qui l'a décrit comme une clavicule et appartenant au groupe des capitosaures. Cependant la détermination reste incertaine entre un Cyclotosauridae et un Mastodonsauridae.

Le deuxième fragment de plaque, moitié moins grand, NB17 (B19), est uniquement décrit comme appartenant à un stégocéphale. Au vu de son appartenance au même gisement et ayant la même apparence, il n'est pas improbable que ce fossile soit un capitosaure dont la taxinomie ne peut pas être plus précisée.

Kestrosaurus kitchingi

Le genre Kestrosaurus a longtemps été considéré comme monospécifique, avec *K. dreyeri*, mais compte maintenant une seconde espèce *K. kitchingi* restreinte à la sous zone A de l'assemblage faunique à *Cynognathus* en Afrique du Sud corrélée avec l'Olénékien supérieur (Shishkin et al., 2004). Cette espèce est définie à partir de plusieurs fossiles comme matériel de référence, dont deux qui ont pu être analysé : BP/I/5617 (SA68), un crâne incomplet et

fragmenté, et BP/I/5607, décrit comme un fragment de mandibule dont l'os (SA71) et une dent (SA70) ont été prélevés.

L'ensemble des fossiles échantillonnés de cette espèce provient du gisement Driefontein, défini comme la localité type de l'espèce. Ainsi, nous faisons l'hypothèse que l'ensemble de ces fossiles de *Kestrosaurus* appartient à l'espèce *K. kitchingi*.

Ces autres fossiles sont BP/I/5609 (SA69), qui est représenté par un os incomplet isolé, BP/I/5615 (SA72) également un os isolé et incomplet, BP/I/6727, une partie de mandibule fractionnée où une dent (SA74) et l'os (SA75) ont pu être prélevés et BP/I/6706 (SA76), un os isolé et incomplet.

Xenotosuchus africanus

Depuis sa séparation du genre *Parotosuchus* (Morales et Shishkin, 2002), *P. africanus* est devenu la seule espèce présente dans le genre *Xenotosuchus,* formé à cette occasion, pour donner *X. africanus*.

Cette espèce est cantonnée aux sédiments sud-africains de la sous zone B de l'assemblage faunique à *Cynognathus* daté de l'Anisien inférieur (Damiani, 2004). Cependant, tout comme le kanemeyeriiforme identifié comme *K. simocephalus*, un individu *X. africanus* provenant du gisement Wilgerkloof (sous zone C, Anisien supérieur ; Damiani et Hancox, 2003 ; Abdala et Ribeiro, 2010) a été échantillonné. Ce fossile, BP/I/5550 (SA38), est composé de fragments osseux centimétriques dont un a été prélevé.

En plus de cet individu, trois fossiles proviennent de deux gisements de la sous zone B de l'assemblage à *Cynognathus*. Provenant du gisement Bethel, le fossile BP/I/6094 (SA43) consiste en un morceau de plaque osseuse et le fossile BP/I/4651 correspond à deux hémi-mandibules avec plusieurs dents en place dont une a pu être échantillonnée (SA45) ainsi que l'os (SA44). Le troisième gisement à représenter *X. africanus* est Slootkraal avec un individu, BP/I/5656 (SA46) composé d'une dizaine d'os incomplets et fragmentaires, encore partiellement pris dans leur gangue sédimentaire.

Mastodonsaurus giganteus

Originellement définit comme *M. jaegeri*, ce taxon a été remplacé par *M. giganteus* car considéré comme un synonyme juvénile de ce dernier (Moser et Schoch, 2007). Cette espèce de très grande taille est restreinte aux gisements d'Allemagne dont les couches à l'affleurement appartiennent au Keuper inférieur, d'âge Ladinien (Trias Moyen supérieur ; Schoch, 2002).

L'individu échantillonné correspond à un ostéoderme, a.k. 214 (B22), qui affleure en surface d'un bloc rocheux.

Paracyclotosaurus sp.

Ce genre est représenté par trois espèces dont deux proviennent des sédiments d'Afrique du Sud : *P. davidi* et *P. morganorum*. Ces deux espèces se retrouvent uniquement au sein de la sous zone C de l'assemblage faunique à *Cynognathus* corrélé avec l'Anisien supérieur.

Deux individus, BP/I/5552 (SA39) et BP/I/6282 (SA40), provenant du gisement de Wilgerkloof ont été analysés. Les deux spécimens sont représentés par des dizaines de morceaux d'os et de plaques osseuses de tailles variables. Provenant du même gisement, un crâne sub-complet a été déterminé par Damiani et Hancox (2003) comme définissant l'espèce *Paracyclotosaurus morganorum* sp. nov. Les restes étudiés ici sont trop fragmentaires pour donner un nom d'espèce sans une étude plus poussée.

Dipnoi

- Ceratodontiformes

En plus de tous les tétrapodes cités précédemment, il a été possible d'échantillonner des plaques dentaires de Dipnoi en même temps que les dents de phytosaures du Rhétien de Turquie (Soycan et al., 2015). Une plaque dentaire (Tu7) provient du bloc sédimentaire clair noté JSE03A et une seconde (Tu9) provient du bloc foncé JSE04. Monod et al. (1983) identifient deux familles de Ceratodontiformes dans les sédiments de l'écaille sédimentaire, les Ptychoceratodontidae et les Arganodontidae. Sans plus d'informations sur les plaques dentaires analysées, la détermination se limite à Ceratodontiformes.

Annexe 3 : Tableau de données présentant l'ensemble des indivius échantillonés avec le nom d'espèce, la Formation géologique, la localité, les coordonnées actulles et celles estimées à l'époque du fossile (°), l'âge (Ma), le $\delta^{18}O_p$ (‰, V-SMOW), le $\delta^{18}O_c$ (‰, V-PDB), le $\delta^{13}C_c$ (‰, V-PDB), et la teneur en carbonate des échantillons (%).

N° Ech.	N° Coll.	Objet	Taxa	Formation	Localité
C9		Dent	*Sinophoneus yumenensis*	Qingtoushan	Dashankou, Gansu
C10		Dent	*Belebey chengi*	Qingtoushan	Dashankou, Gansu
C8		Dent	*Parakannemeyeria* sp.	Tongchuan latest	Baidaoyu, Shanxi
C15	IVPP V 19364	Dent	*Parakannemeyeria* sp.	Tongchuan latest	Baidaoyu, Shanxi
C7		Dent	Kannemeyeriidae	Ermaying (Upper)	Sanjiao, Shanxi
C11		Dent	*Shansiodon wangi*	Ermaying (Upper)	Yinjiao, Shanxi
C19	IVPP V 981	Dent	*Parakannemeyeria youngi*	Ermaying (Upper)	Louzeyu, Shanxi
C16	IVPP V 2513A	Dent	*Shansisuchus shansisuchus*	Ermaying (Upper)	Wuxiang, Shanxi
C17	IVPP V 2513A	Dent	*Shansisuchus shansisuchus*	Ermaying (Upper)	Wuxiang, Shanxi
C18	IVPP V 2513A	Dent	*Shansisuchus shansisuchus*	Ermaying (Upper)	Wuxiang, Shanxi
C13	IVPP V 18614	Dent	*Shansisaurus xuecunensis*	Lower Sunjiagou	Tianjialing Village, Shanxi
C14		Dent	*Honania complicidentata*	Upper Shihezi	Jiyuan, Henan
C4		Dent	*Parakannemeyria chengi ?*	Kelamayi	Santai, Xinjiang
C2		Dent	Lystrosauridae	Jiucaiyuan	Taoshuyuan, Xinjiang
C3	IVPP RV 36315	Dent	*Chasmatosaurus yuani*	Jiucaiyuan	Jimsar, Xinjiang
C1	CAGS V 381	Dent	*Lystrosaurus* cf. *youngi*	lower Guodikeng	Dongxialongkou, Xinjiang
C12	IVPP V 3240,1	Dent	*Dicynodon taoshuyuanensis*	lower Guodikeng	Taoshuyuangou, Xinjiang
C5		Dent	Therocephalia ?	Quanzijie	Taoshuyuangou, Xinjiang
C6	T15.A	Dent	Dicynodontia	Quanzijie	Taoshuyuangou, Xinjiang
Z29		Dent	Archosaure	N'tawere	
Z32		Dent	Archosaure	N'tawere	
Z30		Dent	Archosaure	N'tawere	Sitwe (L-19)
Z7.1		Dent	Capitosauroidea	N'tawere	Sitwe (L-19)
Z7.2		Dent	Capitosauroidea	N'tawere	Sitwe (L-19)
Z7.3		Dent	Capitosauroidea	N'tawere	Sitwe (L-19)
Z7.4		Dent	Capitosauroidea	N'tawere	Sitwe (L-19)
Z33		Dent	Capitosauroidea	N'tawere	
Z31		Dent	Capitosauroidea	N'tawere	Sitwe (L-22)
Z34		Dent	Capitosauroidea	N'tawere	Sitwe
Z1a		Dent	Capitosauroidea	N'tawere	T6-L-21
Z2a		Dent	Capitosauroidea	N'tawere	T6-L-21
Z3a		Dent	Capitosauroidea	N'tawere	T6-L-21
Z4b		Dent	Capitosauroidea	N'tawere	
Z5b		Dent	Capitosauroidea	N'tawere	
T27		Dent	Archosaure	Manda	
T28		Dent	Archosaure	Manda	Loc. C22
T26		Dent	Capitosauroidea	Manda	Loc. C22
T8.1		Dent	Capitosauroidea	Manda	
T8.2		Dent	Capitosauroidea	Manda	
T8.3		Dent	Capitosauroidea	Manda	
T8.4		Dent	Capitosauroidea	Manda	
T8.5		Dent	Capitosauroidea	Manda	
T8.6		Dent	Capitosauroidea	Manda	
T6c		Dent	Capitosauroidea	Manda	
T7c		Dent	Capitosauroidea	Manda	
T8c		Dent	Capitosauroidea	Manda	

Lat.	Long.	P-Lat.	ΔP-Lat.	ICS Age	Δage	$\delta^{18}O_p$	EA	$\delta^{18}O_c$	EA	$\delta^{13}C_c$	EA	%CO3
39,7	97,7	22,8	5,7	270,6	1,8	10,91	0,28	-12,25	0,27	-6,18	0,05	2,48
39,7	97,7	22,8	5,7	270,6	1,8	15,31	0,10	-11,33		-6,23		3,33
37,8	110,7	24,5	2,9	237,8	0,8	12,59	0,24	-13,16	0,07	-12,30	0,00	5,39
37,8	110,7	24,5	2,9	237,8	0,8	10,74	0,27	-13,23	0,02	-12,09	0,03	3,80
37,1	110,3	24	2,9	244,6	2,6	14,17	0,18	-8,36	0,18	-6,13	0,04	3,82
37,1	112,9	22,9	2,9	244,6	2,6	9,92	0,22	-13,60	0,10	-7,75	0,04	2,36
37,0	112,9	22,9	2,9	244,6	2,6	10,26	0,28	-12,82	0,07	-7,96	0,04	1,49
36,8	112,6	22,9	2,9	244,6	2,6	12,03	0,22	-9,65	0,30	-10,54	0,07	4,65
36,8	112,6	22,9	2,9	244,6	2,6	12,34	0,23	-11,21	1,05	-10,81	0,16	2,64
36,8	112,6	22,9	2,9	244,6	2,6	11,44	0,22	-11,70	0,04	-11,20	0,03	2,03
37,4	110,9	14,5	5,7	235	1,1	14,79	0,20	-4,60	0,03	-5,94	0,03	30,29
35,0	112,3	11,9	5,7	256,6	2,5	12,20	0,23	-12,31	0,12	-6,66	0,07	2,56
43,2	89,0	40,7	14,6	244,6	2,6	7,76	0,20	-14,57	0,05	-15,43	0,03	3,09
43,2	89,0	40	12,4	251,6	0,4	11,36	0,24	-13,34	0,79	-6,91	0,03	1,97
44,0	88,9	40,7	12,4	251,6	0,4	11,43	0,33	-9,99	0,19	-10,14	0,15	6,01
44,0	88,8	35,3	6,9	253	1,1	12,02	0,23	-11,32	0,07	-16,31	0,07	4,32
42,3	89,0	39,1	12,4	253	1,1	8,37	0,17	-15,66	0,30	-13,41	0,26	4,05
42,3	89,0	39,1	12,4	262,1	3	7,71	0,21	-15,23	0,04	-12,40	0,01	5,08
42,3	89,0	39,1	12,4	262,1	3	8,55	0,04	-14,22	0,08	-12,55	0,05	5,30
				244,6	2,6	18,65	0,22	-7,57	0,23	-11,45	0,03	2,39
				244,6	2,6	19,44	0,14	-7,66	0,03	-9,96	0,06	8,11
-10,8	33,1	-47,9	1,2	244,6	2,6	17,15	0,27	-9,08	0,17	-11,24	0,04	3,04
-10,8	33,1	-47,9	1,2	244,6	2,6	17,69	0,08	-6,58	0,07	-11,34	0,08	9,76
-10,8	33,1	-47,9	1,2	244,6	2,6	17,88	0,20	-7,12	0,03	-11,49	0,00	7,10
-10,8	33,1	-47,9	1,2	244,6	2,6	16,63	0,16	-11,11	0,16	-11,72	0,18	4,08
-10,8	33,1	-47,9	1,2	244,6	2,6	17,06	0,11	-6,92	0,04	-10,89	0,02	10,51
				244,6	2,6	19,26	0,14	-8,50	0,11	-11,46	0,02	2,07
-10,8	33,1	-47,9	1,2	244,6	2,6	14,56	0,20	-9,37	0,03	-10,61	0,02	2,98
				244,6	2,6	16,34	0,21	-9,64	0,27	-9,73	0,07	2,76
-10,8	33,1	-47,9	1,2	244,6	2,6	14,80	0,33					
-10,8	33,1	-47,9	1,2	244,6	2,6	15,00	0,21					
-10,8	33,1	-47,9	1,2	244,6	2,6	14,62	0,26					
				244,6	2,6	15,09	0,37					
-10,8	33,1	-47,9	1,2	244,6	2,6	15,29	0,43					
				243,3	1,3	17,23	0,22	-10,45	0,11	-12,64	0,03	4,73
-10,5	34,7	-48,2	1,2	243,3	1,3	14,97	0,22	-11,69	0,08	-12,61	0,04	3,20
-10,5	34,7	-48,2	1,2	243,3	1,3	13,21	0,18	-12,59	0,12	-12,16	0,02	4,19
				243,3	1,3	15,43	0,39	-8,22	0,20	-9,92	0,01	7,48
				243,3	1,3	15,50	0,48	-9,57	0,15	-11,51	0,05	3,00
				243,3	1,3	15,73	0,42	-8,90	0,18	-9,97	0,05	4,86
				243,3	1,3	15,20	0,24	-9,68	0,06	-11,90	0,03	2,96
				243,3	1,3	14,17	0,14	-9,54	0,07	-12,17	0,05	2,53
				243,3	1,3	14,15	0,63	-9,48	0,38	-11,93	0,23	3,46
				243,3	1,3	16,22	0,07					
				243,3	1,3	16,30	0,16					
-10,5	34,7	-48,2	1,2	243,3	1,3	15,54	0,24					

N° Ech.	N° Coll.	Objet	Taxa	Formation	Localité
L1		Os	Sauropodomorpha non-Sauropoda		
L2		Os	Sauropodomorpha non-Sauropoda	Lower Elliot	Pokane
L3		os	Sauropodomorpha non-Sauropoda		
L4		os	Sauropodomorpha non-Sauropoda	A6/B3? Upper Elliot	Makhaleng? Red Beds
L5		os	Indet.	Lower Elliot A/2	
L6		os	Sauropodomorpha non-Sauropoda	Upper Elliot B3/B4	Tsaba-Tsoeu
L7		os	*Diademodon tetragonus*	Cynognathus B/C-Zone	Queenstown
L8		Dent	*Diademodon tetragonus*	Cynognathus B/C-Zone	Queenstown
L9		os	Indet.	Lower Elliot	Pokane, Masumpa
L10		Dent	Diademodon ? giganteum ?	Upper Elliot	Likhoele
L11		os	Indet.	Upper Elliot B/3	Likhoele Red Beds
L12		os	Cynodontia indet.	Upper Elliot B/2	Likhoele
L14		Dent	Mammaliaforme indet.	A5/A6 Lower Elliot	Pokane
B1	a.a. 10	Plaque	Phytosauria	Chinle	Adamana
B2	a.a. 1	Plaque	Phytosauria	Chinle	Adamana
B3	a.a. 4	Plaque	Phytosauria	Chinle	Adamana
B24	a.a. 22	Email	Phytosauria	Chinle	Adamana
B25	a.a. 23	Dent	Phytosauria	Chinle	Adamana
B26	a.a. 26	Dent	Phytosauria	Chinle	Adamana
B6	NB 204	Os	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*	Trossingen	Niederschönthal
B8	NB 204	Dent	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*	Trossingen	Niederschönthal
B9	NB 809	Dent	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*	Trossingen	Niederschönthal
B10	NB 60	Dent	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*	Trossingen	Niederschönthal
B14	NB 208	Dent	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*	Trossingen	Niederschönthal
B15	NB 212	Dent	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*	Trossingen	Niederschönthal
B16	NB 644	Plaque	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*	Trossingen	Niederschönthal
B17		Dent	Sauropterygia indet. ?	Trossingen	Niederschönthal
B18		Dent	Sauropterygia indet. ?	Trossingen	Niederschönthal
B19	NB17	Plaque	Stegocephalia	Trossingen	Niederschönthal
B20	NB 6	Os	*Plateosaurus* sp.	Trossingen	Niederschönthal
B21	NB 31	Plaque	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*	Trossingen	Niederschönthal
B23	NB 16	Plaque	Capitosauridae	Trossingen	Niederschönthal
B27	NB 14	Plaque	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*	Trossingen	Niederschönthal
B28	NB 15	Plaque	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*	Trossingen	Niederschönthal
B4	121	Plaque	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*	Löwenstein	Aixheim
B5	120	Dent	*Angistorhinopsis ruetimeyeri*	Löwenstein	Aixheim
B12	a.k. 222	Dent	*Teratosaurus suevicus*	Löwenstein	Aixheim
B13	a.k. 222	Os	*Teratosaurus suevicus*	Löwenstein	Aixheim
B22	a.k. 214	Plaque	*Mastodonsaurus giganteus*	LettenKeuper	Stuttgart
Tu1	JSE03B	Dent	Phytosauria	Cenger	Çal Dağ
Tu2	JSE03B	Dent	Phytosauria	Cenger	Çal Dağ
Tu3	JSE03	Dent	Phytosauria	Cenger	Çal Dağ
Tu4	JSE03D	Dent	Phytosauria	Cenger	Çal Dağ
Tu5	JSE03D	Dent	Phytosauria	Cenger	Çal Dağ
Tu6	JSE03D	Dent	Phytosauria	Cenger	Çal Dağ
Tu7	JSE03A	Dent	Ceratodontiformes	Cenger	Çal Dağ
Tu8	JSE04	Dent	Phytosauria	Cenger	Çal Dağ
Tu9	JSE04	Dent	Ceratodontiformes	Cenger	Çal Dağ
Tu10	JSE04	Dent	Phytosauria	Cenger	Çal Dağ
Tu11	JSE04	Dent	Phytosauria	Cenger	Çal Dağ

Lat.	Long.	P-Lat.	ΔP-Lat.	ICS Age	Δage	$\delta^{18}O_p$	EA	$\delta^{18}O_c$	EA	$\delta^{13}C_c$	EA	$\%CO_3$
						11,81	0,16	-13,26	0,37	-8,61	0,02	4,73
-30,4	27,8	-46,8	0,7	203,1	1,8	12,23	0,19	-12,94		-9,49		4,32
						10,83	0,17	-12,62		-10,70		
-30,3	27,4	-46,8	0,7	200,3	1	9,64	0,17	-16,03		-8,47		
						10,25	0,14	-15,81		-12,43		2,74
-29,8	27,4	-46,1	0,7	200,3	1	17,04	0,27	-10,18		-7,72		6,93
-31,8	26,8	-62,5	1,2	244,6	2,6	6,78	0,25	-18,73		-13,88		2,18
-31,8	26,8	-62,5	1,2	244,6	2,6	6,57	0,19	-17,92		-13,97		3,82
-30,4	27,8	-46,8	0,7	203,1	1,8	11,82	0,17	-12,25		-9,97		3,81
-29,8	27,3	-46,1	0,7	200,3	1	8,76	0,19	-16,51		-10,37		
-29,8	27,3	-46,1	0,7	200,3	1	11,18	0,29					
-29,8	27,3	-46,1	0,7	200,3	1	13,88	0,26	-11,09		-7,92		4,80
-30,4	27,8	-46,8	0,7	203,1	1,8	14,31	0,19	-10,35		-8,57		3,20
35,1	-109,7	5,8	0,9	228,7	1,7	16,98	0,17	-12,17	0,07	-5,25	0,02	3,09
35,1	-109,7	5,8	0,9	228,7	1,7	17,93	0,28	-9,18	0,01	-4,39	0,01	3,25
35,1	-109,7	5,8	0,9	228,7	1,7	17,26	0,24	-13,10	0,21	-6,08	0,08	3,05
35,1	-109,7	5,8	0,9	228,7	1,7							
35,1	-109,7	5,8	0,9	228,7	1,7	16,44	0,33	-12,87	0,42	-7,88	0,07	2,82
35,1	-109,7	5,8	0,9	228,7	1,7	16,68	0,38	-14,49	0,04	-9,06	0,01	2,64
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	15,36	0,23	-8,82		-10,68		
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	17,18	0,15	-10,18		-8,96		
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	16,45	0,23	-8,02		-2,75		4,19
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	15,56	0,11	-7,48		-1,64		5,04
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	17,45	0,26	-8,49	0,12	-4,43	0,02	3,08
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	16,47	0,23	-8,81	0,17	-8,04	0,04	2,64
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	16,08	0,18	-8,28	0,01	-8,12	0,01	2,91
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	14,44	0,19	-9,23	0,04	-7,87	0,06	2,43
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	14,6	0,43	-9,00	0,01	-4,48	0,01	2,05
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	15,45	0,49	-9,72	0,11	-8,25	0,07	3,28
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	18,95	0,18	-8,99	0,26	-9,15	0,10	4,07
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	16,96	0,34	-9,61	0,00	-10,42	0,06	3,73
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	14,36	0,57	-9,89	0,07	-6,47	0,07	6,66
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	19,07	0,52	-8,58	0,05	-9,51	0,01	3,89
47,5	7,7	24,8	2,6	209,5	1	19,36	0,65	-8,44	0,04	-10,45	0,00	3,87
48,1	8,7	25,7	2,6	217,8	1,5	14,48	0,04	-9,39	0,02	-11,21	0,03	2,94
48,1	8,7	25,7	2,6	217,8	1,5	14,87	0,06	-9,76	0,06	-8,94	0,03	2,64
48,1	8,7	25,7	2,6	217,8	1,5	13,45	0,54	-9,25	0,14	-8,72	0,06	2,00
48,1	8,7	25,7	2,6	217,8	1,5	14,83	0,50	-8,53	0,04	-12,62	0,04	3,43
48,9	9,4	21	2,6	234,5	0,8	9,65	0,27	-9,84		-8,53		1,40
36,9	29,0	12,8	9,5	204,9	3,6	16,95	0,35	-6,32	0,06	-4,44	0,03	8,91
36,9	29,0	12,8	9,5	204,9	3,6	16,75	0,31	-7,27	0,01	-6,64	0,03	6,19
36,9	29,0	12,8	9,5	204,9	3,6	17,24	0,19	-10,98	0,18	-8,42	0,16	0,46
36,9	29,0	12,8	9,5	204,9	3,6	17,9	0,19	-8,34	0,34	-3,94	0,14	0,91
36,9	29,0	12,8	9,5	204,9	3,6	17,71	0,33	-8,25	0,22	-4,02	0,14	0,83
36,9	29,0	12,8	9,5	204,9	3,6	17,46	0,14	-9,66	0,17	-5,47	0,12	2,22
36,9	29,0	12,8	9,5	204,9	3,6	17,3	0,17	-7,98	0,12	-6,14	0,09	1,51
36,9	29,0	12,8	9,5	204,9	3,6	16,76	0,27	-11,59	0,36	-7,29	0,11	0,70
36,9	29,0	12,8	9,5	204,9	3,6	17,79	0,11	-9,20	0,03	-7,96	0,11	1,21
36,9	29,0	12,8	9,5	204,9	3,6	16,75	0,17	-10,82	0,12	-8,94	0,36	0,72
36,9	29,0	12,8	9,5	204,9	3,6	17,69	0,31	-14,18	0,10	-7,27	0,05	0,99

N° Ech.	N° Coll.	Objet	Taxa	Formation	Localité
M1	MNHN-ALM35	ulna	*Moghreberia nmachousensis*	Timezgadiouine	Gisement XI supérieur, T5
M2	MNHN-ALM132	scapula	*Moghreberia nmachousensis*	Timezgadiouine	Gisement XI supérieur, T5
M3	MNHN-ALM159	vertèbre	*Moghreberia nmachousensis*	Timezgadiouine	Gisement XI supérieur, T5
M4	MNHN-ALM73-2	os	*Almasaurus habbazi*	Timezgadiouine	Gisement XI supérieur, T5
M5		côte	*Almasaurus habbazi*	Timezgadiouine	Gisement XI supérieur, T5
M6	MNHN-ALM72	palais	*Almasaurus habbazi*	Timezgadiouine	Gisement XI supérieur, T5
M7	MNHN-ALM518	os	*Arganaceras vacanti*	Ikakern	Gisement XXII, T2
M8	MNHN-ALM146-2	scapula	*Moghreberia nmachousensis*	Timezgadiouine	Gisement XI supérieur, T5
M9	MNHN-ALM96	côte	*Moghreberia nmachousensis*	Timezgadiouine	Gisement XI supérieur, T5
SA35	BP/I/5534	Os	*Kannemeyeria* cf. *simocephalus*	Cynognathus C-Zone	Wilgekloof
SA36	BP/I/5541	Dent	*Diademodon tetragonus*	Cynognathus C-Zone	Wilgekloof
SA37	BP/I/5541	Os	*Diademodon tetragonus*	Cynognathus C-Zone	Wilgekloof
SA38	BP/I/5550	Os	*Xenotosuchus africanus*	Cynognathus C-Zone	Wilgekloof
SA39	BP/I/5552	Os	*Paracyclotosaurus* sp.	Cynognathus C-Zone	Wilgekloof
SA40	BP/I/6282	Os	*Paracyclotosaurus* sp.	Cynognathus C-Zone	Wilgekloof
SA43	BP/I/6094	Os	*Xenotosuchus africanus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA44	BP/I/4651	Os	*Xenotosuchus africanus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA45	BP/I/4651	Dent	*Xenotosuchus africanus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA47	BP/I/4653	Dent	*Microposaurus casei*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA48	BP/I/4653	Os	*Microposaurus casei*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA41	BP/I/4526	Dent	*Erythrosuchus africanus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA42	BP/I/4526	Os	*Erythrosuchus africanus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA49	BP/I/6557	Os	*Erythrosuchus africanus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA50	BP/I/4547	Os	*Erythrosuchus africanus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA51	BP/I/4645	Dent	*Erythrosuchus africanus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA52	BP/I/4645	Os	*Erythrosuchus africanus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA53	BP/I/4542	Dent	*Cynognathus crateronotus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA54	BP/I/4542	Os	*Cynognathus crateronotus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA55	BP/I/4654	Os	*Cynognathus crateronotus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA56	BP/I/4654	Dent	*Cynognathus crateronotus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA57	BP/I/4545	Dent	*Kannemeyeria* cf. *simocephalus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA58	BP/I/4545	Os	*Kannemeyeria* cf. *simocephalus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA61	BP/I/4648	Dent	*Kannemeyeria* cf. *simocephalus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA62	BP/I/4648	Os	*Kannemeyeria* cf. *simocephalus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA63	BP/I/4529	Os	*Diademodon tetragonus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA64	BP/I/4549	Os	*Diademodon tetragonus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA65	BP/I/4652	Dent	*Diademodon tetragonus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA66	BP/I/4647	Os	*Diademodon tetragonus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA67	BP/I/4555	Os	*Kannemeyeria* cf. *simocephalus*	Cynognathus B-Zone	Bethel
SA124	BP/I/1675	Dent	*Diademodon tetragonus*	Cynognathus B-Zone	Nooitgedacht
SA125	BP/I/1675	Dent	*Diademodon tetragonus*	Cynognathus B-Zone	Nooitgedacht
SA126	BP/I/1675	Dent	*Cynognathus crateronotus*	Cynognathus B-Zone	Nooitgedacht
SA127	BP/I/1675	Dent	*Cynognathus crateronotus*	Cynognathus B-Zone	Nooitgedacht
SA128	BP/I/1675	Dent	*Cynognathus crateronotus*	Cynognathus B-Zone	Nooitgedacht
SA46	BP/I/5656	Os	*Xenotosuchus africanus*	Cynognathus B-Zone	Slootkraal
SA59	BP/I/6567	Dent	*Kannemeyeria* cf. *simocephalus*	Cynognathus B-Zone	Slootkraal
SA60	BP/I/6524	Dent	*Kannemeyeria* cf. *simocephalus*	Cynognathus B-Zone	Slootkraal

Lat.	Long.	P-Lat.	ΔP-Lat.	ICS Age	Δage	$\delta^{18}O_p$	EA	$\delta^{18}O_c$	EA	$\delta^{13}C_c$	EA	$\%CO_3$
31,1	-8,9	8,1	2,5	231,5	2,3	20,89	0,05	-2,42	0,05	-5,02	0,08	6,98
31,1	-8,9	8,1	2,5	231,5	2,3	20,98	0,16	-5,52	0,14	-7,37	0,00	2,95
31,1	-8,9	8,1	2,5	231,5	2,3	20,03	0,18	-2,82	0,27	-5,05	0,09	3,95
31,1	-8,9	8,1	2,5	231,5	2,3	18,3	0,15	-5,72	0,26	-7,89	0,08	4,66
31,1	-8,9	8,1	2,5	231,5	2,3	18,33	0,14	-6,57	0,29	-8,27	0,08	2,84
31,1	-8,9	8,1	2,5	231,5	2,3	18,76	0,29	-6,40	0,08	-8,30	0,03	2,96
30,8	-8,9	8,7	0,5	256	3,8	18,2	0,39	-3,91	0,07	-3,21	0,07	13,40
31,1	-8,9	8,1	2,5	231,5	2,3	20,28	0,15	-4,64	0,04	-6,85	0,03	8,82
31,1	-8,9	8,1	2,5	231,5	2,3	20,06	0,25	-4,83	0,01	-6,12	0,06	9,09
-31,6	26,4	-62,1	1,2	243,30	1,30	4,54	0,36	-18,97	0,17	-18,99	0,01	2,46
-31,6	26,4	-62,1	1,2	243,30	1,30	1,86	0,56	-18,58	0,46	-17,04	0,20	2,72
-31,6	26,4	-62,1	1,2	243,30	1,30	3,01	0,12	-18,88	0,23	-15,88	0,19	2,26
-31,6	26,4	-62,1	1,2	243,30	1,30	4,99	0,23	-19,05	0,15	-16,58	0,04	4,22
-31,6	26,4	-62,1	1,2	243,30	1,30	4,94	0,20	-19,52	0,04	-14,88	0,02	4,47
-31,6	26,4	-62,1	1,2	243,30	1,30	7,66	0,10	-18,25	0,04	-15,07	0,03	5,37
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	10,75	0,21	-13,13	0,02	-12,49	0,00	33,43
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	11,02	0,21	-15,96	0,03	-9,56	0,02	6,23
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	11,57	0,32	-15,48	0,04	-8,16	0,02	7,58
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	11,35	0,19	-13,36	0,15	-13,97	0,07	24,19
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	11,31	0,23	-13,22	0,30	-13,72	0,13	24,17
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	9,54	0,32	-15,00	0,05	-8,95	0,03	5,71
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	9,64	0,12	-15,88	0,05	-10,23	0,02	4,98
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	11,31	0,19	-14,30	0,03	-9,02	0,03	7,62
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	2,97	0,28	-19,64	0,02	-16,88	0,01	1,94
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	8,72	0,20	-16,65	0,05	-11,57	0,02	4,87
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	8,46	0,34	-16,43	0,05	-10,96	0,03	6,63
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	10,82	0,22	-14,16	0,02	-9,08	0,02	7,72
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	9,82	0,13	-10,23	0,00	-15,52	0,01	29,91
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	10,09	0,17	-14,85	0,07	-8,15	0,08	7,69
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	11,28	0,61	-14,36	0,04	-8,45	0,05	7,79
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	10,14	0,03	-16,26	0,00	-8,98	0,05	8,67
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	10,56	0,34	-10,64	0,10	-12,19	0,04	17,41
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	12,24	0,28	-15,53	0,01	-9,70	0,01	7,59
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	12,31	0,23	-15,97	0,06	-11,17	0,02	13,12
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	10,90	0,25	-15,14	0,22	-9,66	0,05	8,18
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	9,17	0,28	-13,87	0,09	-13,21	0,03	16,72
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	10,63	0,52	-14,49	0,02	-11,08	0,01	7,73
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	9,51	0,27	-15,98	0,03	-9,93	0,02	6,93
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	12,39	0,32	-15,28	0,02	-10,86	0,03	6,65
-30,7	26,3	-61,5	1,2	245,90	1,30	10,27	0,32	-16,10	0,03	-10,49	0,01	7,37
-30,7	26,3	-61,5	1,2	245,90	1,30	8,75	0,25	-16,17	0,03	-10,94	0,01	7,19
-30,7	26,3	-61,5	1,2	245,90	1,30	9,89	0,16	-16,12	0,03	-10,67	0,02	7,12
-30,7	26,3	-61,5	1,2	245,90	1,30	10,13	0,30	-16,16	0,03	-10,39	0,02	7,39
-30,7	26,3	-61,5	1,2	245,90	1,30	9,45	0,24	-16,73	0,03	-10,58	0,01	7,09
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	9,95	0,36	-16,21	0,03	-11,63	0,01	7,07
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	11,66	0,18	-14,47	0,02	-9,25	0,02	5,74
-30,5	26,6	-59,9	2,8	245,90	1,30	11,26	0,30	-16,01	0,02	-8,11	0,03	7,53

N° Ech.	N° Coll.	Objet	Taxa	Formation	Localité
SA68	BP/I/5617	Os	*Kestrosaurus kitchingi*	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA69	BP/I/5609	Os	*Kestrosaurus kitchingi*	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA70	BP/I/5607	Dent	*Kestrosaurus kitchingi*	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA71	BP/I/5607	Os	*Kestrosaurus kitchingi*	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA72	BP/I/5615	Os	*Kestrosaurus kitchingi*	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA74	BP/I/6727	Dent	*Kestrosaurus kitchingi*	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA75	BP/I/6727	Os	*Kestrosaurus kitchingi*	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA76	BP/I/6706	Os	*Kestrosaurus kitchingi*	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA78	BP/I/5616	Os	*Batrachosuchus* sp.	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA79	BP/I/5611	Os	*Batrachosuchus* sp.	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA80	BP/I/5613	Os	*Batrachosuchus* sp.	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA81	BP/I/5614	jaw	*Batrachosuchus* sp.	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA73	BP/I/5610	Os	*Batrachosuchus* sp.	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA77	BP/I/6697	Os	*Garjainia* sp.	Cynognathus A-Zone	Driefontein
SA82	BP/I/3876	Os	*Lydekkerina huxleyi*	Lystrosaurus	Harrismith_Commonage
SA83	BP/I/4270	Os	*Lydekkerina huxleyi*	Lystrosaurus	Harrismith_Commonage
SA84	BP/I/2694	Os	*Lydekkerina huxleyi*	Lystrosaurus	Harrismith_Commonage
SA85	BP/I/3878	Os	*Lydekkerina huxleyi*	Lystrosaurus	Harrismith_Commonage
SA86	BP/I/1383	Os	*Lystrosaurus* cf. *youngi*	Lystrosaurus	Harrismith_Commonage
SA87	BP/I/2032	Dent	*Lystrosaurus* cf. *youngi*	Lystrosaurus	Harrismith_Commonage
SA88	BP/I/1379	Dent	*Lystrosaurus* cf. *youngi*	Lystrosaurus	Harrismith_Commonage
SA89	BP/I/1379	Os	*Lystrosaurus* cf. *youngi*	Lystrosaurus	Harrismith_Commonage
SA90	BP/I/4006	Dent	*Lystrosaurus* cf. *youngi*	Lystrosaurus	Harrismith_Commonage
SA91	BP/I/4310	Dent	*Lystrosaurus* cf. *youngi*	Lystrosaurus	Harrismith_Commonage
SA92	BP/I/4483	Dent	*Dicynodon lacerticeps*	Lower Dicynodon	Klipfontein (Rondefontein)
SA93	BP/I/4483	Os	*Dicynodon lacerticeps*	Lower Dicynodon	Klipfontein (Rondefontein)
SA94	BP/I/4565	Os	*Oudenodon* cf. *bainii*	Lower Dicynodon	Klipfontein (Rondefontein)
SA95	BP/I/4564	Os	*Pareiasaurus serridens*	Lower Dicynodon	Klipfontein (Rondefontein)
SA96	BP/I/4473	Os	*Rhinesuchus* sp.	Lower Dicynodon	Klipfontein (Zwagershoek)
SA97	BP/I/4489	Os	*Pareiasaurus serridens*	Lower Dicynodon	Klipfontein (Zwagershoek)
SA129	PV/GD17	Os	*Dicynodon* indet.	Lower Dicynodon	Spitskop, Inhoek
SA130	PV/GD14	Os	Therocephalia indet.	Upper Dicynodon	Spitskop, Inhoek
SA131	PV/GD02	Os	*Diictodon feliceps*	Upper Cistecephalus	Van Wyksfontein
SA132	PV/GD08	Os	*Diictodon feliceps*	Lower Dicynodon	Van Wyksfontein
SA133	PV/GD05	Os	*Oudenodon* cf. *bainii*	Upper Cistecephalus	Van Wyksfontein
SA135	PV/GD06	Dent	*Aulacephalodon baini*	Upper Cistecephalus	Van Wyksfontein
SA136	PV/GD06	Os	*Aulacephalodon baini*	Upper Cistecephalus	Van Wyksfontein
SA134	PV/GD11	Os	*Daptocephalus leoniceps*	Upper Dicynodon	Schalkwykskraal
SA98	BP/I/2907	Os	*Pareiasaurus serridens*	Lower Cistecephalus	Matjeshoek
SA99	BP/I/2880	Dent	*Dicynodon lacerticeps*	Lower Cistecephalus	Matjeshoek
SA100	BP/I/2880	Os	*Dicynodon lacerticeps*	Lower Cistecephalus	Matjeshoek
SA101	BP/I/2893	Os	*Cistecephalus microrhinus*	Lower Cistecephalus	Matjeshoek
SA102	BP/I/3057	Os	*Cistecephalus microrhinus*	Lower Cistecephalus	Matjeshoek
SA103	BP/I/2916	Os	*Cyonosaurus* sp.	Lower Cistecephalus	Matjeshoek
SA104	BP/I/2867	Os	*Cyonosaurus* sp.	Lower Cistecephalus	Matjeshoek
SA105	BP/I/2889	Os	*Rhachiocephalus* cf. *magnus*	Lower Cistecephalus	Matjeshoek
SA106	BP/I/2864	Os	*Oudenodon* cf. *bainii*	Lower Cistecephalus	Matjeshoek
SA107	BP/I/2892	Os	*Oudenodon* cf. *bainii*	Lower Cistecephalus	Matjeshoek
SA108	BP/I/2908	Os	*Oudenodon* cf. *bainii*	Lower Cistecephalus	Matjeshoek
SA109	BP/I/2914	Os	*Oudenodon* cf. *bainii*	Lower Cistecephalus	Matjeshoek

Lat.	Long.	P-Lat.	ΔP-Lat.	ICS Age	Δage	$\delta^{18}O_p$	EA	$\delta^{18}O_c$	EA	$\delta^{13}C_c$	EA	$\%CO_3$
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	12,09	0,04	-9,37	0,06	-12,44	0,02	14,67
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	13,11	0,28	-12,19	0,16	-10,04	0,06	7,75
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	13,58	0,03	-11,74	0,02	-12,80	0,01	8,51
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	12,62	0,29	-12,46	0,02	-12,83	0,01	9,71
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	12,41	0,14	-12,55	0,01	-10,63	0,01	9,18
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	11,97	0,11	-13,94	0,03	-11,98	0,01	8,02
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	12,77	0,20	-14,11	0,02	-11,98	0,01	8,25
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	11,67	0,19	-12,17	0,36	-15,43	0,14	16,93
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	11,76	0,23	-12,81	0,03	-9,72	0,01	8,35
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	10,94	0,36	-13,18	0,02	-13,63	0,02	9,03
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	10,92	0,35	-12,48	0,02	-11,57	0,01	9,45
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	11,77	0,24	-13,36	0,03	-12,88	0,02	7,45
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	11,51	0,39	-7,95	0,07	-9,98	0,04	17,97
-28,2	28,0	-59,4	2,8	248,50	1,30	11,11	0,07	-8,07	0,07	-21,95	0,04	20,12
-28,3	29,1	-60,2	2,8	251,55	0,35	11,56	0,40	-10,82	0,02	-12,94	0,01	37,89
-28,3	29,1	-60,2	2,8	251,55	0,35	9,97	0,28	-13,63	0,19	-14,78	0,17	38,10
-28,3	29,1	-60,2	2,8	251,55	0,35	10,69	0,17	-11,28	0,02	-13,29	0,01	32,75
-28,3	29,1	-60,2	2,8	251,55	0,35	10,49	0,40	-11,77	0,29	-13,73	0,13	24,28
-28,3	29,1	-60,2	2,8	251,55	0,35	12,88	0,40	-11,41	0,15	-13,17	0,10	21,76
-28,3	29,1	-60,2	2,8	251,55	0,35	11,34	0,16	-13,01	0,03	-11,59	0,03	6,38
-28,3	29,1	-60,2	2,8	251,55	0,35	10,69	0,22	-12,33	0,02	-12,19	0,02	8,52
-28,3	29,1	-60,2	2,8	251,55	0,35	11,10	0,23	-14,63	4,65	-16,49	0,14	25,54
-28,3	29,1	-60,2	2,8	251,55	0,35	10,79	0,31	-12,79	0,03	-10,08	0,02	5,61
-28,3	29,1	-60,2	2,8	251,55	0,35	10,74	0,28	-14,80	0,03	-15,02	0,02	5,56
-31,9	24,3	-59,2	2,8	254,38	0,83	7,74	0,39	-18,83	0,20	-12,17	0,08	2,79
-31,9	24,3	-59,2	2,8	254,38	0,83	7,91	0,35	-10,76	0,06	-10,34	0,02	22,12
-31,9	24,3	-59,2	2,8	254,38	0,83	9,30	0,35	-16,96	0,03	-10,68	0,01	6,67
-31,9	24,3	-59,2	2,8	254,38	0,83	2,56	0,13	-20,24	0,03	-18,35	0,02	3,26
-31,9	24,3	-59,2	2,8	254,38	0,83	1,31	0,55	-16,12	0,01	-12,07	0,01	9,60
-31,9	24,3	-59,2	2,8	254,38	0,83	2,43	0,12	-21,64	0,13	-17,94	0,18	3,68
-30,5	25,5	-59,2	2,8	252,60	0,45	3,38	0,24	-17,93	0,03	-15,96	0,02	5,32
-30,5	25,5	-59,2	2,8	252,03	0,13	3,30	0,21	-19,18	0,50	-13,56	0,08	32,83
-30,6	25,4	-59,2	2,8	255,60	0,40	8,41	0,42	-17,78	0,16	-16,62	0,13	4,68
-30,6	25,3	-59,2	2,8	254,38	0,83	6,77	0,27	-18,82	0,52	-16,15	0,06	0,36
-30,6	25,3	-59,2	2,8	255,60	0,40	9,41	0,60	-18,40	0,10	-31,34	0,10	20,11
-30,6	25,3	-59,2	2,8	255,60	0,40	7,11	0,39	-19,10	0,03	-19,24	0,03	4,21
-30,6	25,3	-59,2	2,8	255,60	0,40	7,05	0,46	-15,07	0,02	-19,08	0,07	15,94
-30,7	25,7	-59,2	2,8	252,60	0,45	4,49	0,23	-8,93	0,16	-7,66	0,01	23,06
-32,2	23,9	-59,1	2,8	256,40	0,40	2,39	0,20	-12,62	0,01	-10,99	0,01	37,79
-32,2	23,9	-59,1	2,8	256,40	0,40	4,98	0,35	-18,79	0,01	-15,63	0,18	3,33
-32,2	23,9	-59,1	2,8	256,40	0,40	5,43	0,36	-16,00	0,32	-16,78	0,08	8,01
-32,2	23,9	-59,1	2,8	256,40	0,40	3,40	0,10	-17,88	0,76	-13,84	0,08	2,79
-32,2	23,9	-59,1	2,8	256,40	0,40	3,87	0,19	-19,26	0,03	-13,40	0,02	9,45
-32,2	23,9	-59,1	2,8	256,40	0,40	3,75	0,05	-19,11	0,05	-16,77	0,02	3,35
-32,2	23,9	-59,1	2,8	256,40	0,40	5,04	0,19	-18,35	0,05	-15,49	0,03	4,35
-32,2	23,9	-59,1	2,8	256,40	0,40	2,92	0,24	-19,77	0,04	-16,51	0,02	3,89
-32,2	23,9	-59,1	2,8	256,40	0,40	5,20	0,04	-18,83	0,03	-15,82	0,02	3,84
-32,2	23,9	-59,1	2,8	256,40	0,40	4,67	0,41	-17,62	0,00	-15,32	0,06	4,77
-32,2	23,9	-59,1	2,8	256,40	0,40	4,35	0,42	-15,41	0,08	-9,55	0,04	29,45
-32,2	23,9	-59,1	2,8	256,40	0,40	1,86	0,24	-16,31	0,03	-15,74	0,01	7,25

N° Ech.	N° Coll.	Objet	Taxa	Formation	Localité
SAM-PK-K07741	Dent	Rhinesuchidae indet.		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-K07741	Os	Rhinesuchidae indet.		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-010678	Os	*Aelurosaurus* sp.		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-K07110	Dent	*Diictodon feliceps*		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-K07108	Os	*Diictodon feliceps*		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-K10586	Os	*Ictidosuchoides longiceps*		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-K07742	Os	*Oudenodon* cf. *bainii*		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-K10102	Os	*Oudenodon* cf. *bainii*		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-K07689	Os	*Oudenodon* cf. *bainii*		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-K07133	Os	*Oudenodon* cf. *bainii*		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-K10645	Os	*Tropidostoma microtrema*		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-010676	Os	*Tropidostoma microtrema*		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-010681	Os	*Tropidostoma microtrema*		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-K10531	Os	*Tropidostoma microtrema*		Tropidostoma	Leeuw Kloof
SAM-PK-K05354	Dent	*Diictodon feliceps*		Tropidostoma	Quagga_Fontein
SAM-PK-K05326	Dent	*Diictodon feliceps*		Tropidostoma	Quagga_Fontein
SAM-PK-K05336	Dent	*Diictodon feliceps*		Tropidostoma	Quagga_Fontein
SAM-PK-K05346	Os	*Diictodon feliceps*		Tropidostoma	Quagga_Fontein
SAM-PK-K05349	Dent	*Diictodon feliceps*		Tropidostoma	Quagga_Fontein
SAM-PK-K05349	Os	*Diictodon feliceps*		Tropidostoma	Quagga_Fontein
SAM-PK-K05350	Os	*Diictodon feliceps*		Tropidostoma	Quagga_Fontein
SAM-PK-K05345	Dent	*Diictodon feliceps*		Tropidostoma	Quagga_Fontein
SAM-PK-K05344	Os	*Oudenodon* cf. *bainii*		Tropidostoma	Quagga_Fontein
SAM-PK-K05366	Os	*Oudenodon* cf. *bainii*		Tropidostoma	Quagga_Fontein
SAM-PK-K05339	Os	*Procynosuchus* sp.		Tropidostoma	Quagga_Fontein
SAM-PK-005615	Os	*Rhachiocephalus* cf. *magnus*		Tropidostoma	Quagga_Fontein
BP/I/2439	Os	*Rhachiocephalus* cf. *magnus*		Tropidostoma	Quagga_Fontein
SAM-PK-K06856	Os	*Ictidosuchoides longiceps*		Pristerognathus	Ryers Valley
SAM-PK-K06857	Dent	*Diictodon feliceps*		Pristerognathus	Ryers Valley
SAM-PK-K07846	Os	*Diictodon feliceps*		Pristerognathus	Ryers Valley
SAM-PK-K06595	Os	*Diictodon feliceps*		Pristerognathus	Ryers Valley
SAM-PK-K06853	Dent	*Diictodon feliceps*		Pristerognathus	Ryers Valley
SAM-PK-K10089	Dent	*Diictodon feliceps*		Upper Tapinocephalus	La-de-da
SAM-PK-K11019	Dent	*Diictodon feliceps*		Upper Tapinocephalus	La-de-da
SAM-PK-K11019	Os	*Diictodon feliceps*		Upper Tapinocephalus	La-de-da
BP/I/1578	Dent	*Parieasauridae* indet.		Lower Tapinocephalus	Die_Bad
BP/I/1578	Os	*Parieasauridae* indet.		Lower Tapinocephalus	Die_Bad
BP/I/1574	Os	*Parieasauridae* indet.		Lower Tapinocephalus	Die_Bad
BP/I/1577	Os	*Parieasauridae* indet.		Lower Tapinocephalus	Die_Bad
BP/I/1369	Os	*Anteosaurus magnificus*		Lower Tapinocephalus	Die_Bad
BP/I/1579	Dent	*Anteosaurus magnificus*		Lower Tapinocephalus	Die_Bad
BP/I/1579	Os	*Anteosaurus magnificus*		Lower Tapinocephalus	Die_Bad
BP/I/1370	Os	*Anteosaurus magnificus*		Lower Tapinocephalus	Die_Bad
BP/I/1371	Os	*Pristerognathus polyodon*		Lower Tapinocephalus	Die_Bad
BP/I/1576	Os	*Tapinocephalus atherstonii*		Lower Tapinocephalus	Die_Bad
BP/I/1581	Os	*Tapinocephalus atherstonii*		Lower Tapinocephalus	Die_Bad
BP/I/5640	Os	*Rhinesuchus* sp.		Lower Tapinocephalus	Ruiters_Kop
BP/I/5637	Os	*Anteosaurus magnificus*		Lower Tapinocephalus	Ruiters_Kop

Lat.	Long.	P-Lat.	ΔP-Lat.	ICS Age	Δage	$\delta^{18}O_p$	EA	$\delta^{18}O_c$	EA	$\delta^{13}C_c$	EA	$\%CO_3$
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	1,75	0,32	-19,87	0,10	-15,23	0,05	0,88
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	2,40	0,19	-18,24	0,01	-9,41	0,01	9,41
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	3,17	0,33	-14,54	0,17	-10,95	0,06	25,03
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	3,70	0,12	-19,11	0,23	-12,55	0,06	2,05
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	6,77	0,26	-13,88	0,04	-13,28	0,03	3,33
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	4,01	0,14	-17,18	0,02	-8,65	0,02	21,68
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	3,46	0,53	-17,48	0,07	-6,12	0,01	42,35
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	5,05	0,43	-18,66	0,04	-11,61	0,02	5,92
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85			-13,62	0,03	-7,70	0,00	48,36
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	4,67	0,41	-20,10	0,21	-14,48	0,06	2,18
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	2,93	0,12	-12,70	0,03	-10,09	0,02	5,26
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	2,79	0,21	-19,94	0,20	-13,60	0,02	1,71
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	3,33	0,24	-19,04	0,12	-14,60	0,07	1,58
-31,9	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	3,31	0,05	-19,02	0,43	-13,39	0,18	2,45
-32,0	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	3,80	0,06	-18,83	0,12	-11,52	0,06	2,68
-32,0	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	3,94	0,26	-20,78	0,25	-13,60	0,11	2,41
-32,0	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	3,55	0,16	-17,34	0,03	-11,30	0,03	2,75
-32,0	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	4,41	0,20	-14,91	0,02	-10,28	0,01	7,81
-32,0	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	4,92	0,22	-18,40	0,06	-11,28	0,05	2,85
-32,0	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	3,36	0,21	-18,56	0,24	-11,28	0,00	2,88
-32,0	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85			-15,39	0,19	-8,54	0,04	36,04
-32,0	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	5,59	0,29	-16,43	0,03	-11,87	0,02	11,22
-32,0	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	4,75	0,58	-15,34	0,01	-12,06	0,01	8,15
-32,0	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	4,75	0,12	-16,71	0,04	-10,69	0,03	3,30
-32,0	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	4,13	0,24	-16,79	0,02	-10,03	0,01	8,10
-32,0	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	4,86	0,51	-17,84	0,26	-11,11	0,02	2,89
-32,0	22,4	-57,2	0,5	257,65	0,85	5,48	0,21	-19,43	0,50	-12,52	0,38	3,17
-32,1	22,1	-57	0,5	259,32	0,82	5,04	0,27	-18,75	0,03	-8,43	0,03	6,22
-32,1	22,1	-57	0,5	259,32	0,82	5,62	0,40	-17,56	0,05	-9,89	0,04	3,80
-32,1	22,1	-57	0,5	259,32	0,82	6,30	0,31	-14,28	0,29	-7,89	0,01	32,93
-32,1	22,1	-57	0,5	259,32	0,82	5,43	0,44	-16,82	0,06	-7,11	0,07	22,31
-32,1	22,1	-57	0,5	259,32	0,82	3,71	0,10	-18,23	0,03	-8,85	0,03	4,09
-32,4	22,4	-57,4	0,5	261,38	1,25	7,06	0,38	-15,17	0,04	-8,73	0,02	5,49
-32,4	22,4	-57,4	0,5	261,38	1,25	3,27	0,51	-18,87	0,18	-8,16	0,02	3,05
-32,4	22,4	-57,4	0,5	261,38	1,25	3,75	0,19	-16,64	0,04	-6,96	0,02	4,48
-32,6	21,8	-57,1	0,5	263,86	1,25	3,13	0,31	-18,99	0,03	-11,06	0,02	3,38
-32,6	21,8	-57,1	0,5	263,86	1,25	3,64	0,16	-11,68	0,21	-8,75	0,04	21,47
-32,6	21,8	-57,1	0,5	263,86	1,25	3,16	0,28	-8,38	0,02	-12,56	0,01	32,76
-32,6	21,8	-57,1	0,5	263,86	1,25	3,89	0,14	-19,60	0,12	-10,57	0,05	3,44
-32,6	21,8	-57,1	0,5	263,86	1,25	4,85	0,21	-16,25	0,03	-11,39	0,01	1,72
-32,6	21,8	-57,1	0,5	263,86	1,25	2,74	0,23	-18,77	0,31	-12,51	0,06	2,36
-32,6	21,8	-57,1	0,5	263,86	1,25	3,54	0,33	-19,09	0,05	-11,44	0,02	4,77
-32,6	21,8	-57,1	0,5	263,86	1,25	3,59	0,29	-18,68	0,04	-10,68	0,03	4,51
-32,6	21,8	-57,1	0,5	263,86	1,25	2,51	0,21	-18,81	0,03	-10,75	0,02	5,30
-32,6	21,8	-57,1	0,5	263,86	1,25	2,14	0,23	-18,76	0,01	-12,76	0,12	2,50
-32,6	21,8	-57,1	0,5	263,86	1,25	2,20	0,27	-15,68	0,07	-8,85	0,03	18,05
-33,2	21,1	-56,9	0,5	263,86	1,25	-0,51	0,20	-19,97	0,03	-12,67	0,02	4,57
-33,2	21,1	-56,9	0,5	263,86	1,25	1,31	0,31	-19,89	0,28	-13,81	0,13	3,08