

ANALYSE CRITIQUE DES SYNAPOMORPHIES DES ÉLOPOMORPHES ET ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE DU GROUPE

par

Arnaud FILLEUL (1)

RÉSUMÉ. Les caractères qui supportent la monophylie des Élopomorphes sont discutés. Peu de caractères sont présents chez l'ensemble des membres du groupe et la plupart sont contestables. En utilisant une matrice assez récente et en y ajoutant des nouveaux taxons, une analyse phylogénétique a été conduite pour tester les possibles relations des Albuliformes avec les autres groupes de Téléostéens basaux. Les Élopomorphes sont polyphylétiques et les Albuliformes sont plus proches parents des Eutélostéens que des Élopiformes.

ABSTRACT. Commentary on the synapomorphies of the Elopomorpha and phylogenetic analysis.

Characters that are supporting the monophyly of the Elopomorpha are discussed. Few characters are present in all members of the group, and most of them are controversial. Using an up-to-date matrix and adding some new taxa, a phylogenetic analysis has been performed to test the potential relationships of albuliforms with other basal teleostean groups. Elopomorphs are polyphyletic and albuliforms are closer relatives to euteleosts than to elopiforms.

Key words. Teleostei - Elopomorpha - Phylogenetic analysis.

Le groupe des Élopomorphes comprend des taxons largement distribués dans la phylogénie des Téléostéens avant que Greenwood *et al.* (1966) les réunissent dans un même super-ordre. Cette publication fut la première tentative de classification dans une optique cladiste. Les auteurs ne purent identifier qu'un seul caractère dérivé soutenant la monophylie des Élopomorphes: la larve leptocéphale (Fig. 1), caractérisée par un corps rubané et remplie essentiellement d'un mucilage qui se résorbe à la métamorphose. Cette dernière est marquée par un raccourcissement de la taille de l'animal, le juvénile étant toujours plus court que la larve.

Le groupement fut globalement bien accepté, si l'on excepte les réticences de certains auteurs (Harrisson, 1966; Romer, 1966; Nybelin, 1971) qui voyaient plutôt dans la larve leptocéphale la condition primitive pour les Téléostéens et notaient l'existence d'énormes hiatus morphologiques entre les différents membres de cet assemblage. L'usage du groupe est maintenant tellement généralisé que personne ne se propose de tester sa monophylie. La dernière étude phylogénétique (Forey *et al.*, 1996) propose une hypothèse de relations de parenté intragroupe, avec une acceptation préalable de la monophylie du groupe (Fig. 2). À part le groupe externe, aucun taxon n'appartenant pas aux Élopomorphes n'a été introduit dans la matrice, ce qui élimine du test toutes les relations de parenté potentielles de certains Élopomorphes avec les Eutélostéens basaux.

(1) Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris, FRANCE. [filleul@mnhn.fr]

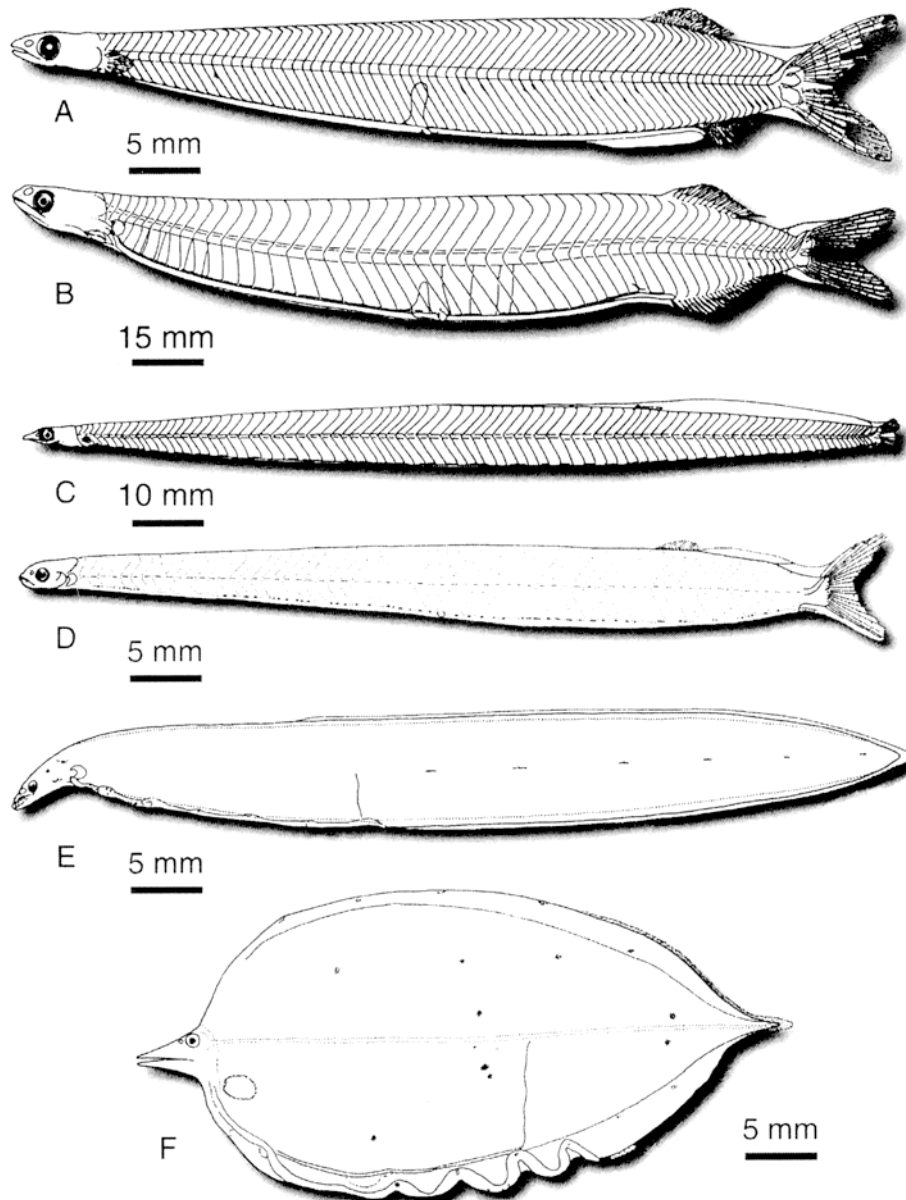


Fig. 1. Larve leptocephale. A: *Elops saurus*; B: *Megalops atlanticus*; C: *Pterothrissus belloci*; D: *Albula vulpes*; E: Myrophinae; F: *Cyema atrum*. [The leptocephalus larva.]

Le consensus actuel est d'autant plus surprenant que le groupe est faiblement soutenu par l'étude comparée des caractères anatomiques. Ainsi, nombre de taxons fossiles assignés aux Élopomorphes ne le sont que par des arguments reposant sur la ressemblance globale et

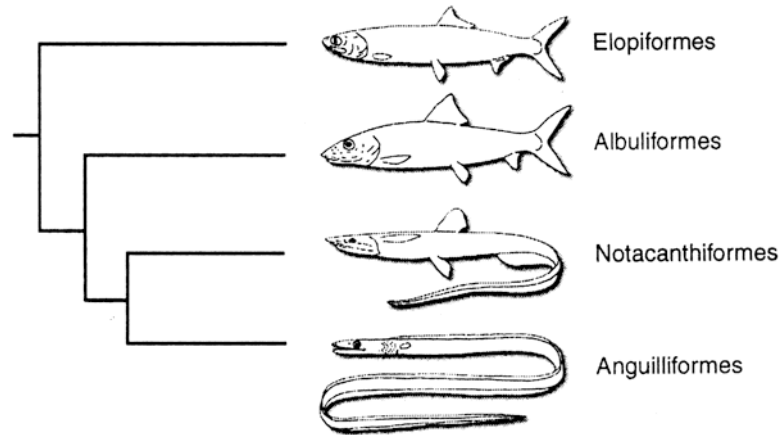


Fig. 1. Relation de parenté au sein des Élopomorphes, d'après Forey (1996). [In-group phylogeny of the Elopomorpha, after Forey (1966).]

non sur la présence de caractères dérivés. Il est en effet impossible de coder la présence d'une larve leptocéphale chez un fossile et ce malgré la tentative d'Arratia (1997) qui présente une larve fossilisée du Tithonien d'Allemagne et suggère son appartenance au genre *Anaethalion*, mais ne peut réellement le démontrer.

Les paléontologues ont pourtant largement suivi l'hypothèse de Greenwood *et al.* (1966) et ont voulu trouver des caractères anatomiques supportant le nouvel assemblage plutôt que d'essayer de le réfuter. Forey (1973) et Nelson (1973) furent les premiers à proposer des caractères dérivés venant de l'ostéologie. Patterson et Rosen (1977) ont proposé des caractères issus du squelette caudal et Greenwood (1977) a étudié la musculature et son intérêt phylogénétique au sein du groupe.

La plupart de ces caractères ont été sérieusement critiqués par la suite. Dans le même temps, des caractères additionnels ont été proposés. Nous présentons ici une critique de ces caractères et une nouvelle hypothèse de relations de parenté établie sans rejeter arbitrairement la possibilité que le groupe soit polyphylétique. Dans l'objectif de tester les possibles relations de parenté des membres du groupe avec l'ensemble des Téléostéens, la matrice proposée par Arratia (1997) a été utilisée. Cette matrice présente l'énorme avantage d'avoir un échantillonnage très large, couvrant l'ensemble des Téléostéens basaux.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Caractère 1: présence d'ossicules pré-nasaux et rostraux (Forey, 1973)

En proposant ce caractère, Forey établit le consensus qui règne toujours actuellement. Ces ossicules entourent les canaux sensoriels du museau lors de leur passage de la commissure ethmoïdienne à la série infraorbitaire et ont été remarqués pour la première fois par Nybelin (1956) chez *Elops*. Bien que ces os aient été l'un des arguments majeurs étayant la monophylie du groupe, des problèmes importants sont à noter:

- Ces ossifications n'existent pas chez les Anguilliformes;
- Elles n'existent pas non plus chez les Albuliformes chez lesquels le canal sensoriel passe à travers le museau. Forey *et al.* (1996) pensent que cette condition est la résultante de la

fusion des ossicules rostraux mais rien ne permet de vérifier cette affirmation;

- Ces os n'ont jamais été remarqués chez les taxons fossiles.

Caractère 2: le pectoral splint (Forey, 1973)

Le pectoral splint est un os impair, de petite taille, qui recouvre la base du premier rayon de la nageoire pectorale. Forey (1996) reconnaît que ce caractère n'est présent que chez les membres les plus basaux du groupe.

Caractère 3: fusion entre l'angulaire et le rétroarticulaire (Nelson, 1973)

Ce caractère fut proposé par Nelson dans un article qui fit date. Nelson explique que, primitivement, la mandibule est composée de trois ossifications: l'angulaire, le rétroarticulaire et l'articulaire. Les Élopomorphes sont considérés comme dérivés en raison de la fusion entre l'angulaire et le rétroarticulaire qui participent tous deux à l'articulation avec le carré alors que la situation générale chez les Téléostéens est la fusion entre l'angulaire et l'articulaire. Une fois encore ce caractère ne concerne que les membres les plus basaux du groupe. Arratia (1997) décompose le caractère, tel qu'il est énoncé par Nelson, en deux caractères multi-états et remarque que les fossiles ne sont pratiquement jamais conservés de façon à permettre l'observation de ce caractère. Le caractère qui supporte la monophylie des Élopomorphes (en fait des Élopiformes puisque aucun Albuliforme, Nothacantiforme et Anguilliforme n'a été inclus dans la matrice) dans le cladogramme d'Arratia est reformulé de la façon suivante: «Articular partially fused with anguloretroarticular late in ontogeny», ce qui est très différent du caractère proposé par Nelson (1973) et soutenu par Forey (1996). Il faut d'ailleurs préciser que ce caractère est extrêmement simplifié par Forey *et al.* (1996) comparé à sa formulation originale qui tenait compte des variations de ses structures au sein même des Élopomorphes. La discussion reste actuellement ouverte.

Caractère 4: un arc neural cartilagineux au-dessus de PU1 et U1 (Patterson et Rosen, 1977)

Ce caractère, redéfini par Arratia (1997), n'est observable que chez les Élopiformes et quelques Albuliformes. Il ne peut, en conséquence, être considéré comme une synapomorphie des Élopomorphes à moins d'admettre arbitrairement qu'il ait été perdu secondairement. Ce caractère ne supporte d'ailleurs absolument pas la monophylie du groupe dans le cladogramme de Forey *et al.* (1996).

Caractère 5: la structure interne du spermatozoïde

Les Élopomorphes possèdent un spermatozoïde de type particulier qui a pu être observé chez les Élopiformes, les Albuliformes et les Anguilliformes (Jamieson, 1991). Ce caractère semble donc un des meilleurs arguments pour la monophylie du groupe. On ne peut lui reprocher que son inutilité pour estimer les relations de parenté des taxons fossiles.

Caractère 6: la larve leptocéphale (Greenwood *et al.*, 1966)

Les Élopomorphes possèdent une larve de type très particulier, le leptocéphale. Elle se caractérise par une tête étroite portant d'impressionnantes dents qui sont perdues par la suite. Elle possède un très long intestin débouchant très postérieurement en raison de la position reculée de la nageoire anale. La morphologie générale est singulière, le corps étant très allongé et aplati latéralement, donnant à la larve un aspect rubanné. Le corps de l'animal est, au stade larvaire, principalement rempli d'un mucilage. Durant la métamorphose, le mucilage se résorbe et le juvénile présente une longueur inférieure à celle de la larve. Aussi curieuse que soit

cette larve, son interprétation en tant que caractère dérivé n'a jamais été prouvée. Romer (1966) prétendit qu'il s'agissait d'un caractère primitif, sans toutefois argumenter ce choix. Gosline (1971) affirma la même chose et fit remarquer que la position reculée des nageoires dorsale et anale évoquait les actinoptérygiens basaux. Il utilisait donc la loi de récapitulation pour argumenter que la larve leptocéphale présente l'état primitif du caractère pour les Téléostéens. Hulet et Robins (1989), par des critères physiologiques, confirmèrent les idées de Nybelin. Pour ces auteurs, la larve leptocéphale était une symplésiomorphie des Téléostéens et son utilisation avait, en conséquence, créé la formation d'un groupe paraphylétique. Ils critiquent vigoureusement l'utilisation du caractère: «**Oh** short, in using the leptocephalous as a systematic glue to build the Elopomorpha, we have constructed a seriously flawed system that is already cracking and which may crumble». De plus, présenter la larve leptocéphale comme un unique caractère ne tient pas compte des grandes variations de celle-ci chez les différents groupes d'Élopomorphes. Arratia (1997) a décrit une larve d'un taxon fossile qui présente une diminution du corps lors de sa métamorphose (les différents stades avaient été conservés). Par cette unique particularité, elle estime qu'il s'agit d'une larve leptocéphale alors qu'aucun des autres caractères de la larve ne sont présents ou conservés. Cet exemple montre la nécessité de décomposer le caractère "larve leptocéphale" en plusieurs caractères et d'étudier la répartition de ces caractères au sein des Élopomorphes.

Cette brève analyse montre que les synapomorphies sont douteuses et leur utilisation abusive. L'attitude générale qui consiste à considérer que la monophylie du groupe est prouvée et qu'il est seulement nécessaire de tester les relations intra-groupe est une vision trop simplifiée de la problématique.

On doit, en fait, considérer que les sous-groupes d'Élopomorphes ont des relations potentielles avec l'ensemble des Téléostéens basaux. Pour tester, cette hypothèse, la matrice d'Arratia (1997) a été utilisée. Il s'agit en effet de la plus large étude des relations de parenté au sein des Téléostéens basaux et le nombre de taxons permet un test de grande ampleur. Des taxons actuels et fossiles d'Albuliformes ont été codés et ajoutés à la matrice. Il s'agit de *Pterothrissus gissu* et *Albula vulpes*, deux taxons actuels, le taxon fossile *Lebonichthys gracilis* ainsi que *Baugeichthys caeruleus* un albuliforme fossile très plésiomorphe décrit récemment (Filleul, sous presse). Nous avons utilisé le même logiciel (PAUP 3.1) et les mêmes optimisations que dans la publication d'origine (heuristic search, option par défaut) afin d'être sûr que les différences observées ne provenaient que de l'insertion des nouveaux taxons codés. Seul le codage des 4 taxons rajoutés est présenté (Tableau I) et le lecteur est invité à se référer à la publication d'Arratia (1997) pour la liste des caractères et leur explication.

Tableau I. Codage des quatre Albuliformes ajoutés à la matrice d'Arratia (1997). 135 caractères. [Coding of the four albuliform taxa added to Arratia's matrix (1997). 135 characters.]

<i>Baugeichthys</i>	??00?2000? ??????0?? 00?110??0? ??000000?0 0??????1? ??000011?1 ?0??10100?
	00?0010110 0???000100 ???10003?0 0222211110 ??0?0000?1 1?00110100 ?????
<i>Albula</i>	0001010110 0112000001 0000100200 0010000010 1021010000 00000011?1 0000112001
	0000010100 1221000100 1001001310 0221211110 0000000031 1111110100 00100
<i>Lebonichthys</i>	0000?10??0 01120?20?? 0?0?200??0 ??10000010 00210?0100 ??0??11?? 000?11200?
	0000010100 1??0000100 ???1000310 0221211110 0000000031 1111110100 00?0?
<i>Pterothrissus</i>	0000010100 0112000001 0000100200 1210000000 0021010?10 0?010011?1 000?102100
	1000010100 0??0000100 1??1000310 0222211110 0000000031 1?11110100 00100

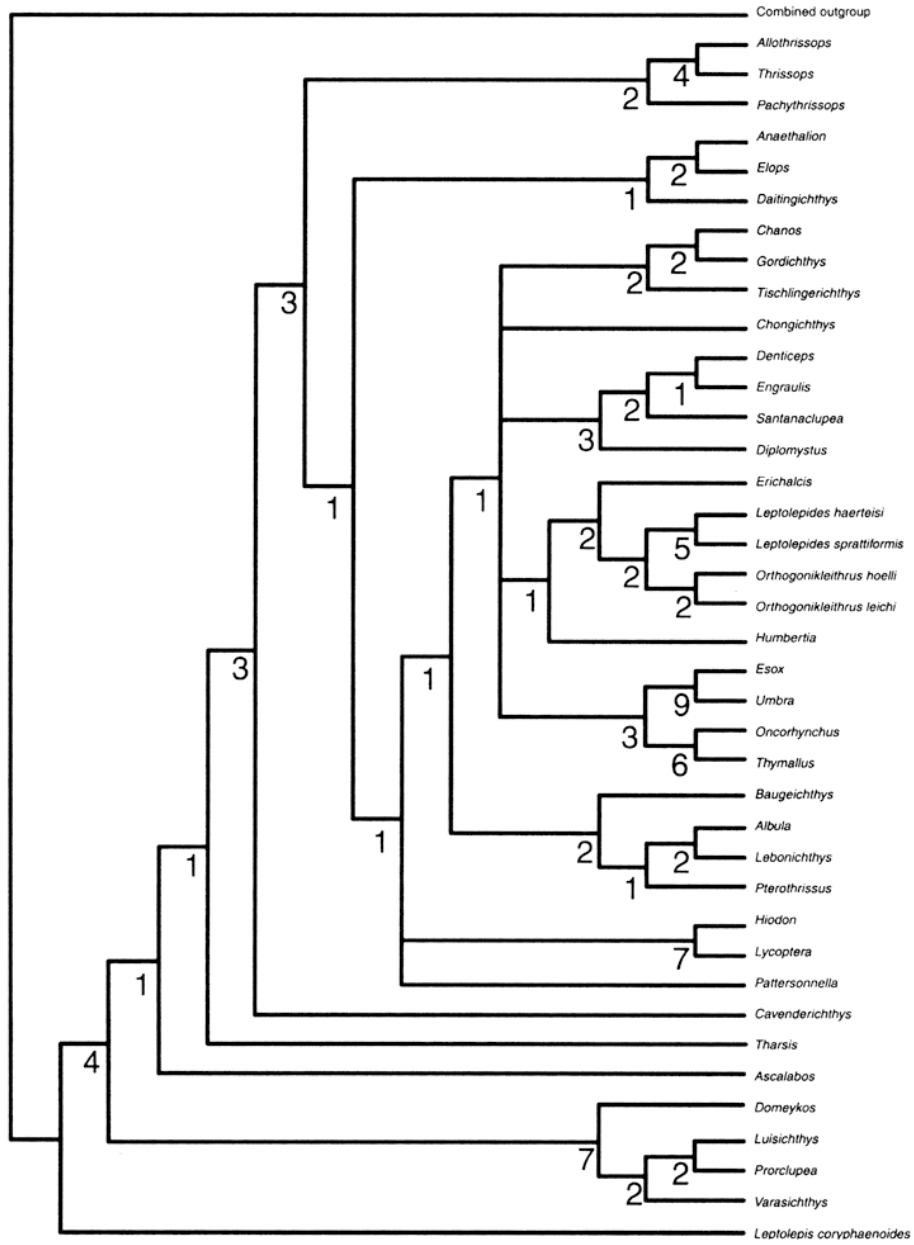


Fig. 3. Arbre de consensus strict de quatre arbres équiparcimonieux à 475 pas. CI: 0,368. RI: 0,629. L'indice de Bremer est précisé pour chaque noeud. [Strict consensus tree of the four most parsimonious trees, 475 steps; Bremer index is noted at each node.]

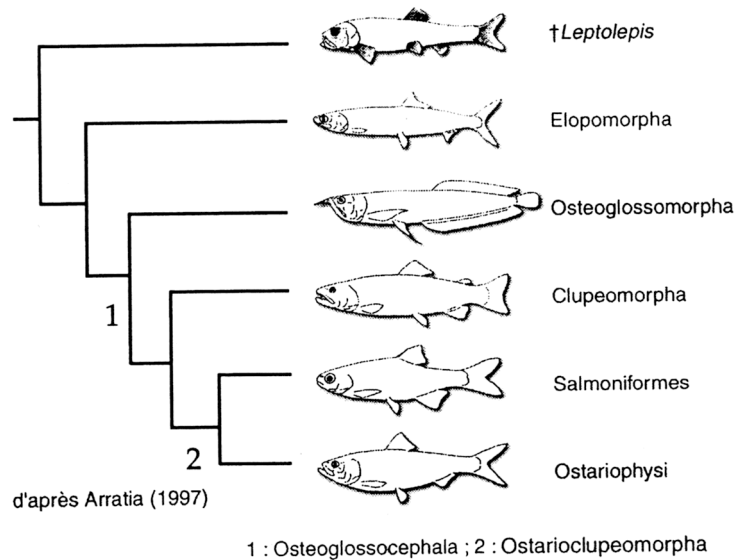
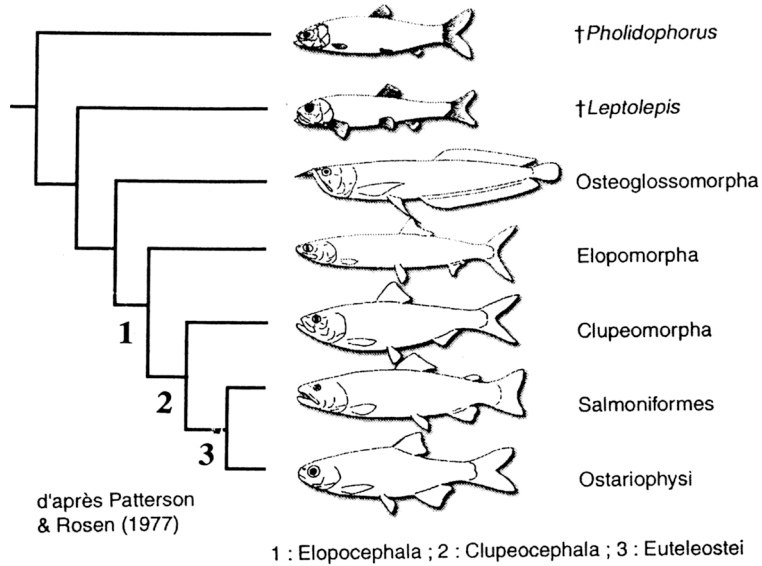


Fig. 3. Deux hypothèses de relations de parenté au sein des Téléostéens. [Teleostean phylogeny: two hypotheses.]

Quatre arbres équiparcimonieux ont été obtenus, mais seule la topologie de l'arbre de consensus est présentée (Fig. 3). Les caractéristiques de l'arbre sont données sous la figure. Les points non congruents n'ont pas ici beaucoup d'importance puisqu'ils ne concernent que le "crown-group" du cladogramme ainsi que le genre fossile *Pattersonella* et non les relations de parenté des Albuliformes. L'absence de congruence entre les arbres est principalement due

à l'existence du groupe des Ostarioclupeomorpha (=Otocephala), dans l'une des hypothèses de relation de parenté, alors que les Clupéomorphes sont le groupe-frère des Salmoniformes, dans la deuxième. Si l'on ajoute la position irrésolue de *Pattersonella*, il résulte deux polytomies pour l'ensemble de l'arbre de consensus.

Les relations de parenté des Albuliformes sont très différentes de l'hypothèse couramment admise. Les Albuliformes sont le groupe-frère des Clupéocéphales alors que les Élopiformes sont le groupe-frère de l'ensemble *Pattersonella*+Ostéoglossomorphes+reste des Téléostéens, autrement dit les Élopomorphes sont polyphylétiques. Les Élopiformes sont le groupe le plus basal des Téléocéphales (Téléostéens ayant des représentants actuels), au contraire de la proposition de Patterson et Rosen (1977) qui estimaient que les Ostéoglossomorphes étaient plus basaux (Fig. 4). Pour résumer, ce cladogramme est une réfutation du groupe des Élopomorphes et de l'ensemble des hypothèses qui ne considéraient que la phylogénie intra-groupe des Élopomorphes.

CONCLUSION

Nous avons démontré que la monophylie des Élopomorphes n'était pas suffisamment soutenue pour considérer qu'il est seulement nécessaire d'étudier les relations intra-groupe. Les présents résultats proposent une hypothèse de relation de parenté nouvelle, impliquant le polyphylétisme des Élopomorphes et la disparition du groupe. Ce résultat doit être cependant considéré comme provisoire car une étude approfondie de la larve leptocéphale permettant un découpage en plusieurs caractères et une polarisation de ces caractères est indispensable à la bonne compréhension de la phylogénie des Élopomorphes et des Téléostéens en général.

Remerciements. Je voudrais remercier Gloria Arratia pour les nombreuses discussions ayant sujet à sa matrice et aux relations de parenté des Élopomorphes, ainsi que pour le codage de certains caractères d'*Albula vulpes*. Je remercie également Peter Forey qui m'a fait part plusieurs fois de sa vision de la phylogénie des Élopomorphes ainsi que Sylvie Wenz qui m'a donné son avis sur le codage des taxons nouvellement intégrés.

RÉFÉRENCES

- ARRATIA G., 1997. Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeo Ichthyologica*, 7: 5-168.
- FILLEUL A., (sous presse). *Baugeichthys caeruleus* n. g., n. sp., a new albuliform fish from the Hauterivian of the Massif des Bauges (France). *J. Vert. Paleontol.*
- FOREY P.L., 1973. A revision of the elopiform fishes, fossil and Recent. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, Suppl. 10: 1-222.
- FOREY P.L., LITTLEWOOD D.T.J., RITCHIE P. & A. MEYER, 1996. Interrelationships of elopomorph fishes. In: *Interrelationships of Fishes* (Stiassny M.L.J., Parenti L.R. & G.D. Johnson, eds), pp. 75-190. San Diego: Academic Press.
- GOSLINE W.A., 1971. *Functional Morphology and Classification of Teleostean Fishes*. 208p. Univ. Hawaii, Honolulu.
- GREENWOOD P.H., ROSEN D.E., WEITZMAN S.H. & G.S. MYERS, 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 131: 339-456.
- GREENWOOD P.H., 1977. Notes on the anatomy and classification of elopomorph fishes. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool.*, 32: 65-102.

- HARRISSON C.M.H., 1966. □ On the first Halosaur leptocephalous from the Madeira. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool.*, 14: 444-486.
- HULET W.M. & R.C. ROBINS, 1989. □ The evolutionary significance of the leptocephalous larva. *In: Fishes of the western North Atlantic* (Cohen D.M., ed.), Sears Found. *Mar. Res., Mem.* 9, Part 2: 669-677. Yale Univ., New Haven, CT.
- JAMIESON B.G.M., 1991. □ *Fish Evolution and Systematics: Evidence from Spermatozoa*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- NELSON G.J., 1973. □ Relationships of clupeomorphs, with remarks on the structure of the lower jaw in fishes. *In: Interrelationship of Fishes* (Greenwood P.H., Miles R.S. & C. Patterson, eds). *Zool. J. Linn. Soc., Suppl.* 1: 333-349.
- NYBELIN O., 1956. □ Les canaux sensoriels du museau chez *Elops saurus*. *Ark. Zool.*, (2)10: 453-458.
- NYBELIN O., 1971. □ On the caudal skeleton in *Elops* with remarks on other teleostean fishes. *Acta Reg. Soc. Sci. litt. Goth., Zool.*, 7: 1-52.
- PATTERSON C. & D.E. ROSEN, 1977. □ Review of the ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 158: 83-172.

Reçu le 01.04.2000.

Accepté pour publication le 13.11.2000.