

# Cladistique et paléontologie. Application à la phylogénie des Ochotonidés européens (Lagomorpha, Mammalia)

par NIEVES LOPEZ MARTINEZ \*

*Mots clés.* — Méthodologie, Biométrie, Dent, Lagomorpha (Ochotonidae), Néogène, Évolution biologique, Nomenclature, Europe.

*Résumé.* — Ce travail est un essai d'application de la méthode systématique phylogénique, dite cladistique, à l'étude de l'évolution des Micromammifères fossiles. Les Ochotonidés ont été choisis à cause de leurs révisions récentes [Tobien, 1974 et 1975 ; Lopez Martinez, 1974 et 1977 ; Lopez Martinez et Thaler, 1975]. Les 25 taxons connus d'Ochotonidés européens ont été divisés en deux groupes, en vue de faciliter l'analyse. A partir du cladogramme du minimum de convergences, nous avons identifié les ancêtres des groupes frères et reconstitué les lignées spécifiques. La confrontation avec la chronologie, et l'utilisation des caractères variables à l'intérieur des taxons nous donnent la possibilité de tester l'hypothèse phylogénique proposée. L'arbre phylogénique peut être donc, à notre avis, une hypothèse scientifique dans un sens popperien. Les caractères dentaires utilisés ont été analysés par la méthode Lequesne [1969] pour évaluer leur contenu d'information phylétique.

*Summary.* — This work is basically an essay of the phylogenetic systematic methodology, or cladism, applied to the evolution of micromammals, and based on fossil remains. The Ochotonidae have been selected because of the possibility of comparison with recent revisions [Tobien, 1974 and 1975 ; Lopez Martinez, 1975 and 1977 ; Lopez Martinez & Thaler, 1975]. The 25 taxa of european Ochotonids have been divided in two groups, for the purposes of the analysis. On the basis of the cladogram with the minimum number of convergences, the ancestors of the sister groups have been identified, and the specific lineages have been reconstructed. The comparison with the known chronology of the fossil forms, and the analysis of the characters that vary within taxa, not used in the construction of the cladogram, allows the falsification of the phylogenetic hypothesis. Thus the phylogenetic trees can be, in our opinion, a scientific hypothesis in a popperian sense. The dental characters used in this study have been analysed under the methodology of Lequesne [1969], in order to evaluate their information contents.

## I. — INTRODUCTION. MÉTHODOLOGIE.

1. — *Situation actuelle du groupe.* Les Ochotonidés européens ont été étudiés récemment par Tobien [1963, 1974 et 1975] et Lopez Martinez [1974, 1977]. Des genres isolés ont été décrits et nommés par Dawson [1959] et Heissig et Schmidt-Kittler [1975, 1976]. Quatre lignées principales sont admises : *Piezodus-Prolagus*, *Marcuinomys-Lagopsis*, « *Amphilagus* » et *Titanomys*, ce dernier dérivé, selon Tobien [1963, 1975] d'« *Amphilagus antiquus* ». La durée du groupe s'étale depuis la grande coupure de Stehlin jusqu'aux temps historiques, où les derniers *Prolagus* ont été exterminés dans les îles de Corse et Sardaigne. Le genre *Ochotona* apparaît en Europe pendant la dernière glaciation, mais il n'évolue pas sur place et il n'est pas inclus dans cette étude.

La phylogénie du groupe a été construite de façon classique, avec des critères qui varient selon les auteurs. Il nous semble donc intéressant de contrôler et tester tous les caractères utilisés par la systé-

matique, et d'opérer avec eux à l'aide de la méthode cladistique, actuellement le critère le plus objectif pour établir des phylogénèses.

2. — *Exposé sommaire de la biosystématique cladistique.* Ce procédé a été créé par Hennig [1966] et utilisé de plus en plus pendant la dernière décennie. Pour une révision historique, critique et comparative avec d'autres systèmes, voir Hecht *et al.*, 1977.

La systématique cladistique est l'utilisation de la Taxonomie Numérique selon la philosophie hennigienne. Elle forme avec les taxons des « groupes frères » strictement monophylétiques, d'après leurs caractères synapomorphiques (dérivés communs), et exclue les caractères simplésiomorphiques (pri-

\* Adresse de l'auteur : Instituto Lucas Mallada, C.S.I.G., C. José Gutierrez Abascal 2, Madrid-6, Espagne.

Note déposée le 21 avril 1978, présentée à la séance du 7 novembre 1977, manuscrit définitif reçu le 5 septembre 1978.

mitifs communs) et autapomorphiques (dérivés exclusifs) qui n'offrent aucun renseignement sur les rapports phylogénétiques.

Premièrement, il faut donc décomposer les caractères utilisés en morphoclines, avec un stade primitif (plésiomorphique) et un ou plusieurs stades dérivés (apomorphiques). La détermination du stade primitif est possible si on compare à des taxons extérieurs à notre analyse (*outgroup*), comme, dans notre cas, le genre *Desmatolagus* et les Lagomorphes du Paléogène en général. La polarité des stades dérivés doit être inférée selon la situation des stades primitifs dans l'ensemble. Parfois il y a des stades dérivés dont la polarité est difficile, voire impossible à établir [Wake et Ozeti, 1969].

L'association des taxons d'après leurs caractères synapomorphiques constitue le cladogramme résumé des affinités phylétiques. Parmi tous les cladogrammes possibles, on a choisi celui qui présente le minimum de convergences, principe appelé *maximum d'épargne* (parcimonie) [Kluge et Farris, 1969]. A titre d'exemple, nous ajoutons un autre cladogramme calculé d'après les pourcentages de *maximum de similitude cladistique* [voir aussi Sharrock et Relsenstein, 1975].

Un passage différentiel des caractères peut être fait avant l'analyse (dans le but d'éliminer les caractères les plus sujets à des convergences, qui n'introduisent que du bruit dans notre information) ou après, comme dans notre cas. Les caractères dentaires que nous employons ont tous, *a priori* la même valeur sélective. Pour vérifier la vraisemblance des convergences trouvées dans notre groupe et donc tester l'hypothèse cladistique, nous employons un concept de Taxonomie Numérique appelé le « *caractère univoquement dérivé* » et sa méthode de repérage décrite par Lequesne [1969]. Des travaux postérieurs de Lequesne, contestés par des auteurs comme Farris [1977] ont modifié ce critère, mais il a été utilisé ici exprès dans son ancienne acception.

3. — *Quelques modifications de la méthode cladistique classique.* L'analyse cladistique a été employée par un nombre relativement réduit de paléontologues. En effet, un cladogramme ne nous renseigne pas sur les rapports ancêtre-descendant, mais indique seulement qu'un groupe frère possède un ancêtre commun qu'il ne partage pas avec un autre organisme quelconque [Platnick, 1977]. L'arbre phylogénétique nécessaire dans les analyses paléontologiques et biostratigraphiques ajoute à l'information apportée par le cladogramme un facteur de plus : l'identification des ancêtres. D'après Engelmann et Wiley [1977], la morphologie, à elle seule, ne permet pas cette identification, et l'établissement d'un arbre phylogénétique hypothétique n'est pas scientifique, car il ne peut pas être testé

ou « falsifié » (dans un sens poppérien) par des critères morphologiques. Des auteurs non cladistiques, comme Harper [1976] ou Szalay [1977] ont défendu la testabilité des arbres phylogénétiques, en introduisant le concept d'âge, la durée des caractères et la position chronostratigraphique des taxons.

Nous avons donc essayé l'identification des morphotypes ancestraux dérivés de l'hypothèse cladistique. En vue du cladogramme du maximum d'épargne, on peut déduire la morphologie des ancêtres de chaque groupe frère : pour chaque caractère, si le groupe a des stades dérivés, l'ancêtre aussi ; s'il a un stade primitif et un stade dérivé, l'ancêtre aura forcément un stade primitif.

Une fois déduite la morphologie de l'ancêtre commun, on procède à l'identification de celui-ci parmi les membres du groupe frère, ou parmi le reste des taxons. S'il est représenté dans l'échantillon, on aura une lignée évolutive continue. Autrement il faut en déduire que notre registre de fossiles est incomplet, et que l'ancêtre n'est pas connu.

Ensuite, et seulement *a posteriori*, on doit confronter le résultat avec l'évidence chronologique, qui permettra la vérification de l'hypothèse phylogénétique. Ce procédé contredit la critique souvent faite aux paléontologues, comme quoi la superposition stratigraphique est tenue d'être l'un des critères de rapports phylogénétiques.

Par ailleurs, nous pouvons aussi tester la vraisemblance du modèle phylogénétique trouvé, en utilisant les caractères non employés encore, c'est-à-dire, ceux qui varient à l'intérieur de chaque taxon, qui vont nous signaler si la tendance évolutive est en accord avec celle qui est inférée par le modèle cladistique. Cette idée a été utilisée originalement par Sanchiz [1977], et bien qu'encore insuffisamment développée, s'avère très importante pour l'avenir de cette méthode.

La brièveté de cet exposé méthodologique est justifiée par l'abondance de travaux accumulés à ce sujet. Nous renvoyons le lecteur au chapitre bibliographique et, en général, aux dix dernières années de la revue *Systematic Zoology*.

## II. — ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE DES OCHOTONIDES EUROPÉENS.

### 1. — GROUPE DU GENRE PROLAGUS.

a) *Choix des taxons.* D'après les dernières révisions du groupe [Lopez Martinez, 1974 ; Lopez Martinez et Thaler, 1975 ; Tobien, 1974 ; Lopez Martinez, 1977] on a inclus 12 espèces attribuées au genre *Prolagus* et une du genre *Ptychoprolagus* :

- 1 : *Prolagus vasconiensis* VIRET 1930 ;
- 2 : *Prolagus tobieni* LOPEZ 1977 ;

- 3 : *Prolagus schnaitheimensis* TOBIEN 1975 ;  
 4 : *Prolagus oeningensis* (KONIG 1825) ;  
 5 : *Prolagus major* LOPEZ 1977 ;  
 6 : *Prolagus crusafonti* LOPEZ 1975 ;  
 7 : *Prolagus michauxi* LOPEZ 1975 ;  
 8 : *Prolagus calpensis* MAJOR 1905 ;  
 9 : *Prolagus sardus* (WAGNER 1825) ;  
 10 : *Prolagus bilobus* HELLER 1936 ;  
 11 : *Prolagus figaro* LOPEZ 1975 ;  
 12 : *Prolagus ibericus* LOPEZ 1975 ;  
 13 : *Ptychoprolagus forsthartensis* TOBIEN 1975.

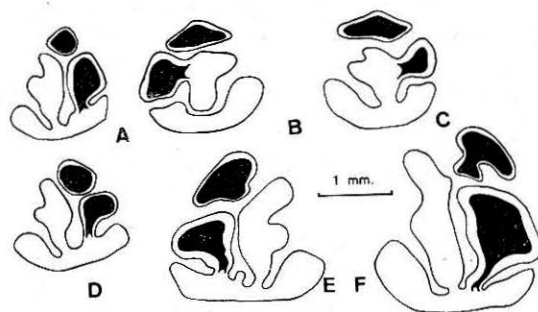


FIG. 1. — Types d'antéroconide (caractère n° 5) dans les espèces du genre *Prolagus* : A) Stade 0 (p. ex. *P. oeningensis*) ; B) Stade 2 (p. ex. *P. tobieni*) ; C) Stade 4 (p. ex. *P. schnaitheimensis*) ; D) Stade 1 (p. ex. *P. crusafonti*) ; E) Stade 3 (p. ex. *P. michauxi*) ; F) Stade 5 (p. ex. *P. figaro*). Voir description dans le texte.

b) *Choix des caractères*. Ce sont tous des caractères dentaires utilisés dans la systématique, qui varient entre les taxons et qui ne varient pas à l'intérieur de chaque taxon.

1) *Développement de l'hyperlophe mésial sur la p<sup>2</sup>*. Il existe un morphocline qui permet d'en déduire la polarité. Stade primitif (0) — Sans hyperlophe mésial. Stade dérivé (1) — Hyperlophe mésial présent. La polarité est représentée par 0 → 1.

2) *Lagilophe de la p<sup>3</sup>*. Cette structure est propre au genre, mais il y a des stades dérivés où elle est réduite à un éperon. Stade primitif (0) — Lagilophe bien développé. Stade dérivé (1) — Lagilophe réduit à un éperon. Polarité 0 → 1.

3) *Structures primaires (fossettes) à M<sup>1</sup>-M<sup>2</sup>*. Ce caractère est présent dans tous les Lagomorphes primitifs, et il disparaît progressivement dans tous les groupes. Chez *Prolagus*, exceptionnellement il se perd seulement sur les molaires (et non sur la P<sup>4</sup>) de quelques espèces. (0) — Fossettes présentes à M<sup>1</sup>-M<sup>2</sup>. (1) — Fossettes absentes sur M<sup>1</sup>-M<sup>2</sup>. Polarité 0 → 1.

4) *Plissement de l'émail*. Il s'agit d'une spécialisation du dessin dentaire, observée dans de nombreux groupes de Mammifères hypsodontes. (0) — Émail non plissé. (1) — Émail plissé. (2) — Émail fortement plissé. Polarité 0 → 1 → 2.

5) *Antéroconide de la P<sub>3</sub>*. Dans cette dent on a concentré la plupart des caractères systématiques. La taille et la forme de l'antéroconide sont fondamentales dans la distinction des espèces et caractères inséparables (voir fig. 1). (0) — Antéroconide plus petit que métaconide, arrondi ou faiblement losangique (fig. 1 A). (1) — Antéroconide égal ou plus grand que métaconide, arrondi ou losangique (fig. 1 D). (2) — Antéroconide plus petit que métaconide, fortement aplati dans le sens méso-distal (fig. 1 B). (3) — Antéroconide égal ou plus grand que métaconide, déformé par une échancrure (fig. 1 E) (4) — Antéroconide égal ou plus grand que métaconide, étiré transversalement comme (2) (fig. 1 C). (5) — Antéroconide plus petit que métaconide, fortement déformé par des échancrures (fig. 1 F).

La polarité est  $0 \begin{matrix} \nearrow & 2 \rightarrow 4 \\ \searrow & 1 \rightarrow 3 \end{matrix}$

Le stade 5 n'apparaît que sur des populations insulaires, et il semble impossible *a priori* de déduire sa polarité.

6) *Protolophide de la P<sub>3</sub>*. Cette ancienne structure existe sur tous les Lagomorphes primitifs, les Léporidés et la plupart des Ochotonidés. Il y a un morphocline continu qui permet d'observer sa disparition. (0) — Protolophide présent. (1) — Protolophide absent. Polarité 0 → 1.

7) *Crochet sur la P<sub>3</sub>*. Ce caractère doit être observé si possible sur un nombre important d'individus de chaque espèce. La seule exception est *Prolagus bilobus*, où seulement un P<sub>3</sub> est connue. (0) — Crochet absent. (1) — Crochet présent. (2) — Variable, immigré vers le métaconide. (3) — Réduit et soudé au métaconide. Polarité 0 → 1 → 2 → 3.

8) *Taille*. Ce caractère a été typifié en 4 stades, dont le 2 est le plus répandu dans le groupe, ainsi que chez les Ochotonidés en général. (1) — Taille 1 : longueur maximum de la P<sub>3</sub> comprise entre 1,4 et 1,6 mm. (0) — Taille 2 : longueur maximum de P<sub>3</sub> entre 1,7 et 2,08 mm. (2) — Taille 3 : *idem* entre 2,16 et 2,25 mm. (3) — Taille 4 : entre 2,48 et 2,60 mm.

Polarité  $0 \begin{matrix} \nearrow & 1 \\ \searrow & 2 \rightarrow 3 \end{matrix}$

c) *Construction du cladogramme et du modèle phylogénétique*. La figure 2 montre la matrice de caractères où s'expriment les stades de chaque caractère (en colonnes) présents dans chaque taxon (en rangées). Le 9 code le manque de renseignements.

A partir de cette matrice on construit le cladogramme, selon le principe choisi. L'un des cladogrammes possibles est celui du *maximum de similitude*

OTU / CHARACTER	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Prolagus vasconiensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Prolagus tobieni</i>	0	1	0	0	2	0	0	1
<i>P. schnaitheimensis</i>	0	0	0	1	4	0	0	0
<i>Prolagus oeningensis</i>	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Prolagus major</i>	0	0	1	0	0	1	2	3
<i>Prolagus crusafonti</i>	0	0	0	0	1	1	2	0
<i>Prolagus michauxi</i>	1	0	0	0	3	1	2	2
<i>Prolagus calpensis</i>	1	0	1	0	3	1	3	0
<i>Prolagus sardus</i>	1	0	1	0	5	1	3	2
<i>Prolagus bilobus</i>	9	9	9	0	1	1	1	2
<i>Prolagus figaro</i>	1	0	0	0	5	1	2	3
<i>Prolagus ibericus</i>	0	0	1	0	0	1	3	1
<i>Ptychoprolagus</i>	0	0	0	2	9	9	9	0

FIG. 2. — Matrice de caractères du groupe *Prolagus-Ptychoprolagus*. Le 9 code le manque de renseignements.

cladistique. Pour le calculer, nous devons exprimer, sur une table à double entrée, le pourcentage de caractères dérivés en commun, sur le total de caractères dérivés, pour chaque paire de taxons. Ensuite on groupe les taxons d'après les pourcentages maximaux. Le cladogramme de plus grande similitude cladistique est illustré figure 3. Il a l'avantage

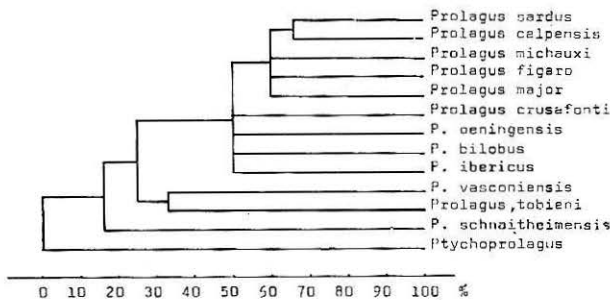


FIG. 3. — Cladogramme du maximum de similitude cladistique, construit en groupant les taxons selon le maximum du pourcentage de caractères dérivés en commun sur le total de caractères dérivés. Le nombre élevé de convergences sur un nombre réduit de caractères empêche de dissocier les groupes frères.

sur d'autres cladogrammes que la similitude entre les groupes frères peut être quantifiée : ainsi nous constatons que *P. schnaitheimensis* n'a que 15 % de similitude cladistique avec le reste des *Prolagus* (fig. 3). Or, il ne peut pas être utile cependant dans des cas comme le nôtre, où l'on a de nombreux caractères convergents.

Nous choisissons donc le cladogramme qui présente le nombre minimum de convergences. Il doit être calculé par combinaisons de tous les cladogrammes possibles. Les combinaisons peuvent être triées manuellement si le nombre des taxons est

réduit, comme dans notre cas. Autrement il faut introduire les données dans un ordinateur [programme en Sharrock & Felsenstein, 1975]. Figure 4 on a dessiné le cladogramme du maximum d'épargne.

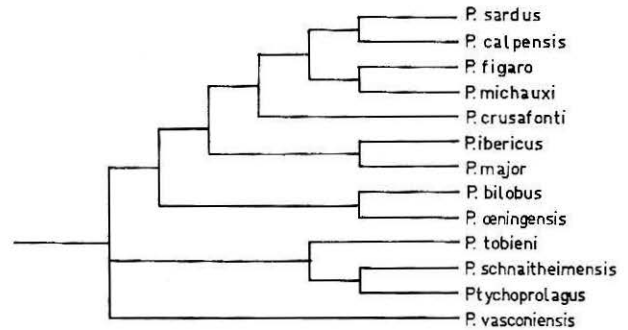


FIG. 4. — Cladogramme du maximum d'épargne (parcimonie) ou du minimum de convergences du groupe *Prolagus-Ptychoprolagus*.

Ensuite on procède à l'identification des ancêtres (fig. 5) ; dans cette figure nous avons détaillé par un trait double les ancêtres représentés dans notre échantillon, ainsi que les convergences trouvées, neuf au total ; une sur les caractères 3, 7 et 8, deux sur le caractère 5 et sur deux stades du caractère 8.

L'identification des ancêtres nous permet d'établir un modèle d'arbre phylogénétique, que nous pouvons voir figure 6. Des ancêtres non représentés dans l'échantillon ont été figurés d'après leurs caractères dérivés.

d) *Test du modèle cladistique.* Les convergences trouvées dans le modèle cladistique choisi sont plus vraisemblables si elles ne se situent pas sur des caractères univoquement dérivés. D'après Lequesne [1969], les caractères univoquement dérivés ne peuvent pas se combiner au hasard avec les autres. Si l'on trouve les quatre combinaisons  $1^20$ ,  $1^02^1$ ,  $1^02^0$  et  $1^21$  sur deux caractères 1 et 2, il faut en déduire que 1 ou 2 ne sont pas des caractères univoquement dérivés, et ils sont donc sujets à des convergences.

Figure 7 on a signalé avec un X les paires de caractères où l'on trouve les quatre combinaisons. Les caractères 3, 5 et 8 ont le plus grand nombre de X, et si on les élimine on garde uniquement les caractères qui *peuvent* être univoquement dérivés. Les convergences sur les caractères 3, 5 et 8 sont donc hautement probables *a priori*. En dehors de ces convergences, notre cladogramme en a donc une seule, non prévisible, sur le caractère 7.

e) *Test du modèle phylogénétique. Confrontation avec la chronologie.* Dans la figure 8 on a exprimé la position chronologique et la durée des taxons analysés, sur laquelle on a dessiné les rapports ancêtre-descendant déduits de l'analyse cladistique.

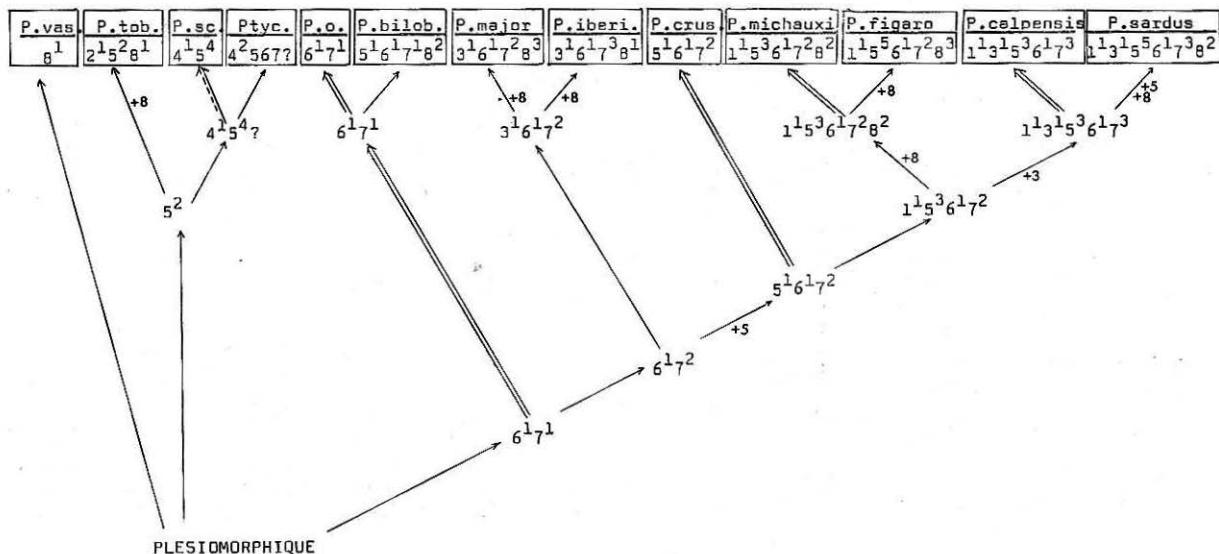


Fig. 5. — Reconstruction et identification des ancêtres des groupes frères des genres *Prolagus*-*Ptychoprolagus*. Les flèches à double trait indiquent l'identité d'un ancêtre avec un membre du groupe frère. Les caractères dérivés de chaque taxon ont été indiqués, ainsi que les convergences précédées du signe +.

Le groupe apparaît au Miocène inférieur et semble strictement monophylétique, avec évolution sur place. Deux lignées principales se sont individualisées dès le début, et on constate aussi l'existence de deux rythmes évolutifs différents : au Miocène inférieur, radiation divergente de formes à forte originalité morphologique; au Miocène supérieur et au Plio-Quaternaire, évolution très lente à nombreuses convergences, et basiquement sur le même plan morphologique.

L'origine très ancienne des taxons à apparition récente, *P. bilobus* et *P. ibericus* a une explication possible de par leur provenance géographique :

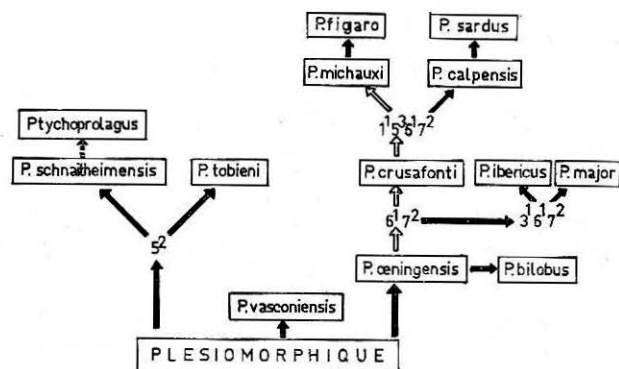


Fig. 6. — Phylogénie du groupe *Prolagus*-*Ptychoprolagus* déduite de la figure 4. Les formes exprimées par leurs caractères dérivés sont, soit hypothétiques, soit font partie de la variabilité extrême d'un taxon analysé. Les flèches noires signalent le premier cas, les flèches blanches, le second cas.

le premier en Allemagne, où les dépôts du Miocène supérieur sont rares; le deuxième dans un karst de montagne, ce qui peut indiquer que, par son biotope, il soit resté hors du registre fossile fondamentalement lacustre du Miocène supérieur.

CARACTERES	1	2	3	4	5	6	7	8
1	-							
2		-						
3	X		-					
4				-				
5			X		-			
6					X	-		
7					X		-	
8	X		X		X	X	X	-
	2	0	3	0	4	2	2	5

Fig. 7. — Analyse des combinaisons des caractères par la méthode Lequesne. Voir explication dans le texte.

Il y a donc un accord général entre le modèle phylogénique et le registre fossile. Il faut remarquer aussi la ressemblance entre cette phylogénie et celle admise antérieurement [Lopez et Thaler, 1975] calculée par des critères classiques. La différence la plus importante entre les deux modèles se trouve dans l'origine du groupe : d'après le cladogramme de maximum d'épargne, *P. oeningensis* a une autapomorphie sur le caractère 8, il ne peut donc pas être

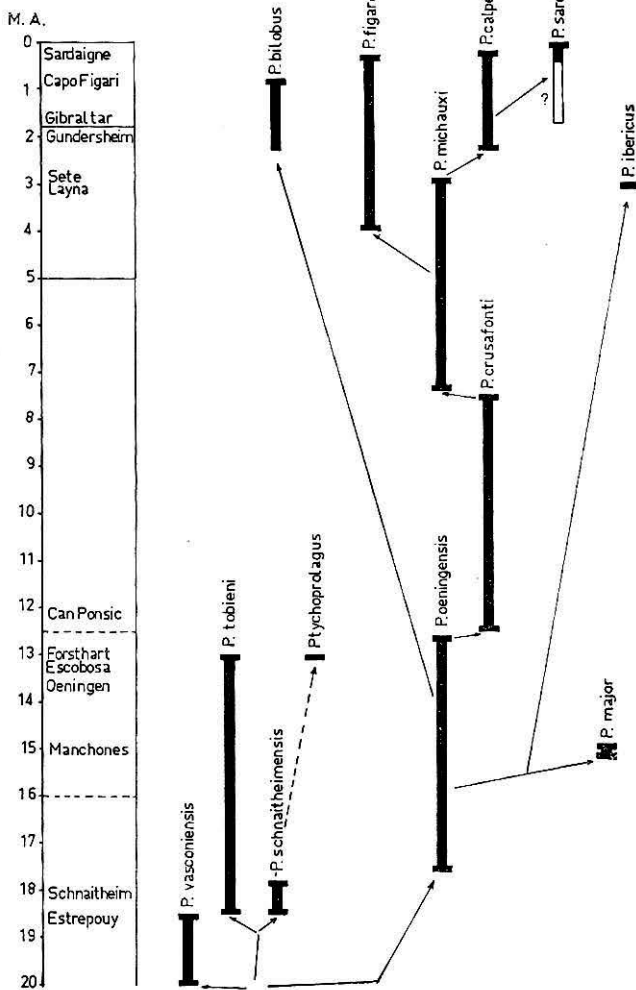


FIG. 8. — Extension chronologique de chaque taxon du groupe *Prolagus-Ptychoprolagus* avec leurs rapports phylogénétiques. La colonne de gauche montre les localités types de chaque taxon. Les espèces du Miocène inférieur sont en grande partie sympatriques. Celles du Plio-Pléistocène sont au contraire pour la plupart allopatriques.

l'ancêtre du groupe (sauf en admettant une polarité différente sur ce caractère).

Une autre manière de tester notre phylogénie est de faire intervenir les caractères infraspécifiques non analysés. Nous pouvons vérifier ainsi que le passage *P. oeningensis* - *P. crusafonti*, c'est-à-dire, la forme 6<sup>17</sup>2 est représentée par les populations variables de Castell de Barberá. Aussi, quelques individus de *P. crusafonti* des populations de Los Mansuetos et Pikermi montrent un léger développement de l'hyperlophé de P<sup>2</sup> et une modification de l'antéroconide, qui annoncent la forme 15<sup>36</sup>17<sup>2</sup> ancêtre de *P. michauxi* et *P. calpensis*.

## 2. — PHYLOGÉNIE DES OCHOTONIDÉS EUROPÉENS.

a) *Taxons*. On a réuni l'ensemble des Ochotonidés européens en 11 taxons, dont 9 sont du niveau spécifique et 2 au niveau générique : le groupe *Prolagus-Ptychoprolagus* pris dans son ensemble, car ses caractères infragénériques ont été analysés ci-dessus, et le genre *Lagopsis*, ces deux espèces ne diffèrent que faiblement.

- 1 : « *Shamolagus* » *franconicus* HEISSIG & SCHMIDT-KITTLER 1975 ;
- 2 : « *Amphilagus antiquus* » POMEL 1853 ;
- 3 : « *Amphilagus* » *ulmensis* TOBIEN 1974 ;
- 4 : *Eurolagus fontannensis* (DEPÉRET 1892) ;
- 5 : *Titanomys visenoviensis* MEYER 1843 ;
- 6 : *Titanomys calmaensis* TOBIEN 1974 ;
- 7 : *Marcuinomys roquesi* LAVOCAT 1951 ;
- 8 : *Lagopsis* SCHLOSSER 1884 ;
- 9 : *Paludotona etruria* DAWSON 1959 ;
- 10 : *Piezodus brassatensis* VIRET 1929 ;
- 11 : *Piezodus tomerdingensis* TOBIEN 1975 ;
- 12 : *Prolagus* POMEL 1853 - *Ptychoprolagus* TOBIEN 1975.

b) *Analyse cladistique des caractères*.

1) *Formule dentaire*. On a trois stades : (0) — Avec des résidus, même alvéolaires, de M<sup>3</sup>. M<sub>3</sub> en place. (1) — Pas de résidus de M<sup>3</sup>. M<sub>3</sub> présent. (2) — Rien que deux molaires supérieures et inférieures. La tendance générale est vers la perte des molaires. Polarité linéaire 0 → 1 → 2.

2) *Racines*. Il y existe un morphocline vers l'hyposodontie totale. (0) — Racines présentes. (1) — Racines absentes. Polarité 0 → 1.

3) *Morphologie de la M<sub>2</sub>*. Un morphocline est visible vers l'acquisition d'un troisième lobe à partir de l'hypoconulide. (0) — M<sub>2</sub> bilobée. (1) — M<sub>2</sub> trilobée. Polarité 0 → 1.

4) *Morphologie de la M<sub>3</sub>*. Lorsqu'elle existe, elle a deux aspects : (0) — M<sub>3</sub> bilobée. (1) — M<sub>3</sub> unilobée. Les anciens Lagomorphes, à formule dentaire complète, ont une M<sub>3</sub> bilobée. La réduction et perte de cette dent passe par une forme unilobée. L'absence de M<sub>3</sub> est ici codée 9, comptée déjà sur le n° 1. Polarité 0 → 1.

5) *Nombre de flexus sur les stades jeunes de la P<sup>2</sup>*. (0) — 3 flexus. (1) — 2 flexus. (2) — 1 flexus. Polarité 0 → 1 → 2.

6) *Lagilophe sur la P<sup>3</sup>*. Cette structure n'existe pas sur les Léporidés ni sur les Ochotonidés primitifs. (0) — Absence de lagilophe. (1) — Présence de lagilophe. Polarité 0 → 1.

7) *Longueur du paraflexus sur la P<sup>3</sup>*. Ce caractère n'avait pas été signalé auparavant. Il n'y a pas de morphocline continu. Les Ochotonidés primitifs

(genre *Desmatolagus*) présentent le stade 0. (0) — Longueur plus grande que celle de l'hyperlophe mésial. (1) — Longueur égale ou inférieure à celle de l'hyperlophe mésial. Polarité 0 → 1.

8) *Morphologie de la P<sup>4</sup>*. Tous les Lagomorphes primitifs ont des structures primaires de l'émail. (0) — P<sup>4</sup> avec des structures primaires (fossettes). (1) — P<sup>4</sup> variable. (2) — P<sup>4</sup> molariforme (sans fossettes). Polarité 0 → 1 → 2.

9) *Structures primaires (fossettes) sur M<sup>1</sup>-M<sup>2</sup>*. La perte des structures primaires est une tendance générale chez les Mammifères hypsodontes. Il existe cependant quelques espèces du genre *Prolagus* qui perdent les fossettes sur l'une ou l'autre molaire, jamais sur la P<sup>4</sup>. Ce phénomène est donc distinct de la tendance générale. (0) — Fossettes présentes. (1) — Variabilité intragénérique. (2) — Fossettes absentes.

Polarité 0 ↗ 1  
↘ 2.

10) *Synclinaux principaux de la P<sub>3</sub>*. Dans les Lagomorphes primitifs et sur les stades jeunes on trouve toujours le type 0. (0) — Deux synclinaux principaux : l'un labial, l'autre lingual. (1) — Un seul synclinal labial, très profond. Polarité 0 → 1.

11) *Antéroconide*. L'antéroconide de la P<sub>3</sub> n'existe pas sur les Ochotonidés primitifs. (0) — Absente. (1) — Variable, isolé. (2) — Variable, connecté au trigonide. (3) — Constant, isolé. (4) — Constant, toujours soudé au trigonide.

Polarité 0 ↗ 1 → 3  
↘ 2 → 4.

12) *Protoconulide de la P<sub>3</sub>*. Cette cuspside accessoire apparaît sous deux morphologies différentes. (0) — Absent. (1) — Présent, uni au protoconide. (2) — Présent, uni à l'antéroconide.

Polarité 0 ↗ 1  
↘ 2.

c) *Construction du cladogramme et modèle phylogénétique*.

Comme dans l'analyse précédente, nous calculons après combinaisons, le cladogramme du maximum d'épargne à partir de la matrice de caractères. Les résultats sont exprimés dans les figures 9, 10, 11 et 12. Le cladogramme choisi a sept convergences : quatre sur le caractère 5 et une sur les caractères 2, 7 et 10.

d) *Test de la phylogénie*. La méthode Lequesne (voir fig. 13) donne dans ce cas un total de cinq caractères aléatoires : 2, 5, 9, 12 et 4 ou 10. Ceci est douteux dans le cas des caractères 9 et 12 : ils y sont apparus parce qu'on assimile tous les stades dérivés à un seul, et cette simplification

OTU / CARACTER	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
"Shamolagus" franconicus	9	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
"Amphilagus antiquus"	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0
"Amphilagus" ulmensis	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
Eurolagus fontannesii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Titanomys visenoviensis	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Titanomys calmaensis	1	1	0	1	9	0	0	0	2	0	0	0
Marcuinomys roquesi	1	1	0	1	9	0	1	1	2	0	2	0
Lagopsis	1	1	0	1	1	0	1	2	2	0	4	2
Paludotona etruria	1	1	0	1	2	0	1	2	2	0	4	2
Piezodus branssatensis	2	0	0	9	0	1	1	0	0	0	3	0
Piezodus tomerdingensis	2	1	0	9	1	1	1	0	0	0	3	0
Prolagus-Ptychoprolagus	2	1	1	9	1	1	1	0	1	0	3	1

FIG. 9. — Matrice de caractères des Ochotonidés européens.

conduit à des erreurs quand il s'agit de polarités divergentes du type 0 ↗ 1  
↘ 2. Les caractères 2 et 5 sont apparus clairement plusieurs fois dans la phylogénie, et les convergences sur eux sont évidentes. On peut considérer alors que le cladogramme choisi n'a qu'une convergence non prédecible, sur le caractère 7.

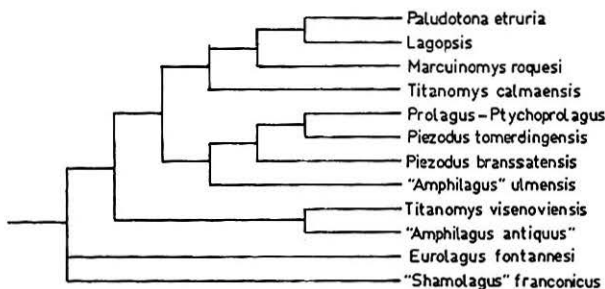


FIG. 10. — Cladogramme du minimum de convergences établi pour l'ensemble des Ochotonidés européens.

La méthode Lequesne ne permet pas de décider lequel est, parmi le 4 ou le 10, le caractère univoque et le caractère aléatoire. Dans notre cas particulier, on a fixé la convergence sur le 10 pour deux raisons : pour éviter une convergence supplémentaire sur le caractère 5, ce qui arriverait si l'on faisait dériver « *Amphilagus antiquus* » d'*Eurolagus*, et surtout, après avoir pu vérifier dans le développement ontogénétique que, effectivement, le caractère 10<sup>1</sup> a été réussi par deux voies différentes [Lopez Martinez, 1977].

De la confrontation avec la chronologie (fig. 14) on obtient un résultat cohérent dans son ensemble. Nous pouvons constater qu'il y a eu trois phases de migration, puisqu'on a trois groupes non apparentés entre eux, en rapport direct avec l'ancêtre plésiomorphe. Des trois groupes, un seulement a pu évoluer sur place, mais il arrive déjà diversifié dans notre registre fossile. *Titanomys visenoviensis*, dans ses morphotypes plus primitifs,

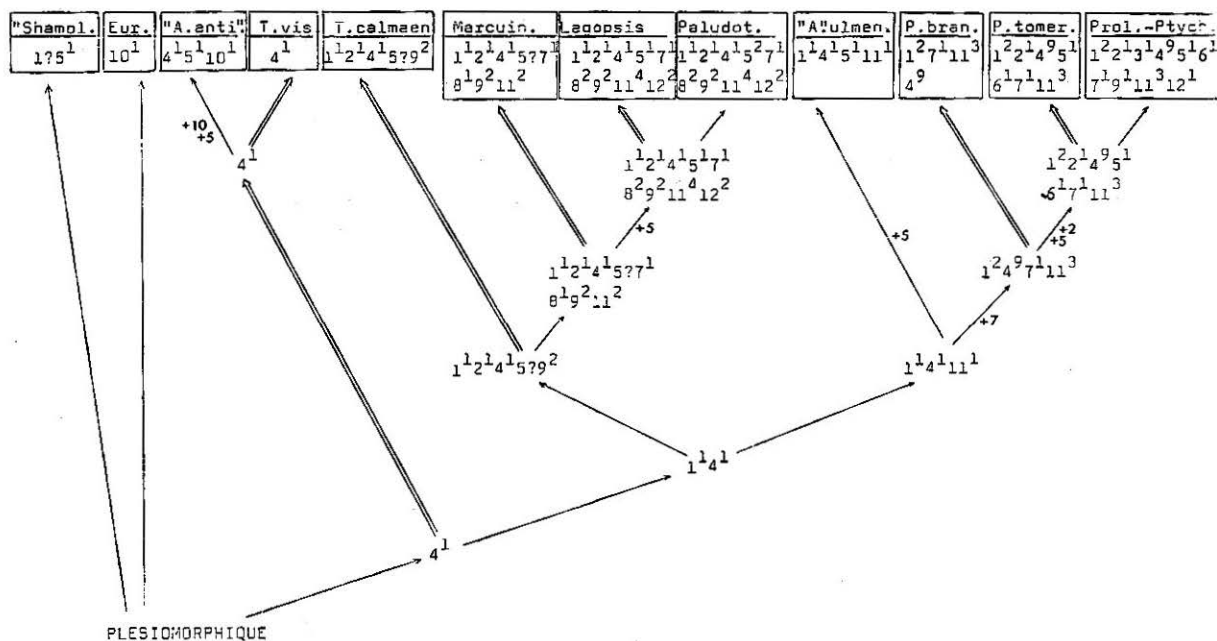


Fig. 11. — Établissement et identification des ancêtres des groupes frères, avec expression des caractères dérivés et des convergences, comme figure 5.

semble avoir pu être l'ancêtre commun du groupe. L'apparente contradiction qui existe dans la chronologie de ce groupe descendant est toutefois peu importante, étant donné l'apparition brusque dans notre registre des immigrants. Les formes plus récentes de *Titanomys visenoviensis* ont la structure de la forme hypothétique  $1^1 4^1$  du modèle phylogénétique. Ce morphotype a donné d'une part la lignée *Marcuinomys-Lagopsis-Paludotona*, d'autre part le groupe frère *Piezodus-Amphilagus-ulmenis*. Étant donné que le premier évolue en Europe sous nos yeux, et que le second est apparu plus tôt, nous avons donc une convergence double, ou bien, ce

CARACTERES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	-											
2		-										
3			-									
4				-								
5	X			X	-							
6		X		X	-							
7		X		X			-					
8								-				
9							X	X				
10				X	X					-		
11		X		X					X		-	
12		X					X	X				-

Fig. 13. — Analyse des caractères par la méthode Lequesne. Voir texte.

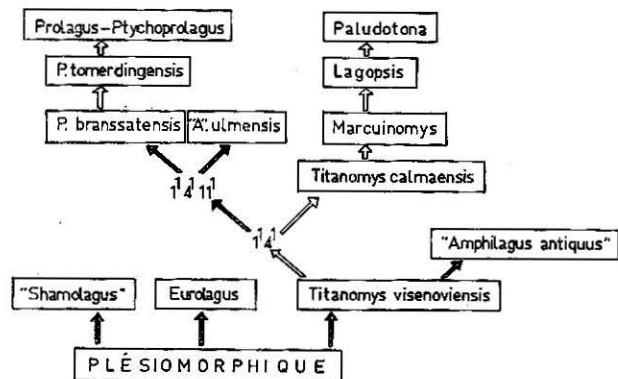


Fig. 12. — Phylogénie des Ochotonidés européens déduite du cladogramme du minimum de convergences.

qui est plus probable, un taxon formé par deux formes différentes, mélangées.

De cette confrontation ressort une autre anomalie, dans la lignée *Titanomys visenoviensis-Titanomys calmaensis-Marcuinomys* qui se chevauche dans le temps. Cela est dû surtout à des populations morphologiquement intermédiaires qui ont été attribuées indistinctement soit à l'un, soit à l'autre taxon, parfois partagées en deux taxons différents selon qu'il s'agissait des dents supérieures ou inférieures

### III. — CONCLUSIONS.

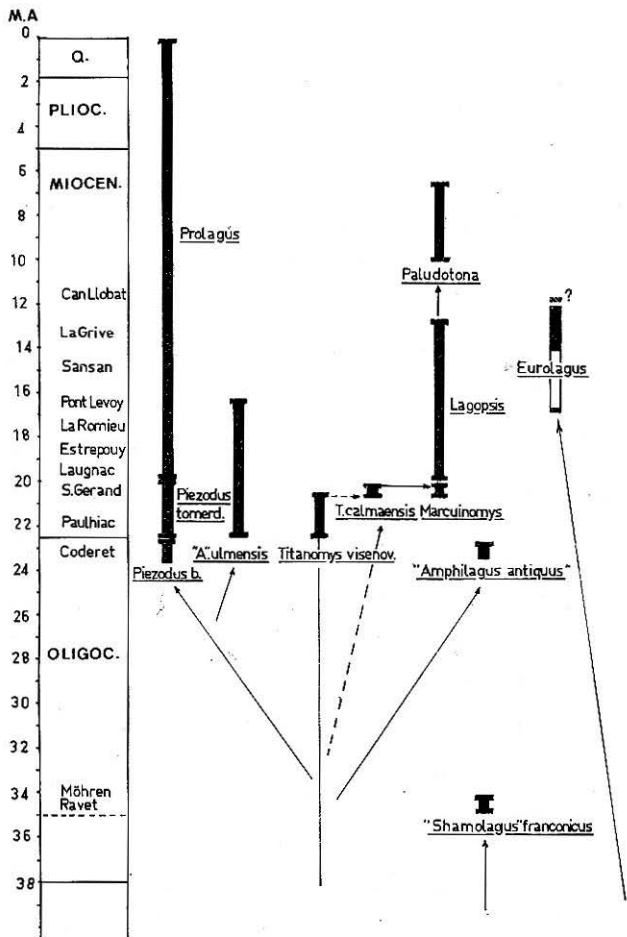


FIG. 14. — Chronologie et phylogénie de l'ensemble d'Ochotonidés européens. Deux hypothèses sont exprimées pour l'origine de *T. calmaensis*-*Marcuinomys* : ou bien ils sont apparus en Europe à la suite d'une convergence avec l'ancêtre de *Piezodus*-« A » *ulmensis*, ou bien ce sont des immigrants dont l'origine est de la même époque que ce dernier groupe frère. *T. calmaensis* et *Marcuinomys* appartiennent à la même lignée et sont du même âge. Voir texte.

[cas de la population type de Marcoin dans Lavocat, 1951]. Il ne semble pas y avoir de place, ni morphologique ni stratigraphique pour *Titanomys calmaensis*.

L'analyse cladistique permet d'observer avec beaucoup plus d'objectivité les transformations morphologiques et les rapports phylogéniques d'un groupe d'organismes. Nous avons pu démontrer que son application à la paléontologie de Micromammifères est possible et fort utile, malgré l'utilisation presque exclusive de caractères dentaires.

Dans notre cas, cette analyse, appliquée pour la première fois aux Lagomorphes, a servi aussi à montrer la situation assez anarchique de la taxonomie actuelle de la famille des Ochotonidae.

A cause du nombre relativement abondant de convergences qui apparaissent dans l'évolution du dessin dentaire, le cladogramme du maximum d'épargne ne coïncide pas avec celui du maximum de similitude cladistique, et ceci est un grave inconvénient pour estimer objectivement la hiérarchie taxonomique des formes analysées. Cependant, l'analyse cladistique du maximum d'épargne suffit à faire ressortir les anomalies dues à l'emploi de la taxonomie subjective, et sert surtout à unifier les critères tendant à rapprocher le plus possible la classification de l'histoire phylogénétique.

Du point de vue méthodologique, il nous semble possible, sur la base de la méthode cladistique, de pousser le cladogramme jusqu'à établir des lignées évolutives indispensables dans une étude paléontologique ; car l'utilisation de l'évidence chronologique et des caractères variables à l'intérieur des taxons permettent de « falsifier » le modèle phylogénétique proposé, et donc d'établir une hypothèse scientifique dans le sens poppérien.

D'une façon empirique, nous avons pu constater un accord presque total entre le modèle déduit, la chronologie et l'arbre phylogénétique généralement admis pour le groupe *Prolagus-Ptychoprolagus*. Les anomalies apparues dans la « falsification » chronologique du reste des Ochotonidés semblent en partie dues à la mauvaise caractérisation systématique des taxons du genre *Titanomys*.

#### Remerciements.

Ce travail a été possible grâce à l'aide de M. F. B. Sanchiz, à qui nous voulons faire part de notre reconnaissance.

## Références

- ENGELMANN C. F. et WILEY E. O. (1977). — The place of ancestor-descendant relationships in phylogeny reconstruction. *Syst. Zool.*, 26, (1), p. 1-11.
- FARRIS J. S. (1977). — Phylogenetic analysis under Dollo's law. *Syst. Zool.*, 26, (1), p. 77-78.
- HARPER C. W. (1976). — Phylogenetic inference in Paleontology. *J. Paleont.*, 50, p. 130-193.
- HECHT M. K., GOODY P. C. et HECHT B. M. Eds. (1977). — Major patterns in Vertebrate evolution. *Plenum*, N. Y., 908 p.
- HEISSIG K. et SCHMIDT-KITTLER N. (1975). — Ein primitiver Lagomorphe aus dem Mitteloligozän Süddeutschlands. *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, 15, p. 57-62.
- HEISSIG K. et SCHMIDT-KITTLER N. (1976). — Neue Lagomorphen-Funde aus dem Mitteloligozän. *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, 16, p. 83-93.
- HENNIG W. (1966). — Phylogenetic Systematic. Trad. Davis et Zangerl. Urbana Univ. Illinois Press, 263 p.
- KLUGE A. G. et FARRIS J. S. (1969). — Quantitative phyletics and the evolution of Anurans. *Syst. Zool.*, 18, (1), p. 1-32.
- LAVOCAT R. (1951). — Révision de la faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. *Sc. Avenir.*, 153 p.
- LEQUESNE W. J. (1969). — A method of selection of characters in numerical taxonomy. *Syst. Zool.*, 18, (2), p. 201-205.
- LOPEZ MARTINEZ N. (1974). — Évolution de la lignée *Piezodus-Prolagus* (Lagomorpha, Ochotonidae) dans le Cénozoïque d'Europe Sud-Occidentale. Thèse, Montpellier, 165 p.
- LOPEZ MARTINEZ N. (1977). — Nuevos Lagomorfos (Mammalia) del Neógeno y Cuaternario de España. *Trab. Neog. Cuat. C.S.I.C.*, Madrid, 8, p. 1-24.
- LOPEZ MARTINEZ N. et THALER L. (1975). — Biogéographie, évolution et compléments à la systématique du groupe d'Ochotonidés *Piezodus-Prolagus* (Mammalia, Lagomorpha). *Bull. Soc. géol. France*, 7, (17), 5, p. 850-866.
- PLATNICK N. I. (1977). — Cladograms, phylogenetic trees and hypothesis testing. *Syst. Zool.*, 26, (4), p. 438-442.
- SANCHIZ F. B. (1977). — Nuevos Anfibios del Neógeno y Cuaternario de Europa. Origen, desarrollo y relaciones de la batracofauna española. Tesis, Univ. Madrid, 876 p.
- SZALAY F. S. (1977). — Ancestor, descendants, sister groups and testing of phylogenetic hypothesis. *Syst. Zool.*, 26, (1), p. 12-18.
- TOBIEN H. (1963). — Zur Gebiss-Entwicklung Tertiärer Lagomorphen (Mamm.) Europas. *Notizbl. Hess. L. Amt. Bodenforsch.*, 91, p. 16-35.
- TOBIEN H. (1974). — Zur Gebissstruktur, Systematik und Evolution der Genera *Amphilagus* und *Titanomys* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jüngeren Tertiär Mittel- und Westeuropas. *Mainzer Geowiss. Mitt.*, 3, p. 95-214.
- TOBIEN H. (1975). — Zur Gebissstruktur, Systematik und Evolution der Genera *Piezodus*, *Prolagus* und *Ptychoprolagus* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jüngeren Tertiär Mittel- und Westeuropas. *Notizbl. Hess. L. Amt. Bodenforsch.*, 103, p. 103-186.
- WAKE D. B. et ÖZETI N. (1969). — Evolutionary Relationships in the family Salamandridae. *Copeia.*, 1, p. 124-137.