



HAL
open science

La phylogénie des téléostéens acanthomorphes : approches paléontologique et moléculaire

Donald Davesne

► **To cite this version:**

Donald Davesne. La phylogénie des téléostéens acanthomorphes : approches paléontologique et moléculaire. Systématique, phylogénie et taxonomie. Muséum national d'Histoire naturelle Paris, 2015. Français. NNT : . tel-04228762

HAL Id: tel-04228762

<https://hal.science/tel-04228762>

Submitted on 4 Oct 2023

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

MUSÉUM NATIONAL



D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2015

N° attribué par la bibliothèque

□□□□□□□□□□

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialités : Systématique, Paléontologie

Présentée et soutenue publiquement par :

Donald DAVESNE

le 29 septembre 2015

La phylogénie des téléostéens acanthomorphes : approches paléontologique et moléculaire

Sous la direction de :

Philippe JANVIER, Directeur de Recherche émérite, CNRS

Guillaume LECOINTRE, Professeur, MNHN

Cyril GALLUT, Maître de Conférences, UPMC

Olga OTERO, Maître de Conférences, Université de Poitiers

JURY :

Mme. Paula MABEE

M. Guillermo ORTÍ

M. Lionel CAVIN

M. Matt FRIEDMAN

M. Pascal TASSY

M. Philippe JANVIER

M. Guillaume LECOINTRE

M. Cyril GALLUT

Mme. Olga OTERO

Professor, University of South Dakota, États-Unis

Professor, George Washington University, Washington, États-Unis

Conservateur, Muséum d'Histoire naturelle de Genève, Suisse

Associate Professor, University of Oxford, Royaume-Uni

Professeur émérite, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris

Directeur de Recherche émérite, CNRS, Paris

Professeur, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris

Maître de Conférences, Université Pierre et Marie Curie, Paris

Maître de Conférences, Université de Poitiers

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Examineur

Directeur de thèse

Directeur de thèse

Encadrant de thèse - invité

Encadrante de thèse - invitée

Remerciements

Si vous êtes en train de lire ce texte, ça veut dire que j'ai fini ma thèse.

Ce qui veut dire que trois ans se sont écoulés. C'est dingue, j'aurais juré que ça venait de commencer et là, PAF ! C'est déjà fini.

Je suis plutôt à la bourre pour mon rendu (comme d'hab !), mais je prends quand même le temps de vous remercier. Grâce à vous tous, ces trois années ont été inoubliables !

Pour commencer, je voudrais remercier les membres de mon jury, pour avoir accepté d'évaluer cette thèse :

Paula and Guillermo, many thanks for your evaluation. I hope my French will not prove to be incomprehensible!

Matt, thank you too for coming. It was nice to collaborate with you during these three years and I hope we can continue doing fishy things together. Cheers also to Dan, Roger and Sam in Oxford!

Lionel, merci pour ton évaluation de ma thèse et pour avoir fait partie de mon comité de suivi avec Fabrice Télétchéa. Il faudra que je passe voir les collections à Genève un de ces jours !

Pascal, merci également pour ces deux années de master SEP. J'espère que cette thèse fera honneur à votre enseignement de la cladistique.

Cette thèse n'aurait pas été possible sans mes deux encadrants, qui se sont alternés pour me motiver, me rassurer, me mettre des coups si nécessaire (mais toujours quand c'était justifié !). Merci aussi Cyril, pour les scripts, le tripatouillage de fichiers et le PMT à Concarneau dans une eau trop froide pour moi.

Merci aussi Olga pour les conseils et les séances de correction dans la Ménagerie.

Guillaume et Philippe, merci d'avoir cru en ce projet et en ma capacité de le réaliser. Cette thèse a eu lieu entre deux labos, presque deux mondes physiquement séparés par le Jardin des Plantes. C'est grâce à vous qu'elle a été possible.

Véronique, tu as presque failli être ma directrice ! Merci pour les discussions sur la phylogénie à toute heure de la journée.

Agnès, oui JE SAIS, PME. Il n'empêche que t'as toujours été disponible quand même, même dans les moments un peu désespérés. Donc merci. Vraiment.

Nalani, thanks for the hospitality in your office and the anatomical discussions. I promise, I'll learn C&S someday!

Bruno, merci de m'avoir permis d'aller charcuter un poisson-lune avec les anatomistes fous de Nantes.

Un grand merci au personnel du SSM, qui ne m'a jamais laissé tomber (alors que les manips et moi, bon...), et surtout à Régis, toujours dispo et sympa malgré ses rythmes de travail

incompatibles avec les limites biologiques de l'être humain (en tout cas, avec les miennes..). Mais n'oublions pas Delphine, Céline, Josie, Benoît et tous les autres !

Vous avez été mes collègues et surtout mes potes pendant mes errements au labo de paléontologie alors je vous remercie tout particulièrement :

Eli, pourquoi t'es parti aussi loin ? Tu me manques déjà ! Ninon, on l'a fait t'as vu, on a fini nos thèses ! Promis, on mangera ensemble plus souvent... Pierre... après tous ces plans sur la comète on n'a toujours pas publié ensemble !? Malcolm, trouveras-tu encore des nouvelles idées de GIF jusqu'à ma soutenance ? Charlie, tout est tellement plus joyeux depuis que t'es là ! Maxime, courage t'as bientôt fini ! Et merci pour m'avoir rappelé que comparé à toi, je n'avais aucune excuse pour ne pas observer de caractères sur mes bestioles !

Il y a aussi tous les autres gens du labo : Vincent et Claire (bientôt, promis je ne serai plus là pour faire du bruit dans le bureau), Damien (auteur mondialement connu de la Symphonie Paléozoïque, le paléohistologiste métalleux le plus cool du monde !!!), Fabrice (le pape de PAUP), Seb Steyer (pour les bonnes marrades sur le terrain), Sandrine et Alan (alors, bientôt un petit nouveau dans la famille ?), Nathalie (équipe 3 représente), Ronan (dont le rire tonitruant rythme la vie du couloir d'en bas), Bastien (et Flavie !), Florent, Philippe L., Lilian et Renaud pour m'avoir donné un coup de main à plusieurs reprises, et tous les jeunes et moins jeunes du labo : Jorge (le plus espagnol des allemands. Ou l'inverse ?), Jérémie, Denis, Claire, Arnaud, François, Séverin, Guillaume B., Olivier, Romain T., Colas, Laure, Bernard (le plus fringant de tous).

Un merci spécial à Gaël, pour m'avoir lancé (plouf) dans la paléontologie des vertébrés non-tétrapodes.

Et surtout à Angelina et toute l'équipe admin qui m'a rendu les choses plus faciles : Mélinée, Suzy, Eric et Nacer pour ISYEB.

Il y a du monde à remercier de l'autre côté du jardin aussi : Gaël D. (pour m'avoir appris à différencier un brochet aquitain), Marion, Damien H., Perrine, Laetitia, Mélina, Corentin (c'est ça, marre-toi, on t'y verra quand t'y seras) et le kookaburra de la Ménagerie.

Les gens d'ISYEB : Jérôme (esprit Muséum !), Nicolas (pour avoir plongé avec moi... dans BEAST bien sûr !), Jean-Yves (pour m'avoir promené sur le terrain), René (toujours pas convaincu par les Gadiformes-Zeiformes ?) et Marc (le petit nouveau).

Merci à François Meunier, pour son enthousiasme communicatif, et à Philippe Béarez pour m'avoir prêté pleins de nonos. Merci aussi à Samuel Iglésias, Patrice Pruvost, Zora, Mélyne et Guy Duhamel pour m'avoir fourni des spécimens.

Et puis toute la fine équipe du BDEM : Fabien, Lauriane, Camille, etc. C'était bien rigolo toutes ces soirées !

Une petite pensée pour ceux qui sont loin : des bises à Marion C. et plein de *beijos* à Camila et à Paulo et Diogo également.

Je remercie aussi Timarcha, et en particulier les naturalistes émérites Catherine et Romain.

C'est bon, on a réservé pour le Korrigan le 29 septembre au soi – j'espère que Soizic aura trouvé un bon nanar à regarder.

Je finis avec les membres de la confrérie, j'ai nommé les Francs-Taxons !

Nico (et une petite pensée pour les Micrognathozoa. SKÅL !!!)

Raphy (t'es mon demi-frère du coup ? Je sais plus...)

Lucie (tu gères la fougère !)

Lucas (tu me préviendras la prochaine fois que tu vas à une avant-première, hein ?)

Laetitia (la reine des cookies)

Boris et Léo (les copains du master)

Mich-Mich (plus ponctuel que l'horloge du jardin avec ses SMS de verredredi), Dimitri (l'Attila des batailles de plâtre), Valentin (comme un soleil), Jérémy, Charles, Marc, Aurélie et tous les autres. Je vous aime, vous êtes vachement monophylétiques !

MaThilde, je t'aime aussi, et pas que parce que t'es vachement monophylétique.

Et puis ma sœur, ma mamie. Et mes parents : tout ça c'est quand même un peu de votre faute.

Table des matières

Chapitre 1 - Introduction	1
1.1 : Pourquoi la phylogénie ?	2
1.1.1 <i>Contradictions entre les données morphologiques et moléculaires</i>	4
1.2 : Pourquoi les téléostéens acanthomorphes ?	7
1.2.1 <i>Les téléostéens : un laboratoire de la cladistique</i>	7
1.2.2 <i>Que sont les acanthomorphes ?</i>	9
1.2.3 <i>La connaissance de la phylogénie des acanthomorphes</i>	10
1.2.4 <i>La place des fossiles dans la problématique</i>	17
1.2.5 <i>Pourquoi (ré)examiner la phylogénie des acanthomorphes ?</i>	18
1.3 : Objectif de la thèse : aboutir à une phylogénie synthétique de la base de l'arbre des acanthomorphes	19
1.3.1 <i>Les acanthomorphes sont-ils monophylétiques ?</i>	19
1.3.2 <i>Où se placent les Lampridiformes ?</i>	20
1.3.3 <i>Quelle est la composition des Paracanthopterygii ?</i>	20
1.3.4 <i>Quel rôle l'échantillonnage joue-t-il dans les différents résultats ?</i>	20
1.3.5 <i>Quel a été le tempo de l'évolution ancienne des acanthomorphes ?</i>	21
Chapitre 2 – Stratégies d'échantillonnage et d'intégration des données	22
2.1 : Importance de la stratégie d'échantillonnage taxonomique.....	23
2.2 : Taxons étudiés et couverture taxonomique	26
2.2.1 <i>Echantillonnage optimal</i>	26
2.2.2 <i>Présentation des grands clades échantillonnés</i>	28
2.2.3 <i>Difficultés limitant l'échantillonnage</i>	35
2.3 : Approche d'intégration des résultats.....	37
2.3.1 <i>Approche d'analyses simultanées</i>	37

2.3.2	<i>Approche d'analyses séparées</i>	38
2.3.3	<i>Approche adoptée dans le cadre de cette thèse</i>	40
Chapitre 3 – Analyse des jeux de données morphologiques		41
3.1	Jeux de données analysés – objectifs et intégration dans le projet	42
3.1.1	<i>Premier jeu de données analysé</i>	43
3.1.2	<i>Second jeu de données analysé</i>	44
3.1.3	<i>Nature des caractères utilisés</i>	45
3.2	Premier jeu de données – position phylogénétique des Lampridiformes	47
3.3	Second jeu de données – base de l'arbre des acanthomorphes	72
3.4	Apport des résultats en morphologie	115
3.4.1	<i>Position des clades énigmatiques</i>	115
3.4.2	<i>Corroboration de clades répétés par le moléculaire</i>	116
3.4.3	<i>Cas complexes</i>	116
3.4.4	<i>Position des taxons fossiles</i>	117
3.4.5	<i>Impact de l'échantillonnage</i>	117
Chapitre 4 – Analyse des jeux de données moléculaires		119
4.1	Etat des lieux et approche nouvelle	120
4.2	Acquisition de nouvelles données	123
4.2.1	<i>Marqueurs utilisés</i>	123
4.2.2	<i>Constitution de l'échantillonnage taxonomique</i>	127
4.2.3	<i>Extraction de l'ADN</i>	134
4.2.4	<i>Séquençage de l'ADN</i>	134
4.2.5	<i>Résultats de séquençage</i>	140
4.2.6	<i>Intérêts et limites de l'approche d'enrichissement ciblé</i>	141
4.3	Analyse des données existantes	144
4.3.1	<i>Objectifs</i>	144
4.3.2	<i>Echantillonnage</i>	145

4.3.3 Méthodes d'analyse	146
4.3.4 Résultats et discussion	154
Chapitre 5 - Synthèse des résultats, discussion.....	162
5.1 Approche de synthèse des résultats	163
5.1.1 Etude de la répétition des clades	163
5.1.2 Analyses sous contraintes du jeu de données morphologiques	164
5.2 Synthèse et discussion des résultats.....	166
5.2.1 Relations répétées	166
5.2.2 Cas de conflits entre les jeux de données.....	169
5.3 Proposition de phylogénie synthétique des acanthomorphes	172
5.4 Relecture du registre fossile et des débuts de l'évolution des acanthomorphes	178
5.4.1 Diversité des acanthomorphes au Crétacé	178
5.4.2 Âge des nœuds et proposition de points de calibration nouveaux	185
5.4.3 Tempo de la diversification des acanthomorphes	187
5.4.4 Quel est l'âge des acanthomorphes ?.....	188
Conclusion.....	191
Bibliographie.....	194
Annexe : autres travaux effectués pendant la thèse	218

Chapitre 1

-

Introduction

1.1 : Pourquoi la phylogénie ?

La publication de l'ouvrage de Willi Hennig en langue anglaise (Hennig, 1966) a introduit la Systématique Phylogénétique, ou cladistique, dans la biologie comparative et évolutive. La cladistique est une méthode qui permet, à partir d'une série d'observations anatomiques (les caractères) sur une série de taxons, de reconstituer leurs degrés de parenté relative. En d'autres termes, l'analyse cladistique des caractères d'un ensemble de taxons (au minimum trois) va permettre de déterminer lequel, parmi ces taxons, est le plus proche d'un autre.

L'arrivée de la méthode cladistique a abouti à une révolution conceptuelle en biologie, puisqu'elle permet de produire et soutenir – et ce, de façon standardisée et reproductible – une classification dite "phylogénétique", ou phylogénie. Une phylogénie exprime tout d'abord des degrés de parenté. Elle permet ensuite, entre autres choses, de fonder une classification des organismes qui ne tient compte que de ces parentés résultant de leur évolution, permettant aux systématiciens d'exaucer le souhait déjà formulé par Charles Darwin (1859) au chapitre XIII de son *Origine des Espèces*. Les seuls groupes retenus par une classification phylogénétique sont dits "monophylétiques", on parle également de "clades" : ils comportent l'ensemble des descendants d'un ancêtre commun.

Parmi les apports de la phylogénie à la biologie de l'évolution, citons :

- la classification du vivant qui devient objective et non arbitraire : un résultat phylogénétique (la topologie d'un arbre par exemple) pouvant être testé avec des données différentes de celles qui ont servi à produire ce résultat. Il peut alors être réfuté, ou corroboré. Il est reproductible sur la base des mêmes caractères, du même échantillonnage et des mêmes méthodes d'analyse.
- les événements biologiques présumés servant à soutenir les classifications (l'apparition d'un caractère morphologique, l'insertion d'une série de nucléotides dans une séquence d'acides nucléiques...) peuvent être soutenus (l'hypothèse d'homologie secondaire de l'état de caractère n'est pas rejetée ; de Pinna, 1991) ou réfutés (le caractère peut par exemple être apparu plusieurs fois – on parle d'homoplasie).
- la phylogénie fournit un temps relatif d'apparition des clades (un clade inclus dans un autre clade est nécessairement plus jeune que celui-ci), qui correspond également à un temps relatif d'apparition des caractères soutenant ces clades. Ce temps relatif peut être transformé en temps absolu entre autres grâce à l'inclusion de taxons fossiles dans les arbres et/ou à l'estimation des temps de divergence entre les séquences d'acides

nucléiques ou de protéines. Ainsi, la phylogénie permet de retracer dans le temps l'histoire évolutive du groupe biologique étudié.

Les conséquences de l'arrivée de la cladistique sur la zoologie et la paléontologie furent profondes et rapides : dès les années 1970 et 1980, les classifications de certains groupes comme les insectes ou les vertébrés furent remaniées en profondeur en suivant cette méthode. Ces études pionnières se reposaient essentiellement sur des caractères morphologiques. Suite à quelques études fondatrices qui remontent à la fin des années 1960 (Fitch & Margoliash, 1967), ce n'est qu'à partir des années 1980 et surtout 1990 que les données moléculaires (basées sur la comparaison des séquences d'ADN, d'ARN ou de protéines) ont été utilisées pour la reconstruction phylogénétique en tant que véritable programme de recherche ; elles se sont développées exponentiellement suite à la démocratisation de la méthode de PCR (*Polymerase Chain Reaction*, qui permet l'amplification en chaîne de l'ADN), introduisant la cladistique à une nouvelle génération de biologistes (Hillis, 2004).

Le succès considérable rencontré par la phylogénie moléculaire peut s'expliquer par différents facteurs (Hillis, 1987), dont notamment :

- la taille plus importante des jeux de données : avec les données moléculaires, chaque site nucléotidique aligné est potentiellement un caractère utilisable pour une analyse phylogénétique. Même si l'on ne tient pas compte de la proportion importante de sites non-informatifs (car invariants), en général les jeux de données moléculaires dépassent largement les dimensions de jeux de données morphologiques.
- l'universalité des séquences moléculaires : l'ADN, l'ARN et les protéines sont présents chez tous les êtres vivants et de nombreux marqueurs (par exemple, les gènes mitochondriaux) sont extrêmement conservés, permettant la constitution de jeux de données à spectre taxonomique très large (vertébrés, métazoaires, eucaryotes, vivant), chose très difficile, voire impossible avec la morphologie en raison de l'impossibilité de formuler des hypothèses d'homologie à très grande échelle.
- l'obtention concomitante de diverses informations : outre une information topologique (qui est plus proche de qui ?), les données moléculaires sont porteuses d'autres informations très utiles en biologie de l'évolution. Par exemple, le taux et la vitesse d'évolution des séquences peuvent être modélisés, ce qui autorise une datation des nœuds basés directement sur les séquences qui ont servi à reconstruire la topologie.

Du fait de ces avantages indéniables des données moléculaires, l'utilisation de la morphologie à des fins phylogénétiques a connu ce qui peut être perçu comme un déclin relatif, handicapée par la difficulté à former des morphologistes, le temps plus long de constitution des jeux de

données et les résultats nouveaux et spectaculaires apportés par les données moléculaires (voir ci-dessous) qui ensemble ont pu donner l'impression qu'elle était inadaptée voire dépassée (Scotland *et al.*, 2003).

1.1.1 Contradictions entre les données morphologiques et moléculaires

Très tôt, les résultats des analyses cladistiques de séquences moléculaires ont mis en évidence des congruences, mais aussi des contradictions avec les relations déjà proposées sur la base de la morphologie (Patterson, 1987; Patterson *et al.*, 1993; Meyer & Zardoya, 2003). Ces contradictions ont souvent été présentées sous un angle "spectaculaire" en raison de la nouveauté des résultats et des topologies parfois contre-intuitives qu'elles proposaient. Même si certains de ces résultats furent réfutés par la suite (Arnason *et al.*, 2004), la plupart ont été corroborés par les études moléculaires ultérieures, maintenant de fortes contradictions avec la morphologie.

Même en se limitant aux vertébrés, les exemples de telles contradictions abondent :

- phylogénie à grande échelle des mammifères placentaires (Springer *et al.*, 2004; Asher *et al.*, 2008) ;
- phylogénie à grande échelle des oiseaux (Livezey & Zusi, 2007; Hackett *et al.*, 2008; Mayr, 2011) ;
- phylogénie à grande échelle des squamates (Conrad, 2008; Vidal & Hedges, 2009; Wiens *et al.*, 2012) ;
- position des chéloniens au sein des amniotes (Laurin & Reisz, 1995; Crawford *et al.*, 2012) ;
- positions relatives des myxines, lamproies et gnathostomes (Janvier, 2008, 2010; Near, 2009; Heimberg *et al.*, 2010) ;
- au sein des actinoptérygiens : positions relatives des Ginglymodi, Halecostomi et Teleostei (Patterson, 1973; Inoue *et al.*, 2003; Cloutier & Arratia, 2004; Hurley *et al.*, 2007; Grande, 2010), position des Clupeomorpha et des Alepocephaliformes (Patterson & Rosen, 1977; Lecointre & Nelson, 1996; Lavoué *et al.*, 2008), phylogénie à grande échelle des Euteleostei (Rosen, 1973; Zaragüeta-Bagils *et al.*, 2002; López *et al.*, 2004; Campbell *et al.*, 2013b).

Quand une topologie unique n'est pas retrouvée, il est impossible de déterminer comment les caractères ont évolué et dans quelle séquence temporelle, ainsi qu'où se placent les fossiles.

Ces contradictions empêchent donc la phylogénie de jouer son rôle de méthode d'analyse de l'évolution.

Plusieurs approches ont été proposées pour discuter des contradictions entre la morphologie et le moléculaire :

- l'optimisation (ou "plaquage") des caractères morphologiques sur la topologie moléculaire. Cette méthode consiste à formuler des hypothèses d'homologie pour une série de caractères morphologiques, d'attribuer un état pour chaque caractère à chaque taxon de l'échantillonnage, puis de reconstituer l'évolution des caractères en utilisant une topologie obtenue à partir d'un autre jeu de données (le plus souvent, moléculaires). Cette reconstitution peut être effectuée simplement avec l'aide de la parcimonie (Grande *et al.*, 2013), ou de méthodes probabilistes plus complexes (Stewart *et al.*, 2014; Farina *et al.*, 2015). Cette méthode peut être utile en première approximation, pour avoir une idée du degré d'homoplasie d'un état de caractère par exemple. En revanche, elle ne peut pas remettre en cause la topologie moléculaire, ne met pas en congruence les caractères morphologiques entre eux et ne teste pas les hypothèses d'homologie primaire. Cette méthode contourne donc l'absence de consensus plutôt qu'elle ne permet d'en comprendre les causes ou de créer un consensus.
- la méthode du "*molecular scaffold*" (Springer *et al.*, 2001; Hermsen & Hendricks, 2008) consiste à analyser un jeu de données morphologique en contraignant la recherche des arbres avec une topologie moléculaire ("*scaffold*"). L'avantage de cette méthode sur la précédente est que tous les clades retrouvés dans l'arbre final ne sont pas nécessairement contraints. C'est le plus souvent le cas pour les taxons fossiles, qui vont alors se placer de façon optimale (en général suivant la parcimonie) dans l'arbre. Cette méthode est particulièrement adaptée aux cas où une topologie moléculaire est bien soutenue et systématiquement retrouvée. Elle peut alors permettre de mieux comprendre l'évolution des caractères (surtout si les fossiles sont inclus) et ceux-ci sont mis en congruence entre eux, il y a donc un test d'homologie secondaire. En revanche, comme la précédente, cette méthode ne propose pas de topologie alternative au moléculaire ; elle peut également ne pas être utilisable si les topologies moléculaires sont fortement contradictoires entre elles.
- les méthodes d'analyses simultanées (Nixon & Carpenter, 1996), qui impliquent la constitution d'une matrice incluant ensemble des données de différentes natures, pour chaque taxon. Une variante permet de combiner des matrices très hétérogènes de par

leurs échantillonnage en une "*supermatrix*" (de Queiroz & Gatesy, 2007). L'analyse simultanée est considérée par beaucoup comme la plus à même de maximiser la congruence des caractères (Kluge, 1989; Nixon & Carpenter, 1996) et elle a été utilisée à de nombreuses reprises en combinant moléculaire et morphologie – fossiles inclus (O'Leary *et al.*, 2013; Reeder *et al.*, 2015). La topologie résultant d'une telle analyse peut être différente de celle obtenue par chaque type de données seul. Elle peut donc proposer une alternative aux résultats moléculaires, si la morphologie présente un signal assez fort pour les contrebalancer. Cette approche présente néanmoins de potentiels inconvénients qui seront discutés plus loin (**chapitre 1.3**).

- l'analyse séparée des jeux de données. Dans ce cas de figure, des jeux de données moléculaires et morphologiques distincts sont constitués et analysés séparément. Les congruences et incongruences sont alors repérées. Cette méthode permet de détecter plus facilement les biais de chaque type de données et autorise la morphologie à proposer d'éventuelles hypothèses alternatives. C'est plutôt cette approche qui est adoptée par les ichtyologistes (Filleul & Lavoué, 2001; Arratia, 2010; Grande, 2010).

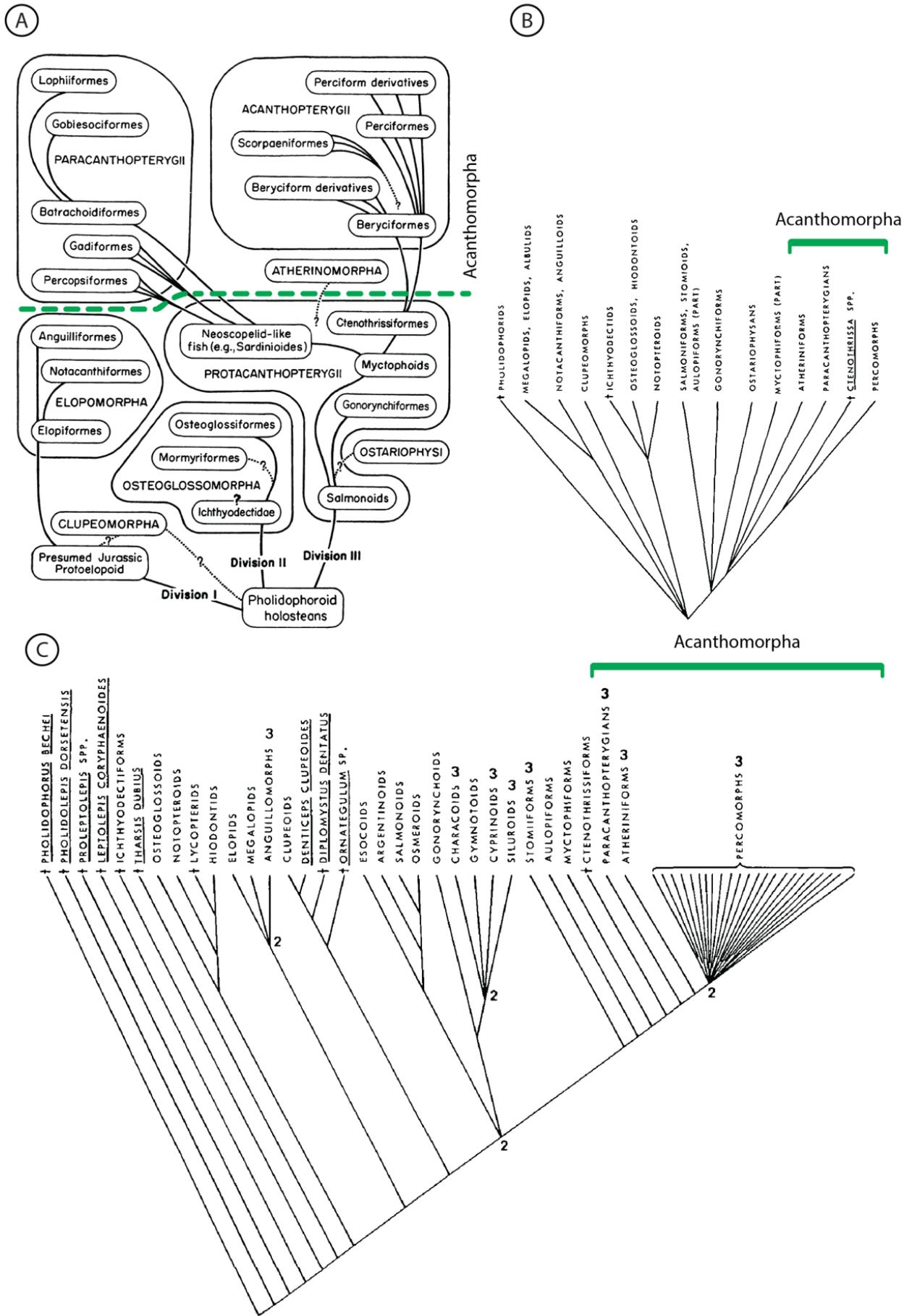
1.2 : Pourquoi les téléostéens acanthomorphes ?

1.2.1 Les téléostéens : un laboratoire de la cladistique

Rares sont les groupes chez lesquels l'impact de la cladistique sur les classifications s'est fait sentir aussi profondément et rapidement que chez les téléostéens. Avant la fin des années 1960, la systématique du groupe était très controversée et semblait très difficile, voire impossible à résoudre. Ainsi, comme l'écrivaient Bertin & Arambourg (1958) : "le groupe des téléostéens [...] est tellement polymorphe et polyphylétique qu'il ne sera peut-être jamais possible d'en réaliser une classification naturelle". Peu de groupements supra-familiaux faisaient consensus et la monophylie même du groupe était fortement remise en cause (de Pinna, 1996).

Cette carence reconnue dans la résolution phylogénétique des téléostéens, couplée à la disponibilité d'une grande quantité de caractères anatomiques et d'un registre fossile dense et bien préservé, en ont fait un terrain propice pour l'utilisation de nouvelles méthodes d'élucidation des relations de parenté. Dans les années 1960, des études pionnières ont commencé à proposer une classification à grande échelle des téléostéens qui reposait sur des caractères partagés exclusifs (Gosline, 1965, 1968; Greenwood *et al.*, 1966) – des études que l'on pourrait qualifier rétrospectivement de "pré-cladistes" (Fig. 1.2.1A-B). Puis, dans les années qui suivirent la parution de l'ouvrage de Hennig, les téléostéens devinrent l'un des premiers groupes pour lesquels la cladistique fut appliquée, sous l'impulsion notamment de Gareth Nelson, Donn Rosen et Colin Patterson. De nombreux travaux furent produits dans les années suivantes, posant les bases de la systématique phylogénétique téléostéenne (Nelson, 1969b, 1989; Rosen, 1982, 1985, 1973; Patterson & Rosen, 1977; Fink & Fink, 1981; Lauder & Liem, 1983; Grande, 1985; Johnson, 1992; Johnson & Patterson, 1996; Arratia, 1997).

Néanmoins, ces études identifièrent une région de l'arbre qui résistait en apparence aux tentatives de classification fine (Fig. 1.2.1C), à tel point qu'elle fut qualifiée de "*bush at the top*" (Nelson, 1989). Cette zone, qui regroupe les Paracanthopterygii (morues, baudroies...), Acanthopterygii (rascasses, perches...) et Atherinomorpha (athérines, poissons-volants...) de Greenwood *et al.* (1966), fut nommée Acanthomorpha (Rosen, 1973).



(page précédente) **Figure 1.2.1** : Résolution de l'arbre des téléostéens juste avant (A, B) et après l'arrivée de la cladistique (C). On constate l'irrésolution au niveau des acanthomorphes. A = figure tirée de Greenwood (1966) montrant la vision contemporaine de la classification des téléostéens; B = figure tirée de Rosen (1982), transcrivant la précédente sous la forme d'un dendrogramme; C = figure tirée de Rosen (1982) montrant la vision contemporaine de la phylogénie des téléostéens.

1.2.2 *Que sont les acanthomorphes ?*

La diversité des acanthomorphes ont tout d'abord été définis par Rosen (1973). Le terme "Acanthomorpha" fait référence à la "tendance" (déjà identifiée par Greenwood *et al.*) au développement d'épines sur les nageoires impaires (dorsales et anales) de ces animaux. Les épines sont des rayons osseux (lépidotriches) non-segmentés, non-bifurqués et impairs (les deux hémi-lépidotriches sont fusionnés médialement). Si cette caractéristique permet d'identifier facilement les acanthomorphes (même si beaucoup d'entre eux en sont dépourvus).

Les acanthomorphes comptent aujourd'hui entre 15000 et 17000 espèces décrites (Nelson, 2006), soit plus de la moitié des téléostéens vivants et près du tiers de la diversité totale des vertébrés (Fig. 1.2.2). Cette forte diversité taxonomique recouvre une disparité phénotypique remarquable. Comparons par exemple la morphologie générale d'un thon, d'un hippocampe, d'un flétan et d'un poisson porc-épic : tous ces acanthomorphes présentent des morphologies radicalement différentes, corrélées à des modes de vie tout aussi variés, depuis les superprédateurs océaniques pélagiques (thons, marlins...) jusqu'aux endoparasites (aurin). Cette disparité phénotypique et les morphologies très dérivées de certains taxons, ainsi que les nombreuses convergences sont les grands responsables de la difficulté à identifier les caractères partagés qui permettent d'identifier les clades en leur sein.

Principalement marins, les acanthomorphes constituent la majorité de la diversité et de la biomasse des vertébrés des océans du globe, principalement en milieu peu profond (dans les récifs coralliens, par exemple), bien qu'ils soient présents dans tous les milieux aquatiques, y compris les eaux douces (par exemples, les percidés, cichlidés, killies, guppies). Certaines adaptations morphologiques ou physiologiques uniques permettent à certains acanthomorphes de vivre temporairement hors de l'eau (périophthalme, gourami ...) ou encore dans les eaux glacées de l'Antarctique. Abondants partout, les acanthomorphes constituent une ressource importante considérable pour l'espèce humaine pour son alimentation (morue, thon, daurade...) ou en tant qu'organismes modèles (Chen *et al.*, 2004) en biologie de l'évolution (tétrodon, médaka, épinoche...).

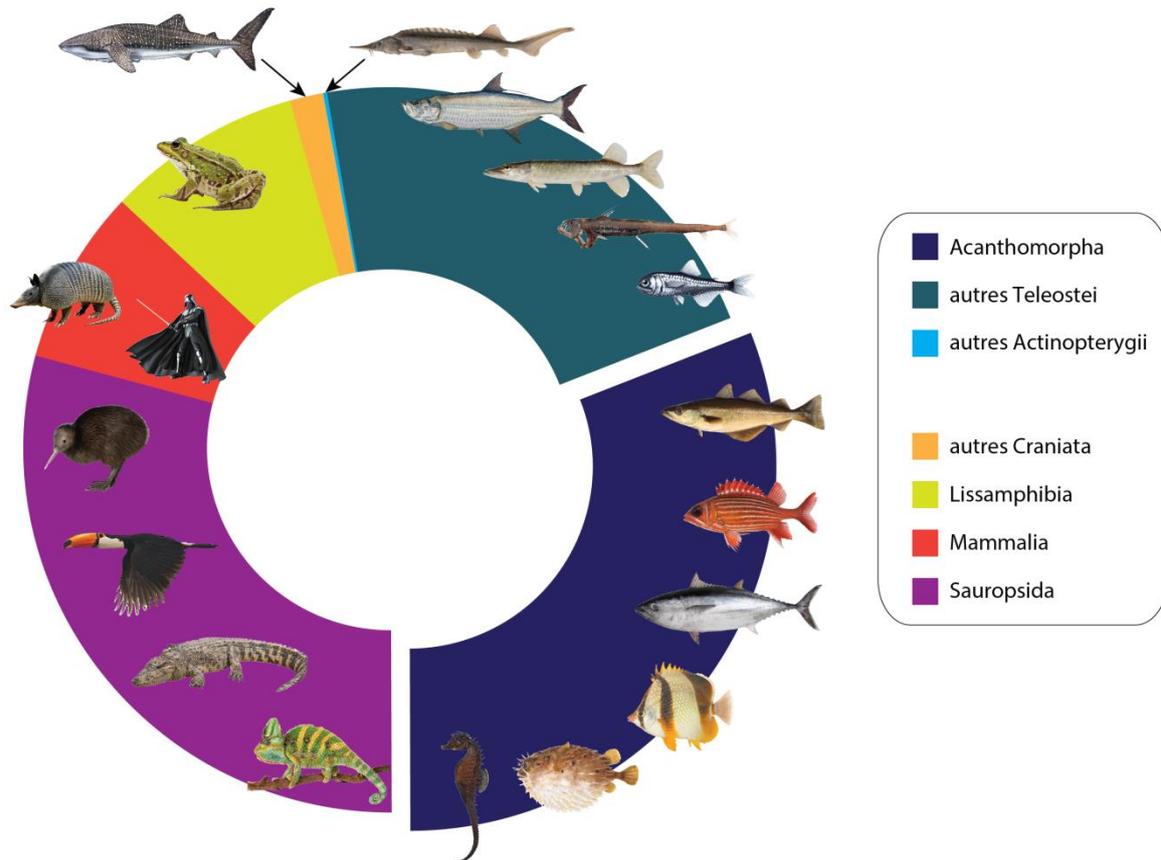


Figure 1.2.2 : Diversité spécifique des acanthomorphes, proportionnellement à l'ensemble des vertébrés.

1.2.3 La connaissance de la phylogénie des acanthomorphes

1.2.3.a Les acanthomorphes au sein des téléostéens

Dans les années 1970-1980, c'est d'abord la position des acanthomorphes au sein des téléostéens qui a été clarifiée (Fig. 1.2.3). L'étroite parenté des acanthomorphes, Aulopiformes et Myctophiformes, qui forment ensemble les Eurypterygii ; ainsi que le clade Acanthomorpha-Myctophiformes (les Ctenosquamata) sont retrouvés aussi bien par la morphologie (Rosen, 1973; Stiassny, 1986, 1996; Johnson, 1992) que par les données moléculaire (Kawaguchi *et al.*, 2001; Miya *et al.*, 2001; Broughton, 2010; Near *et al.*, 2012a, 2013; Betancur-R. *et al.*, 2013).

La classification à la base de l'arbre des Euteleostei ("Protacanthopterygii") est encore très discutée (Johnson & Patterson, 1996; Arratia, 1997; López *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2008, 2010b; Near *et al.*, 2012a; Betancur-R. *et al.*, 2013; Campbell *et al.*, 2013b) et la monophylie du clade Neoteleostei, qui inclut d'après la morphologie (Rosen, 1973) les Stomiiformes (poisson-vipère...), Ateleopodiformes, Aulopiformes (poissons-lézards...) et Myctophiformes

(poissons-lanternes...) est remise en cause par les études moléculaires récentes, qui ont tendance à regrouper Stomiiformes et Osmeriformes (éperlans...).

1.2.3.b Premières phylogénies des acanthomorphes, sur une base morphologique

L'immense diversité des acanthomorphes a longtemps été considérée comme un obstacle à la résolution de leur phylogénie, d'où leur surnom de "*bush at the top*" (Rosen, 1982; Nelson, 1989). Jusqu'à la fin des années 1980, leur classification se limitait principalement à une division en deux grands clades (Greenwood *et al.*, 1966; Lauder & Liem, 1983) : les Paracanthopterygii d'un côté, regroupant les Gadiformes (morues...), Ophidiiformes (donzelles...), Batrachoidiformes (poissons-crapauds), Lophiiformes (baudroies) et Percopsiformes (Rosen & Patterson, 1969; Patterson & Rosen, 1989) ; et les Acanthopterygii de l'autre, regroupant notamment les Zeiformes (saint-pierre...), Beryciformes (poissons-écureuils...), Polymixiiformes (poissons à barbe), Lampridiformes (opah, régalec...), Gasterosteiformes (épinoches, hippocampes...), Scorpaeniformes (rascasses...), Pleuronectiformes (poissons plats), Tetraodontiformes (poissons-coffres...) et Perciformes.

Par la suite, jusqu'au milieu des années 1990, quelques études morphologiques ont entrepris de clarifier la phylogénie à la base de l'arbre des acanthomorphes (ici, j'utiliserai "base de l'arbre" pour qualifier les premières dichotomies observées au sein du clade et/ou les taxons les plus inclusifs). Les Polymixiiformes, dont la position était très discutée (Rosen & Patterson, 1969; Gaudant, 1979) furent placés en groupe-frère des autres acanthomorphes (Stiassny, 1986). L'arrivée des premières analyses informatisées, basées sur des caractères de la nageoire pelvienne (Stiassny & Moore, 1992), puis de l'ensemble de la morphologie (Johnson & Patterson, 1993) ont apporté quelques modifications supplémentaires (Fig. 1.2.4) : les Lampridiformes placés en groupe-frère des autres acanthomorphes, avec à leur base les Polymixiiformes et les Paracanthopterygii, tandis que Zeiformes et Beryciformes sont à l'extérieur du grand ensemble des Percomorpha, au sein des Acanthopterygii. Les relations au sein des Percomorpha restent en revanche quasi-inconnues à l'époque de ces premières analyses.

Après la publication de ces analyses, quelques études morphologiques ont permis de discuter certains points de la phylogénie des acanthomorphes : la monophylie des Paracanthopterygii (Gill, 1996), la position des Zeiformes (Tyler *et al.*, 2003) ou encore la position des Lampridiformes et Polymixiiformes (Wu & Shen, 2004). Néanmoins, ces études ne proposaient pas d'analyse phylogénétique, ou alors elles ne présentaient pas une couverture

taxonomique suffisante pour remettre en cause de façon convaincante la topologie la plus communément admise (Fig. 1.2.4).

1.2.3.c Apports des données moléculaires

Directement tributaire de l'amélioration des méthodes de séquençage et de la baisse de leur coût, on peut constater une croissance constante depuis les premiers travaux sur la phylogénie moléculaire des téléostéens (Lê *et al.*, 1993; Lecointre *et al.*, 1993). A partir des années 2000, l'inclusion de toujours plus de taxons dans les analyses a permis d'atteindre puis de dépasser la couverture des études anatomiques de la décennie précédente.

Les pratiquants de la systématique moléculaire s'emparèrent alors de la question de la phylogénie des acanthomorphes, avec comme objectif d'aboutir à une meilleure résolution que celle qui était permise par les précédentes études morphologiques. Cette entreprise fut couronnée de succès, et un gain considérable de résolution, en particulier au sein des Percomorpha, fut obtenu. L'autre grand résultat de ces travaux fut la remise en question de la majeure partie des grands clades identifiés par les morphologistes (Fig. 1.2.5) et ce, quels que soient les marqueurs utilisés : mitochondriaux (Miya *et al.*, 2001, 2003, 2005; Broughton, 2010) ou nucléaires (Chen *et al.*, 2003; Dettai & Lecointre, 2005, 2008; Li *et al.*, 2007, 2008, 2009; Faircloth *et al.*, 2013).

Ainsi, la monophylie des Paracanthopterygii n'est jamais retrouvée en phylogénie moléculaire : les Gadiformes se retrouvent groupés avec les Zeiformes (Wiley *et al.*, 2000; Miya *et al.*, 2001, 2003, 2005; Chen *et al.*, 2003; Dettai & Lecointre, 2004, 2005; Li *et al.*, 2009; Broughton, 2010) ; les Ophidiiformes et Batrachoidiformes sont à la base des Percomorpha (Miya *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2008, 2009; Broughton, 2010) ; les Lophiiformes sont au sein des Percomorpha, proches des Tetraodontiformes (Miya *et al.*, 2003; Holcroft, 2004; Dettai & Lecointre, 2005; Yamanoue *et al.*, 2007; Holcroft & Wiley, 2008; Li *et al.*, 2008, 2009).

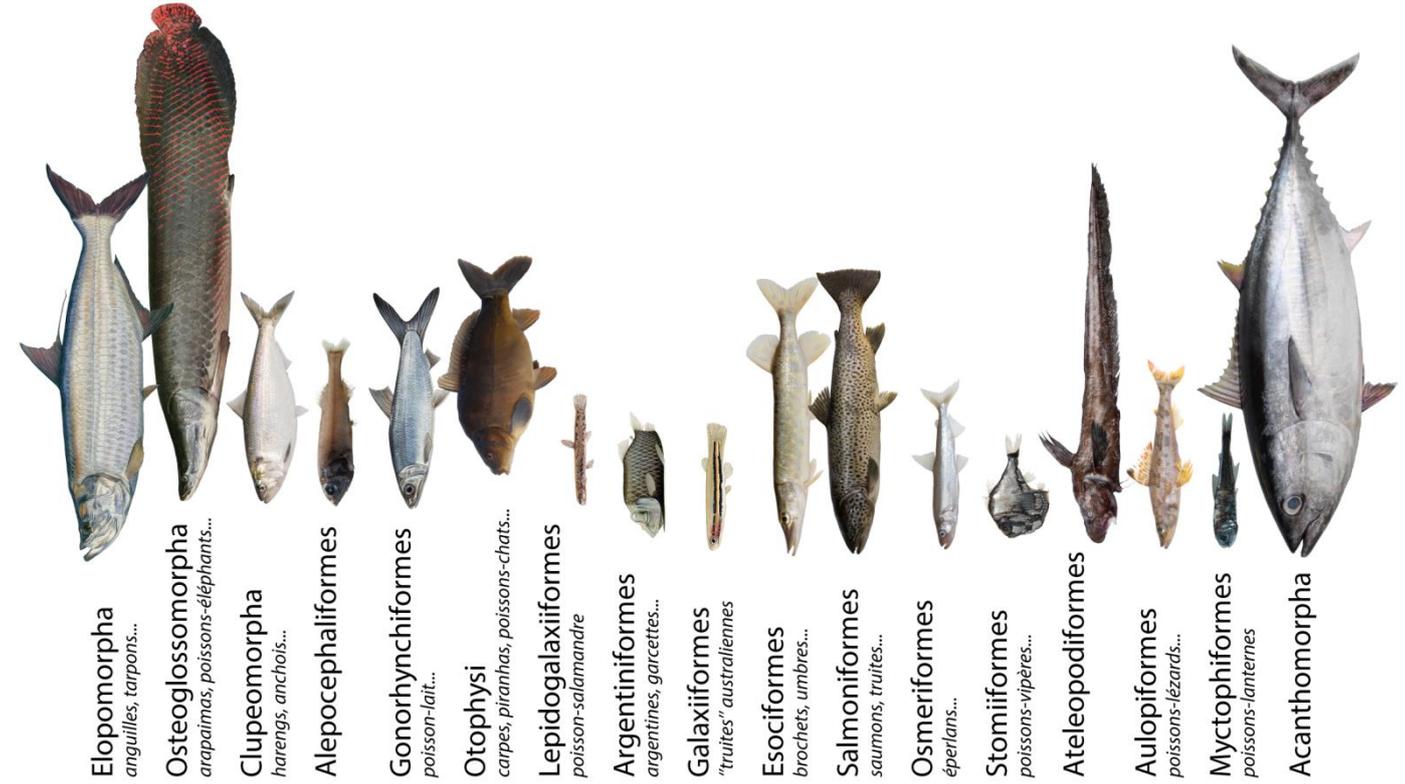
Les ensembles de percomorphes traditionnellement définis se retrouvent complètement éclatés. C'est par exemple le cas des Scorpaeniformes qui sont répartis dans différents clades au sein d'un groupe plus large comprenant les Serranidae (mérus...), les Gasterosteidae (épinoches), les Percidae (perches) et les Notothenioidei ("poissons des glaces" antarctiques) notamment (Dettai & Lecointre, 2004; Smith & Wheeler, 2004; Smith & Craig, 2007; Lautrédou *et al.*, 2013). Les Perciformes, quant à eux, déjà connus et reconnus comme un taxon "fourre-tout" (Johnson, 1984) sont logiquement trouvés éparpillés dans différents clades percomorphes (Smith & Wheeler, 2006; Smith & Craig, 2007; Setiamarga *et*

al., 2008; Kawahara *et al.*, 2008; Thacker, 2009; Yagishita *et al.*, 2009; Li *et al.*, 2010a; Wainwright *et al.*, 2012; Near *et al.*, 2012b, 2015; Campbell *et al.*, 2013a; Lautrédou *et al.*, 2013; Miya *et al.*, 2013; Betancur-R. & Ortí, 2014; Song *et al.*, 2014; Lavoué *et al.*, 2014; Eytan *et al.*, 2015).

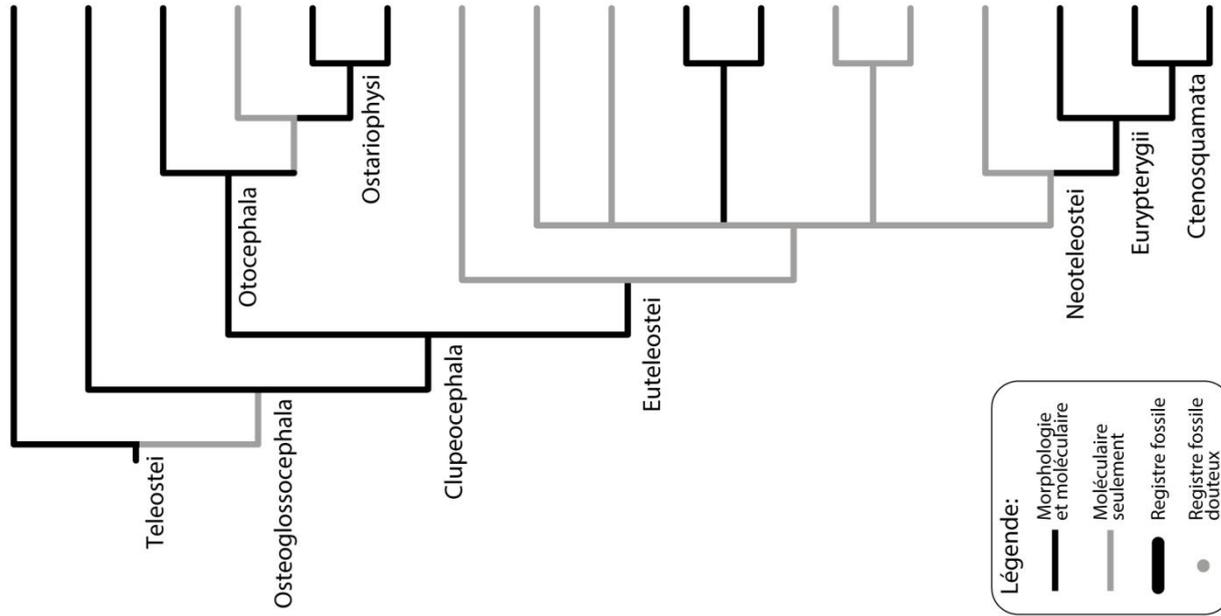
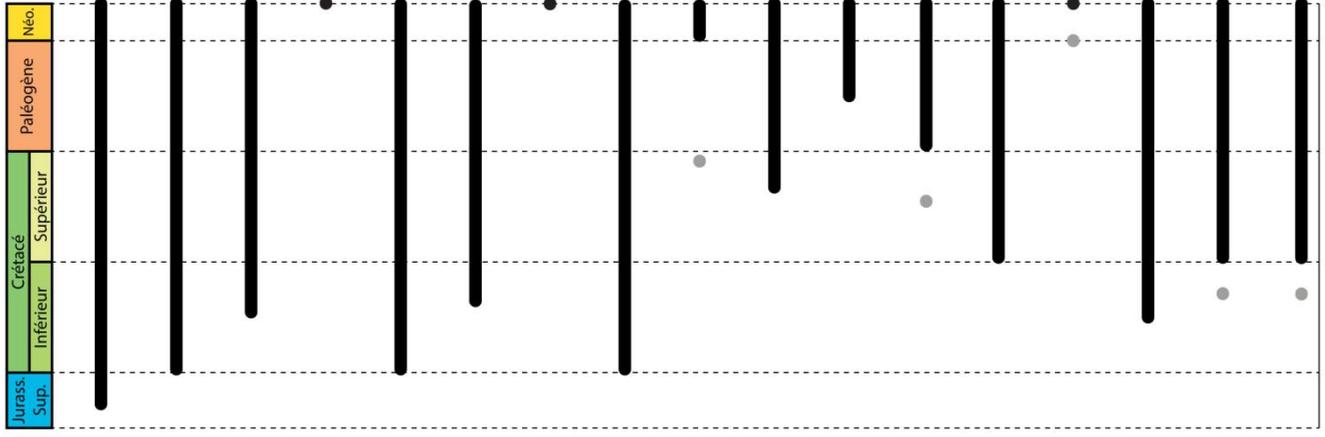
Ces divers résultats ont été à nouveau corroborés par des études récentes combinant un échantillonnage taxonomique à grande échelle et très complet avec un grand nombre de marqueurs nucléaires (Near *et al.*, 2012a, 2013; Betancur-R. *et al.*, 2013). Les études moléculaires successives ont donc tiré les grands traits d'une classification nouvelle et plus consensuelle des acanthomorphes (Fig. 1.2.5), proposant notamment un certain nombre de grands clades bien soutenus au sein des percomorphes. Paradoxalement, le consensus de l'ensemble des topologies moléculaires aboutit à une large irrésolution à la base de l'arbre (Fig. 1.2.5). Il semble donc que la base du "*bush at the top*" résiste encore et toujours aux phylogénéticiens.

En fait, les seules relations répétées sont la monophylie des Euacanthopterygii (Beryciformes + Percomorpha) et le clade Gadiformes + Zeiformes. Tous les autres taxons (Lampridiformes, Polymixiiformes, Percopsiformes) ont des positions différentes d'une étude à l'autre. Les résultats issus de l'analyse des gènes mitochondriaux remettent même en cause la monophylie des acanthomorphes, en plaçant les Lampridiformes groupe-frère des Myctophiformes (Colgan *et al.*, 2000; Miya *et al.*, 2001, 2003, 2005; Simmons & Miya, 2004; Poulsen *et al.*, 2013). Des études récentes, centrées spécifiquement sur la base de l'arbre des acanthomorphes, n'ont pas résolu le problème. Au contraire, elles soutiennent des topologies alternatives supplémentaires (Grande *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2014).

(page suivante) **Figure 1.2.3** : Place des acanthomorphes dans la phylogénie des téléostéens, d'après les données morphologiques et moléculaires (Rosen, 1973, 1985; Johnson, 1992; Stiassny, 1996; Johnson & Patterson, 1996; Lecointre & Nelson, 1996; Miya *et al.*, 2001, 2003; Ishiguro *et al.*, 2003; López *et al.*, 2004; Lavoué *et al.*, 2008; Broughton, 2010; Lecointre, 2010; Near *et al.*, 2012a; Betancur-R. *et al.*, 2013; Campbell *et al.*, 2013b).



Elopomorpha
anguilles, tarpons...
Osteoglossomorpha
arapaimas, poissons-éléphants...
Clupeomorpha
harengs, anchois...
Alepocephaliformes
Gonorynchiformes
poisson-lait...
Otophysi
carpes, piranhas, poissons-chats...
Lepidogalaxiiformes
poisson-salamandre
Argentiniformes
argentines, garcettes...
Galaxiiformes
"truites" australiennes
Esociformes
brochets, umbres...
Salmoniformes
saumons, truites...
Osmeriformes
éperlans...
Stomiiformes
poissons-vipères...
Ateleopodiformes
Aulopiformes
poissons-lézards...
Myctophiformes
poissons-lanternes
Acanthomorpha



Légende:

- Morphologie et moléculaire
- Moléculaire seulement
- Registre fossile
- Registre fossile douteux

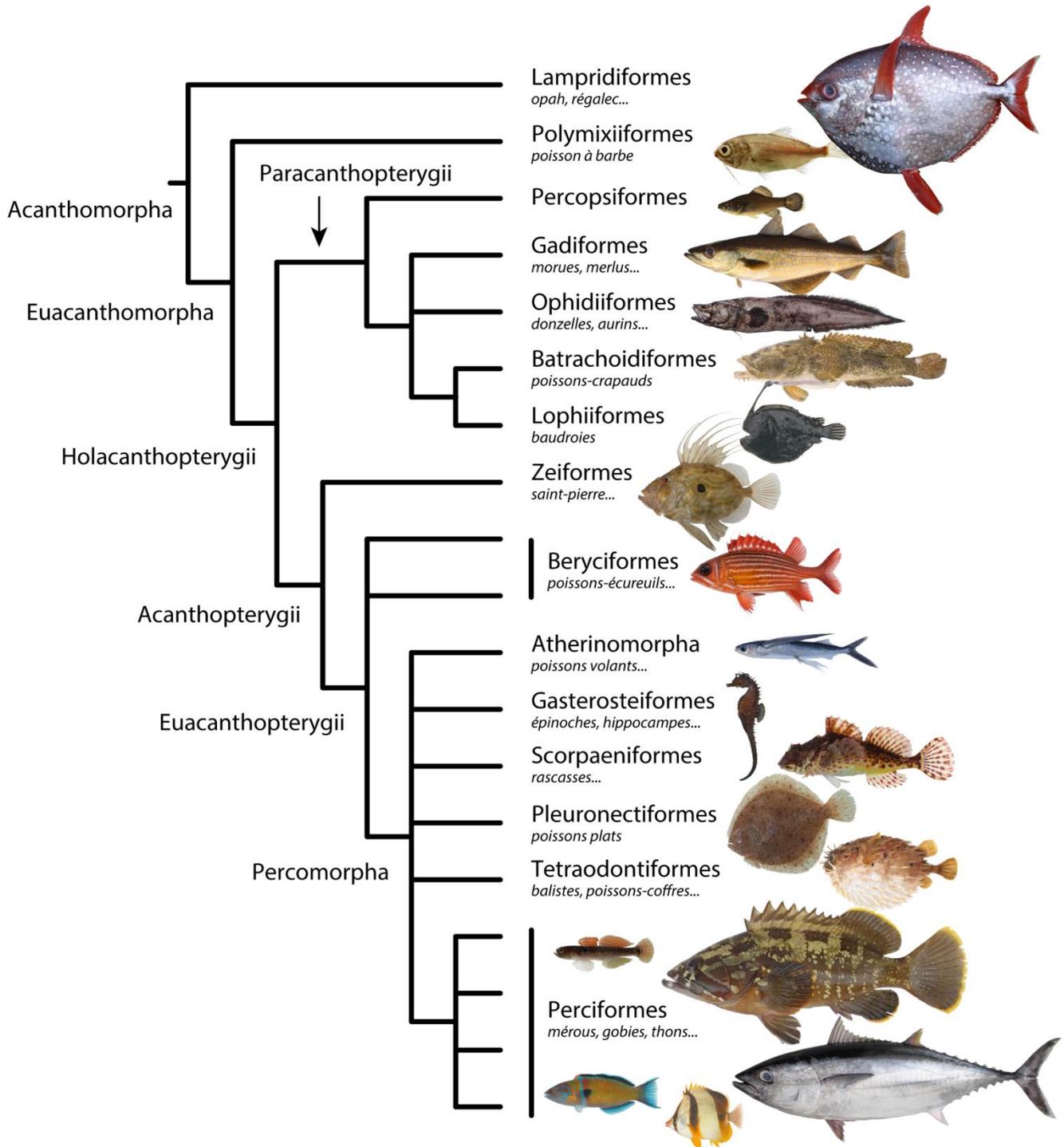


Figure 1.2.4 : Phylogénie des acanthomorphes d'après les données morphologiques (Lauder & Liem, 1983; Patterson & Rosen, 1989; Stiassny & Moore, 1992; Johnson, 1993; Johnson & Patterson, 1993; Olney *et al.*, 1993; Parenti, 1993).

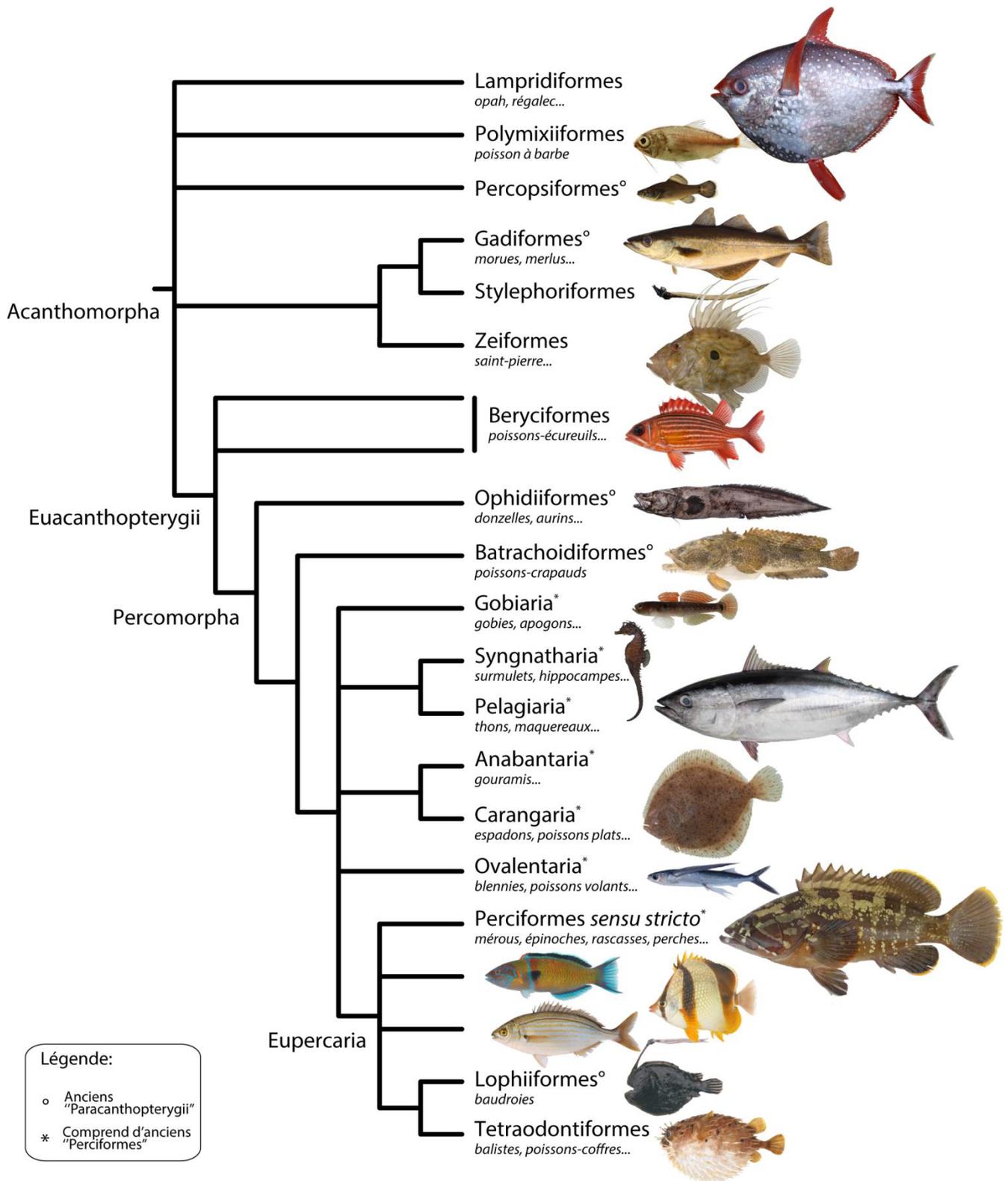


Figure 1.2.5 : Phylogénie des acanthomorphes d'après les données moléculaires (Miya *et al.*, 2005, 2001, 2003; Chen *et al.*, 2003, 2014; Dettä & Lecointre, 2005; Smith & Craig, 2007; Li *et al.*, 2008, 2009; Broughton, 2010; Near *et al.*, 2012a, 2013; Betancur-R. *et al.*, 2013; Grande *et al.*, 2013).

1.2.4 La place des fossiles dans la problématique

1.2.4.a Registre fossile des acanthomorphes

Les acanthomorphes ont un registre fossile qui débute au Crétacé supérieur (Fig. 1.2.3), plus précisément au Cénomaniens (100 – 93 Ma). Aucun reste convaincant d'acanthomorphe n'a été retrouvé dans des gisements plus anciens (Patterson, 1993a).

Au Crétacé supérieur, les acanthomorphes sont présents dans tous les gisements marins connus, distribués sur les bordures de la Téthys et de ses dépendances. La diversité est relativement faible et on estime qu'ils constituent environ un tiers des taxons de téléostéens retrouvés, comme par exemple dans les gisements bien étudiés du Liban (Gayet, 1980a) et de l'*English Chalk* (Patterson, 1964). Les taxons connus au Crétacé supérieur ont été soit assignés à des groupes émergeant à la base de l'arbre (Polymixiiformes, Beryciformes, "Paracanthopterygii" et potentiellement Lampridiformes), soit placés en *incertae sedis*.

La crise d'extinction de masse de la limite Crétacé-Paléogène (66 Ma) a peu affecté les acanthomorphes (Cavin, 2001a; Friedman, 2009). En revanche, peu après la crise, leur diversité relative aux autres téléostéens marins a explosé, que ce soit en terme de proportion dans les gisements (Patterson, 1993a) ou de disparité morphologique (Friedman, 2010). Au milieu de l'Eocène, 15 millions d'années après la crise, les acanthomorphes représentent alors 80% des téléostéens marins, soit la même proportion qu'à l'heure actuelle. Leur diversité phylogénétique est elle aussi semblable à l'actuelle avec la prépondérance notable des percomorphes.

Cela suggère que l'évolution des acanthomorphes a eu lieu au moins en deux temps. Une première phase de diversification, au plus tard au tout début du Crétacé supérieur (Cénomaniens), voit la mise en place des dichotomies majeures visibles à la base de l'arbre actuel. La seconde, après la crise Crétacé-Paléogène, voit la diversification des grands clades, notamment des percomorphes.

1.2.4.b Résolution des relations à la base de l'arbre par le registre fossile

De multiples études empiriques ont montré l'impact positif de l'inclusion des données fossiles sur la reconstruction phylogénétique (Gauthier *et al.*, 1988; Donoghue *et al.*, 1989; Cobbett *et al.*, 2007; Grande, 2010; Legg *et al.*, 2013). L'hypothèse couramment avancée pour expliquer cet impact est que les fossiles présentent des combinaisons de caractères éteintes dans la nature actuelle. Ces combinaisons de caractères permettent de faire le tri entre les caractères

partagés du fait d'une ascendance commune, et les caractères partagés du fait d'évolution convergente. Les fossiles sont donc particulièrement informatifs dans les cas où :

- ils sont assez anciens pour avoir conservé ces morphologies éteintes ;
- les taxons actuels ont des morphologies très divergentes qui "brouillent" le signal historique contenu dans les caractères.

Dans le cas des acanthomorphes, les taxons actuels sont en effet très divergeants ; et les plus anciens fossiles connus présentent une préservation exceptionnelle qui facilite la recherche et la comparaison de caractères. Pourtant, les fossiles n'ont joué qu'un rôle limité dans la résolution des relations de parenté du groupe. Certaines des plus anciennes études sur l'évolution des acanthomorphes faisaient la part belle aux fossiles (Patterson, 1964), mais leur rôle s'est réduit par la suite et ils étaient complètement absents des premières matrices de caractères morphologiques (Stiassny & Moore, 1992; Johnson & Patterson, 1993). Les rares études ultérieures incluant des fossiles avaient pour objectif principal d'évaluer leur relation par rapport aux actuels, sans que la phylogénie de ces derniers ne soit nécessairement testée (Otero & Gayet, 1996; Murray & Wilson, 1999; Tyler & Santini, 2005).

1.2.5 Pourquoi (ré)examiner la phylogénie des acanthomorphes ?

Au vu des problématiques détaillées dans le présent chapitre, les acanthomorphes présentent plusieurs intérêts justifiant un (ré)examen détaillé de leur phylogénie :

- ils constituent un pan important et encore mal connu de la phylogénie des vertébrés ;
- le registre fossile est informatif, avec des taxons faciles à identifier comme des acanthomorphes (grâce à leurs épines) et une diversité ancienne couvrant la base de leur arbre phylogénétique l'arbre actuel ;
- la résolution de la phylogénie pourrait permettre de mieux comprendre la structure et le tempo d'un cas spectaculaire de radiation évolutive ;
- les incongruences entre les topologies morphologiques et moléculaires sont importantes, suggérant qu'un réexamen des données anatomiques, moléculaires, ou des deux, est nécessaire ;
- les études précédentes ont identifié une grande quantité de caractères morphologiques utilisables à des fins phylogénétiques.

1.3 : Objectif de la thèse : aboutir à une phylogénie synthétique de la base de l'arbre des acanthomorphes

Comme nous l'avons vu précédemment, une hypothèse phylogénétique solide et corroborée par l'ensemble des données est un prérequis pour répondre à nombre de questions en biologie de l'évolution. Le manque d'une phylogénie synthétique se ressent particulièrement dans le cas des téléostéens acanthomorphes, un groupe d'une importance considérable au sein des vertébrés.

La base de l'arbre des acanthomorphes, une zone d'autant plus importante pour comprendre les premières étapes de leur évolution, ne dispose pas d'une phylogénie unique :

- une topologie morphologique est établie, mais n'a pas été testée ultérieurement (Fig. 1.2.4) ;
- les topologies moléculaires contredisent toutes la topologie morphologique (Fig. 1.2.5) ;
- les topologies moléculaires se contredisent fortement entre elles.

Mon objectif principal dans cette thèse est donc d'aboutir à une hypothèse phylogénétique qui permettra de réduire au maximum les contradictions existantes.

La construction et la discussion de cette phylogénie passent par la réponse à plusieurs questions fondamentales :

1.3.1 Les acanthomorphes sont-ils monophylétiques ?

La non-monophylie des acanthomorphes est soutenue par les données moléculaires issues de certaines analyses du génome mitochondrial complet.

Le taxon concerné est celui des Lampridiformes, qui sont alors groupés avec les Myctophiformes et les Ateleopodiformes (Miya *et al.*, 2001, 2003; Simmons & Miya, 2004) ou avec les Myctophiformes seuls (Colgan *et al.*, 2000; Miya *et al.*, 2005, 2007; Poulsen *et al.*, 2013). D'un autre côté, l'analyse de Broughton (2010), basée également sur le mitogénome, n'a retrouvé aucune de ces relations et soutient la monophylie des acanthomorphes. Une non-monophylie des acanthomorphes est retrouvée également par des analyses combinant des gènes nucléaires et quelques gènes mitochondriaux (Chen *et al.*, 2003, 2014). En revanche, aucune analyse basée uniquement sur des marqueurs nucléaires n'a soutenu un tel résultat.

Dans ce cas, il est probable que la nature des données utilisées (gènes mitochondriaux, gènes nucléaires, morphologie) conditionne fortement la monophylie. Cette hypothèse repose sur les observations suivantes :

- la topologie retrouvée quand les acanthomorphes ne sont pas monophylétiques est très variable d'une analyse à l'autre (Lampridiformes-Myctophiformes, avec ou sans les Ateleopodiformes, parfois avec d'autres acanthomorphes...), ce qui suggère que cette relation n'est pas liée à un signal historique mais plutôt à un biais propre à chaque jeu de données ;
- les données mitochondriales (ou leur combinaison avec des données nucléaires) sont les seules à retrouver la non-monophylie des acanthomorphes ; ce n'est jamais le cas avec des données nucléaires seules.

Déterminer quelle est l'influence des données utilisées sur la monophylie des acanthomorphes est donc un point qui reste à élucider.

1.3.2 Où se placent les Lampridiformes ?

Les Lampridiformes sont parfois exclus des acanthomorphes, avec les données moléculaires mitochondriales. Or, d'après la morphologie ils sont groupe-frère de tous les autres acanthomorphes. De surcroît, il s'agit du groupe dont la position est la plus instable d'une analyse moléculaire à l'autre. Résoudre la position des Lampridiformes avec suffisamment de fiabilité est donc un point clé pour obtenir une bonne compréhension de l'évolution des acanthomorphes et de leurs caractères.

1.3.3 Quelle est la composition des Paracanthopterygii ?

Le groupe des Paracanthopterygii tel que défini par la morphologie (Fig. 1.2.4 ; Patterson & Rosen, 1989) n'est jamais monophylétique avec les données moléculaires. Se pencher sur la position des taxons qui composent ce groupe est donc un point fondamental de la résolution de la phylogénie basale des acanthomorphes. L'échantillonnage taxonomique des différentes études joue un rôle clé dans la réponse à cette question, comme nous le verrons plus bas.

1.3.4 Quel rôle l'échantillonnage joue-t-il dans les différents résultats ?

L'échantillonnage (en taxons ou en caractères) est à la base de toute étude phylogénétique. Pourtant, il diffère fortement d'une étude à l'autre : composition en taxons changeante,

différents types de caractères utilisés et au sein d'un type de caractère, différents marqueurs en moléculaire par exemple.

Pour aboutir à un schéma phylogénétique consensuel, il est indispensable de comprendre l'influence de ces paramètres sur le résultat.

Différents jeux de données sont donc analysés séparément et leurs résultats sont comparés :

- des jeux de données utilisant des caractères morphologiques
- un jeu de données moléculaire constitué de marqueurs nucléaires
- les jeux de données mitochondriaux et nucléaires de diverses études précédentes.

La stratégie d'échantillonnage mise en place dans la thèse est discutée dans le détail dans le chapitre suivant.

1.3.5 Quel a été le tempo de l'évolution ancienne des acanthomorphes ?

Les premières étapes de l'évolution des acanthomorphes sont bien documentées dans le registre fossile, mais la structure et le tempo de la diversification ancienne du groupe sont mal connus en raison du manque de cadre phylogénétique stable.

Les jeux de données morphologiques de la thèse comprennent donc des taxons fossiles choisis spécifiquement sur la base de leur ancienneté et de leur large couverture potentielle de l'arbre – ainsi ils sont probablement informatifs, à la fois pour leur contribution à la résolution de la phylogénie elle-même et pour calibrer dans le temps cette phylogénie. L'âge de ces fossiles (Crétacé supérieur) interdit toute préservation d'acides nucléiques et ils ne pourront donc pas être inclus dans les jeux de données moléculaires.

Avec l'inclusion simultanée de données de séquences moléculaires et de données morphologiques provenant de taxons actuels et fossiles, cette thèse tire profit de tous les types de données exploitables à disposition pour résoudre des relations phylogénétiques.

Après la présentation détaillée de l'échantillonnage et de la stratégie utilisée pour intégrer les résultats (**chapitre 2**), je présenterai les approches et résultats des jeux de données morphologiques (**chapitre 3**) et moléculaires (**chapitre 4**). La dernière partie de la thèse intégrera l'ensemble des résultats et permettra d'établir si une topologie consensuelle est obtenue (**5.2, 5.3**) et comment elle permet de mieux comprendre les premières étapes de l'évolution des acanthomorphes (**5.4**).

Chapitre 2

-

Stratégies d'échantillonnage et d'intégration des données

La maman des poissons, elle a l'œil tout rond

On ne la voit jamais froncer les sourcils

Ses petits l'aiment bien, elle est bien gentille

Et moi je l'aime bien avec du citron –

Boby Lapointe, *La maman des poissons*, 1969

2.1 : Importance de la stratégie d'échantillonnage taxonomique

La matrice taxons-caractères fournit les contours et les données primaires de l'analyse phylogénétique. Il en découle qu'un arbre obtenu à l'issue d'une analyse ne peut être compris qu'en regard de l'échantillonnage taxonomique associé (Nabhan & Sarkar, 2012).

Ainsi, au sein d'un clade dont on veut analyser les relations phylogénétiques, il est crucial d'échantillonner sa diversité phylogénétique afin de limiter les biais qui lui sont liés, l'attraction des longues branches étant un des plus connus (Bergsten, 2005). Or, il peut être difficile d'avoir accès à tous les spécimens nécessaires et de nombreux auteurs ont dû composer avec les seuls taxons qu'ils avaient à disposition. Par conséquent, certains taxons qui pourraient potentiellement avoir un rôle-clé sont parfois absents. C'est le cas, par exemple, des Lampridiformes Veliferidae qui n'ont jamais été inclus dans les études moléculaires, à une exception près (Wiley *et al.*, 1998). Or, cette étude et les études anatomiques précédentes ont justement démontré que les Veliferidae étaient le groupe-frère de tous les autres Lampridiformes. Leur absence des jeux de données ultérieurs influe donc fortement sur la longueur de branche du clade Lampridiformes, – et potentiellement sur sa position phylogénétique.

D'autre part, un échantillonnage réduit peut interdire de retrouver certaines hypothèses phylogénétiques. Prenons l'exemple des Gadiformes et des Zeiformes. Jamais ces deux taxons n'ont été inclus ensemble dans une analyse de caractères morphologiques : seuls les Zeiformes (Johnson & Patterson, 1993; Tyler *et al.*, 2003) ou seuls les Gadiformes (Murray & Wilson, 1999) étaient inclus. A l'inverse, les deux taxons ont été intégrés dans des analyses communes dès les premières études moléculaires (Wiley *et al.*, 2000; Miya *et al.*, 2001, 2003; Chen *et al.*, 2003) et un clade les regroupant fut systématiquement retrouvé. En l'absence d'une analyse conjointe des deux taxons dans la même matrice de caractères morphologiques, cette relation ne pouvait tout simplement pas être retrouvée !

Si l'on est conscient des enjeux de l'échantillonnage pour l'analyse phylogénétique, on doit aussi rappeler les contraintes et limites à prendre en compte. Premièrement, tout échantillonnage découle d'un équilibre entre ce que l'on devrait avoir pour traiter le problème de départ avec le maximum de fiabilité (échantillonnage optimal) et ce que l'on peut obtenir dans la pratique.

Deuxièmement, un échantillonnage en phylogénie dépend des hypothèses préalables desquelles on dispose à un moment donné. Avant que les premières études moléculaires ne

proposent un clade Gadiformes-Zeiformes, cette hypothèse n'avait pas été envisagée et les hypothèses s'en rapprochant (inclusion des Zeiformes parmi les Paracanthopterygii, par exemple) avaient été rejetées car présentant peu d'arguments en leur faveur, à commencer par le soutien d'une analyse phylogénétique (Gayet, 1980b).

Le cas des taxons fossiles met en exergue des problèmes similaires. Le registre fossile des acanthomorphes est relativement riche et de nombreux spécimens complets de différents groupes sont connus à différentes époques. Cependant, les analyses de caractères morphologiques couvrant largement l'ensemble de l'arbre se basent uniquement sur des taxons actuels (Stiassny & Moore, 1992; Johnson & Patterson, 1993). De leur côté, les rares analyses phylogénétiques qui incluent des acanthomorphes fossiles ont exploité un échantillonnage limité ne permettant pas de tester toutes les hypothèses concernant leurs liens avec les taxons actuels (Otero & Gayet, 1996; Murray & Wilson, 1999).

Un échantillonnage optimal doit donc inclure tous les taxons significatifs suivant les différentes hypothèses formulées, quel que soit le type de données qui les a produites. C'est cette approche, résumée dans la Figure 2.1.1, que j'ai adopté pour élaborer mon échantillonnage.

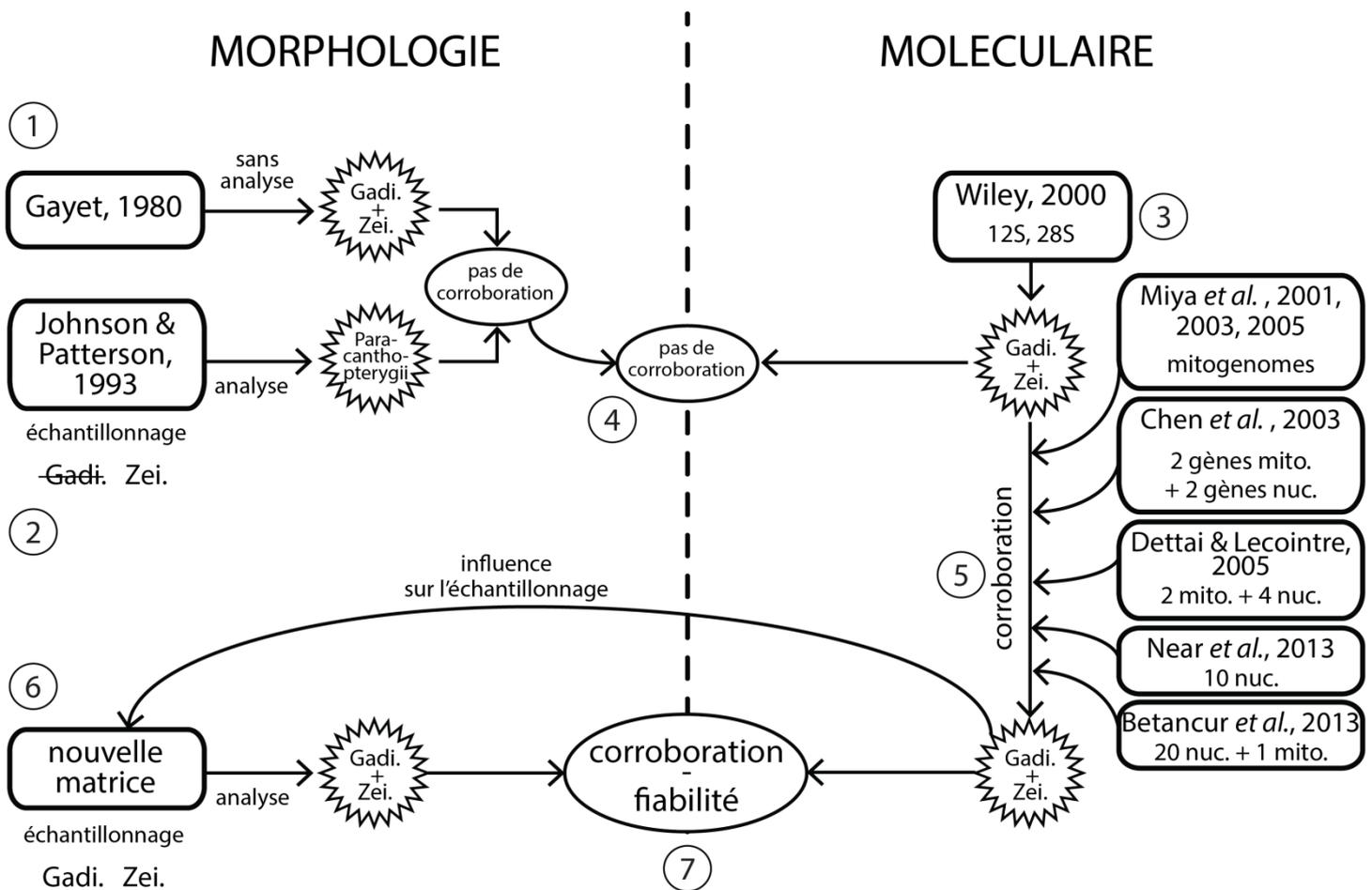


Figure 2.1.1 : Résumé de l'approche adoptée dans la présente thèse. Pour constituer un échantillonnage permettant la corroboration des clades, un dialogue entre les résultats issus de l'analyse de données différentes est nécessaire.

L'exemple qui est pris est celui des Gadiformes et Zeiformes. La parenté entre les deux clades a d'abord évaluée avec la morphologie. Elle a été proposée sur la base du partage de certains caractères, mais sans analyse pour la tester, cette hypothèse n'a pas été retenue par la communauté [1]. Plus tard, les premières analyses phylogénétiques se sont basées sur un échantillonnage insuffisant [2] qui partait du principe que la monophylie des Paracanthopterygii était avérée. Il n'y avait donc pas de corroboration entre les hypothèses morphologiques. L'hypothèse d'un clade Gadiformes-Zeiformes a été ressuscitée par les données moléculaires [3], mais en l'absence de consensus entre les hypothèses morphologiques, elle ne pouvait pas être corroborée par ces données [4]. Ce sont les études moléculaires ultérieures qui ont corroboré cette hypothèse en la trouvant de façon répétée [5], jusqu'à ce qu'elle apparaisse comme fiable. Dans le cadre de cette thèse, je teste cette hypothèse fiable (parmi d'autres) avec des données anatomiques indépendantes : l'échantillonnage de ma matrice de caractères morphologiques est alors influencé par l'hypothèse moléculaire [6]. S'il s'avère que cette hypothèse est également retrouvée par l'analyse des données anatomiques, alors ce clade sera corroboré par des données indépendantes supplémentaires, ce qui renforcera sa fiabilité [7].

2.2 : Taxons étudiés et couverture taxonomique

2.2.1 Echantillonnage optimal

Pour constituer un échantillonnage optimal, j'ai établi les critères permettant de rendre l'échantillonnage le plus représentatif possible pour répondre aux questions phylogénétiques posées dans mon travail de thèse :

- les acanthomorphes sont-ils monophylétiques ?
- les données morphologiques contredisent-elles les données moléculaires, même avec un échantillonnage représentatif ?
- quelles sont les relations entre les clades à la base de l'arbre, en particulier pour les taxons dont la position est énigmatique comme les Lampridiformes et les Polymixiiformes ?

2.2.1.a Taxons actuels dans les jeux de données morphologiques

Le critère principal était de rendre l'échantillonnage comparable avec celui des jeux de données moléculaires. Pour cela, j'ai considéré les grands clades répétés à la base des acanthomorphes dans les analyses moléculaires. La notion de "grand clade" est évidemment subjective, notamment si l'on se base sur les rangs taxonomiques et ces clades ne sont pas forcément définis par des critères biologiques. Mes "grands clades" ont donc été délimités comme suit : au sein des acanthomorphes, ce sont les clades les plus inclusifs dont la monophylie est toujours retrouvée d'une analyse moléculaire à l'autre, mais en tenant compte aussi des résultats des analyses morphologiques.

Dans la pratique, cette définition recoupe largement les taxons de rang ordinal (hors percomorphes) couramment acceptés dans la littérature, à quelques exceptions près. Les "grands clades" sont les suivants :

- Lampridiformes sans *Stylephorus* ;
- Polymixiiformes (*Polymixia*) ;
- Percopsiformes ;
- Gadiformes ;
- *Stylephorus* ;
- Zeiformes (l'ensemble Gadiformes + Zeiformes + *Stylephorus* est toujours monophylétique en moléculaire, mais j'ai choisi de les traiter séparément car cet ensemble n'a pas été obtenu avec les études anatomiques précédentes) ;

- Ophidiiformes ;
- Batrachoidiformes ;
- Beryciformes sans Holocentridae (cet ensemble inclut les taxons traditionnellement regroupés dans les "Stephanoberyciformes") ;
- Beryciformes Holocentridae ;
- restant des Percomorpha (leur monophylie n'est pas toujours strictement retrouvée, mais la question ne portant pas sur la diversité intra-percomorphes, je me suis contenté de ce niveau)

Au moins un représentant, le plus souvent deux, a été échantillonné pour chacun de ces "grands clades".

2.2.1.b Taxons fossiles dans les jeux de données morphologiques

J'ai échantillonné dans les mêmes "grands clades" que pour les groupes actuels, en choisissant les taxons fossiles appartenant à la première phase identifiée de diversification des acanthomorphes, soit datés du Crétacé supérieur. Au moins un représentant pour chacun des groupes a été échantillonné, ainsi que des *incertae sedis* dont la proche parenté avec certains clades a été suggérée à plusieurs reprises.

2.2.1.c Jeux de données moléculaires

La plupart des "grands clades" définis précédemment ont des représentants dans les analyses moléculaires existantes. L'enjeu se situe en fait au sein de ces clades, pour rendre l'échantillonnage plus représentatif de la diversité phylogénétique de chacun.

Pour refléter cette diversité, j'ai choisi le rang de la famille, malgré sa subjectivité, avec comme objectif de disposer d'au moins un représentant par famille (hormis pour les percomorphes). Pour établir la taxonomie au rang familial je me suis basé sur des listes publiées récemment (Nelson, 2006; Van der Laan *et al.*, 2014).

2.2.1.d Non-acanthomorphes étroitement apparentés

Toutes les analyses – morphologiques et moléculaires – s'accordent sur le fait que les plus proches parents actuels des acanthomorphes sont les Myctophiformes, les Aulopiformes et les Ateleopodiformes. Ces trois taxons sont donc présents en tant qu'extra-groupes dans tous les jeux de données. Pour les jeux de données morphologiques, un représentant pour chacun de ces groupes a été inclus – sauf les Ateleopodiformes, faute de spécimens disponibles. En outre, le fossile †*Ctenothrissa*, un Ctenosquamata fossile énigmatique, a été ajouté. Dans les

jeux de données moléculaires, l'extra-groupe est plus large, incluant également des Stomiiformes, Salmoniformes, Esociformes, Osmeriformes et Argentiniformes. J'ai utilisé un échantillonnage réduit pour ces quatre derniers taxons, mais pour les Stomiiformes, Ateleopodiformes, Aulopiformes et Myctophiformes j'ai adopté la même stratégie que pour la base des acanthomorphes en sélectionnant un représentant par famille actuelle.

2.2.2 Présentation des grands clades échantillonnés

2.2.2.a Lampridiformes

Les Lampridiformes étaient autrefois appelés Allotriognathi, en raison de leurs mâchoires très modifiées permettant une protrusion extrême. Ce sont des animaux pélagiques de haute mer et de grande taille, vivant en grandes profondeurs, à l'exception des Veliferidae qui sont benthopélagiques, néritiques et compressés latéralement. Les Lamprididae (opahs) sont également compressés latéralement, mais ce sont de grands prédateurs pélagiques chez lesquels une forme d'endothermie semblable à celle des mammifères a été mise en évidence (Wegner *et al.*, 2015). Les autres Lampridiformes sont regroupés au sein du clade des Taeniosomi : ils ont le corps extrêmement allongé et toujours aplati latéralement. Leurs nageoires dorsales sont très modifiées, atteignant le dessus du crâne et ils sont dépourvus de nageoire anale. Les Lophotidae et Radiicephalidae ont un sac à encre cloacal qui peut être utilisé pour dissuader les prédateurs (Honma *et al.*, 1999). Les Regalecidae (régalec ou "roi des harengs") peuvent atteindre une dizaine de mètres de long et sont probablement en partie à l'origine des observations de "serpent de mer" (Roberts, 2012).

Les phylogénies intra-Lampridiformes, ont livré des résultats similaires quel que soit le type de données utilisées (Olney *et al.*, 1993; Wiley *et al.*, 1998) : les Veliferidae sont groupe-frère de tous les autres Lampridiformes, puis les Lamprididae sont groupe-frère des Taeniosomi. En, revanche leur position au sein des acanthomorphes (ou hors des acanthomorphes ?) est très discutée, comme vu précédemment.

Stylephorus chordatus est un étrange acanthomorphe mésopélagique de petite taille. Il se caractérise par la protrusion extrême de ses mâchoires multipliant plus de trente fois le volume de la cavité buccale (Pietsch, 1978). Sa position au sein des acanthomorphes est débattue : il est classiquement inclus dans les Lampridiformes (Olney, 1984; Olney *et al.*, 1993), avec lesquels il partage la protrusion des mâchoires développée et le corps allongé. Or, les données moléculaires soutiennent systématiquement une position proche des Gadiformes (Miya *et al.*, 2007).

Diversité actuelle : six familles – Veliferidae, Lamprididae (opahs), Lophotidae (poissons-licornes), Radiicephalidae, Trachipteridae (trachiptères), Regalecidae (régalecs). Onze genres, environ 20 espèces

Famille incertae sedis traditionnellement rattachée aux Lampridiformes : Stylephoridae, un genre, une espèce.

2.2.2.b Polymixiiformes

Les Polymixiiformes (poissons à barbe), constitués de l'unique genre actuel *Polymixia*, sont caractérisés par leurs barbillons ventraux provenant de rayons branchiostèges modifiés. Ce sont des acanthomorphes mésopélagiques des océans tropicaux. La position de ce taxon est également très discutée : d'abord classé au sein des acanthoptérygiens béryciformes (Greenwood *et al.*, 1966), il a ensuite été placé près de la base des acanthomorphes (Stiassny, 1986; Johnson & Patterson, 1993) avec une position très variable d'une étude à l'autre (Wiley *et al.*, 2000; Miya *et al.*, 2003; Betancur-R. *et al.*, 2013; Near *et al.*, 2013).

Diversité actuelle : une famille – Polymixiidae. Un genre, 10 espèces.

2.2.2.c Percopsiformes

Les Percopsiformes sont inféodés aux eaux douces d'Amérique du Nord. Les Percopsidae sont les seuls acanthomorphes actuels à posséder une nageoire adipeuse, assez répandue chez les autres eutélostéens (Stewart *et al.*, 2014). Les Amblyopsidae vivent exclusivement dans les eaux souterraines et ont perdu leur vision et leur pigmentation – avant de les réacquérir plusieurs fois (Dillman *et al.*, 2011) – mais aussi leur audition, cas unique parmi les vertébrés (Niemiller *et al.*, 2013).

Les Percopsiformes font partie des Paracanthopterygii dans la plupart des définitions de ce groupe (Rosen & Patterson, 1969; Patterson & Rosen, 1989), mais leur proximité avec les Gadiformes n'est pas toujours soutenue par les analyses moléculaires (Li *et al.*, 2009; Near *et al.*, 2013).

Diversité actuelle : trois familles – Percopsidae, Aphredoderidae, Amblyopsidae. Sept genres, une dizaine d'espèces.

2.2.2.d Gadiformes

Les Gadiformes incluent des espèces familières comme la morue, le merlu, l'églefin ou encore la motelle. Ce sont des acanthomorphes marins (une espèce, la lotte de rivière, vit en eaux douces), pélagiques ou benthiques, rencontrés de la surface jusqu'à plus de 2000 mètres. La

plupart ont le corps allongé, peu ou pas d'épines et une nageoire dorsale subdivisée (en deux, parfois en trois).

La phylogénie intra-Gadiformes est très discutée quel que soit le type de données utilisées (Markle, 1989; Endo, 2002; Satoh *et al.*, 2006; Teletchea *et al.*, 2006; Roa-Varón & Ortí, 2009; Grand *et al.*, 2014) et aucun consensus ne semble se dégager. Les données moléculaires soutiennent leur proximité avec les Zeiformes systématiquement et sans ambiguïté, tandis que la relation avec les Ophidiiformes proposée par l'anatomie (Patterson & Rosen, 1989) n'a pas été réévaluée sur la base d'analyses phylogénétiques.

Diversité actuelle : huit familles – Bregmacerotidae, Eulichthyidae, Gadidae (morues, merlans, églefins, lieus, tacauds...), Lotidae (motelles, langues, lotte de rivière...), Macrouridae (grenadiers), Melanonidae, Merlucciidae (merlus), Moridae, Muraenolepididae, Phycidae (mostelles...). Les Lotidae et les Phycidae sont parfois considérées comme des sous-familles des Gadidae (Nelson, 2006). 75 genres, plus de 500 espèces.

2.2.2.e Ophidiiformes

Les Ophidiiformes se trouvent principalement en milieu marin profond, jusqu'à plus de 8000 mètres. Certaines espèces se trouvent néanmoins dans des systèmes de crevasses près de la surface, voire en eaux douces, tandis que certains Carapidae parasitent les cavités internes des holothuries, bivalves ou tuniciers (Leung, 2014). Les Ophidiiformes ont un corps allongé, des nageoires anales et dorsales jointives dépourvues d'épines et des pelviennes extrêmement réduites et situées sous le menton.

Ce groupe a été longtemps associé aux Gadiformes, en tant que sous-ordre ou comme groupe étroitement apparenté (Rosen & Patterson, 1969; Fraser, 1972; Patterson & Rosen, 1989). Néanmoins les données moléculaires soutiennent qu'il devrait être classé parmi les percomorphes (Miya *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2008).

Diversité actuelle : cinq familles – Aphyonidae, Bythitidae, Carapidae (aurins), Ophidiidae (donzelles), Parabrotulidae. 100 genres, environ 400 espèces.

2.2.2.f Batrachoidiformes

Les Batrachoidiformes, ou poissons-crapauds, sont des acanthomorphes benthiques marins côtiers (rarement d'eaux douces), aplatis dorso-ventralement. Les mâles produisent un chant très puissant (il peut être entendu hors de l'eau) à l'aide de muscles soniques localisés dans leur vessie natatoire (Kasumyan, 2008). La classification des Paracanthopterygii de Patterson

& Rosen (1989) les place en groupe-frère des Lophiiformes (baudroies). Elle a été remise en cause par les données moléculaires (Miya *et al.*, 2005).

Diversité actuelle : une famille – Batrachoididae (poissons-crapauds), 22 genres, 80 espèces.

2.2.2.g Zeiformes

Les Zeiformes sont strictement maris, tous benthopélagiques profonds et au corps aplati latéralement. Leurs épines dorsales et anales sont souvent très développées.

Les études morphologiques les ont placés parmi les Acanthopterygii, en groupe-frère de tous les autres (Johnson & Patterson, 1993) ou formant un clade avec les Tetraodontiformes notamment (Rosen, 1984; Tyler *et al.*, 2003; Tyler & Santini, 2005). Les études moléculaires soutiennent au contraire qu'ils sont proches des Gadiformes. La famille des Caproidae (sangliers de mer) a été exclue des Zeiformes par plusieurs études fondées tant sur la morphologie que sur les données moléculaire (Rosen, 1973, 1984; Johnson & Patterson, 1993; Tyler *et al.*, 2003).

Diversité actuelle : six familles – Cyttidae, Grammicolepididae, Oreosomatidae, Parazenidae, Zeidae (saint-pierre...), Zeniontidae. 16 genres, environ 30 espèces.

2.2.2.h Beryciformes

Les Beryciformes comprennent des taxons d'habitats profonds (ou plus superficiels, mais nocturnes), tous marins. Certains taxons abyssaux, comme les Cetomimidae, présentent un dimorphisme sexuel tellement marqué et des larves de morphologies tellement particulières que mâles, femelles et larves furent un temps classés dans des familles différentes (Johnson *et al.*, 2009).

La classification de ce groupe est très instable. Certains anatomistes ont soutenu sa paraphylie en excluant les taxons abyssaux regroupés dans les Stephanoberyciformes (Johnson & Patterson, 1993), ou encore en excluant les Holocentridae (Stiassny & Moore, 1992), mais ces hypothèses ont été contredites par d'autres analyses (Moore, 1993). Avec les données moléculaire, les Beryciformes sont tantôt monophylétiques (Miya *et al.*, 2005; Near *et al.*, 2013), tantôt paraphylétiques (Colgan *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2009; Betancur-R. *et al.*, 2013). La monophylie de cet ensemble est donc loin d'être démontrée. En revanche, la plupart des topologies s'accordent sur l'existence de deux sous-ensembles : les Holocentridae (poissons-écureuils...) d'un côté, et un clade comprenant les autres Beryciformes (anciens Stephanoberyciformes inclus) de l'autre.

Diversité actuelle : 14 familles – Anomalopidae, Anoplogastridae, Barbourisiidae, Berycidae (béryx), Cetomimidae, Diretmidae, Gibberichthyidae, Hispidoberyidae, Holocentridae (poissons-écureuils, poissons-soldats), Melamphaidae, Monocentridae (poissons-pommes de pin), Rondeletiidae, Stephanoberyidae, Trachichthyidae (hoplostèthes, empereurs). Environ 60 genres et 200 espèces.

2.2.2.i Percomorpha

La question principale de cette thèse porte sur la base de l'arbre des acanthomorphes et non sur la diversité des percomorphes. Couvrir l'immense diversité des Percomorpha (plus de 15000 espèces), aurait nécessité le traitement d'une quantité considérable de spécimens, ce qui n'était pas envisageable. J'ai donc considéré les percomorphes comme une zone non-résolue de la phylogénie et ai seulement inclus deux représentants du groupe dans le jeu de données morphologiques. Pour éviter les "branches longues" en morphologie, j'ai évité les taxons aux morphologies très dérivées comme les Xiphioidei, les Tetraodontiformes, les Pleuronectiformes, pour ne prendre que quelques exemples.

Pour les jeux de données moléculaires, prendre un représentant par famille aurait été difficile également. Une autre stratégie a donc dû être adoptée. Les études moléculaires ont identifié sept grands clades de percomorphes (outre les Ophidiiformes et les Batrachoidiformes), qui sont répétés d'une étude à l'autre (Chen *et al.*, 2003; Miya *et al.*, 2003, 2005; Dettai & Lecointre, 2005; Smith & Craig, 2007; Li *et al.*, 2009; Betancur-R. *et al.*, 2013; Near *et al.*, 2013). Ces sept grands clades ont récemment été inclus dans une classification standardisée des ostéichtyens (Betancur-R. *et al.*, 2014).

Les sept clades, tels que définis pas cette classification (Fig. 1.2.5) sont les suivants :

- Gobiaria : comprend les Apogonidae (apogons) et les Gobiidae (gobies) ;
- Syngnatharia : centré autour d'anciens "Gasterosteiformes" comme les Syngnathidae (hippocampes, syngnathes...) et les Aulostomidae (poissons-trompettes), mais incluant aussi d'anciens "Perciformes" (Callionymidae – dragonnets, Mullidae – rougets barbets...) et "Scorpaeniformes" (Dactylopteridae – grondins volants...);
- Pelagiaria : centré autour des Scombridae (thons, maquereaux...) et d'autres anciens "Perciformes" comme les Stromateidae (aileron argenté), les Trichiuridae (sabres) et les Centrolophidae (rouffes), qui ont tous un mode de vie strictement marin pélagique (Miya *et al.*, 2013) ;
- Anabantaria : regroupe les Synbranchiformes (anguilles épineuses), Channidae (têtes de serpent) et Anabantoidei (gouramis, combattants...);

- Carangaria : regroupe les Carangidae (carangues, sérioles, chinchards...), Xiphoidei (espadons, marlins...), Sphyraenidae (barracudas), Echeineidae (rémoras) et Pleuronectiformes (poissons plats comme la sole, le turbot, la plie...);
- Ovalentaria : regroupe les Cichlidae, Pomacentridae (demoiselles, poissons-clowns...), Blenniidae (blennies), Mugilidae (mulets) et la plupart des anciens Atherinomorpha (Cyprinodontiformes – killies, guppies, Beloniformes – médaka, poissons volants...);
- Eupercaria : regroupe tout le reste des percomorphes, dont les Labridae (labres, girelles...), Sparidae (daurades, sars...), Chaetodontidae (poissons-papillons), Acanthuridae (poissons chirurgiens), Caproidae (sangliers de mer), le clade formé par les Tetraodontiformes (balistes, poissons-coffres, poisson-lune...) et les Lophiiformes (baudroies), ainsi qu'un clade appelé Perciformes *sensu stricto* ou Serraniformes (Li *et al.*, 2009; Lautrédou *et al.*, 2013) incluant les Serranidae (mérours, serrans...), Scorpaenidae (rascasses), Cottidae (chabots), Percidae (perches, sandres...), Gasterosteidae (épinoches), Notothenioidei (poissons des glaces antarctiques)...

Au moins un représentant de chacun de ces grands clades a donc été inclus dans les jeux de données moléculaires.

2.2.2.j *Non-acanthomorphes*

Outre les acanthomorphes les Euteleostei incluent divers groupes (Fig. 1.2.3), dont les Salmoniformes (saumons, truites...), Esociformes (brochets et umbres), Galaxiiformes ("truites" australiennes), Argentiniformes (argentines...) et Osmeriformes (éperlans...). Au sein du clade Neoteleostei se trouvent les acanthomorphes et leurs plus proches parents : les Stomiiformes, Ateleopodiformes, Aulopiformes et Myctophiformes. Les phylogénies morphologiques et la plupart des phylogénies moléculaires retrouvent les Myctophiformes groupe-frère des acanthomorphes. La position des Aulopiformes et Ateleopodiformes est plus variable. Les données moléculaires excluent les Stomiiformes des Neoteleostei.

Les Stomiiformes sont des téléostéens strictement marins, pélagiques et profonds. La plupart présentent des organes bioluminescents pour attirer leurs proies.

Les Ateleopodiformes comprennent quelques espèces de téléostéens marins pélagiques profonds, de grande taille, dont le squelette est très peu ossifié.

Les Aulopiformes sont tous marins, mais leur écologie est diversifiée : la plupart sont abyssaux mais quelques espèces vivent à faible profondeur (poissons-lézards), certains sont

benthiques (poissons-lézards, poissons-trépieds...), d'autres sont pélagiques (lanciers, barracudines...).

Enfin, les Myctophiformes sont des téléostéens marins de petite taille, pélagiques profonds et présentent tous des organes bioluminescents sur les flancs et la partie ventrale.

Diversité des Stomiiformes : Diplophidae, Gonostomatidae, Phosichthyidae, Sternoptychidae (haches d'argent), Stomiidae (poissons-vipères, poissons-dragons...). Environ 50 genres et 400 espèces.

Diversité des Ateleopodiformes : Ateleopodidae (nez-mous). Quatre genres, une quinzaine d'espèces.

Diversité des Aulopiformes : Anopteridae, Alepisauridae (lanciers), Aulopidae (limberts), Bathysauridae, Bathysauroididae, Bathysauropsidae, Chlorophthalmidae (verdœuils...), Evermannellidae, Giganturidae (poissons-téléscopes), Ipnopidae (poissons-trépieds), Notosudidae, Omosudidae, Paralepididae (barracudines), Paraulopidae, Pseudotrichonotidae, Scopelarchidae, Synodontidae (poissons-lézards). Environ 45 genres et 250 espèces.

Diversité des Myctophiformes : Myctophidae (poissons-lanternes), Neoscopelidae. 35 genres, environ 250 espèces.

2.2.2.k Taxons fossiles

Pour mon échantillonnage, j'ai choisi des groupes du Crétacé supérieur. Ces fossiles présentent deux avantages : ils informent sur les débuts de l'évolution des acanthomorphes et leur ancienneté augmente la probabilité qu'ils aient conservé des états de caractères absents dans la nature actuelle et potentiellement informatifs pour la phylogénie.

Seuls certains des "grands clades" définis précédemment ont des représentants au Crétacé supérieur. De plus, la plupart du temps l'attribution des fossiles à un clade actuel n'est que supposée, en l'absence d'analyses phylogénétiques les incluant au côté des actuels.

Les Lampridiformes ont un représentant probable au Crétacé tardif, †*Nardovelifer* (Sorbini & Sorbini, 1999), ainsi que des parents potentiels dès le Cénomaniens mais dont la parenté n'a jamais été testée avec une analyse incluant actuels et fossiles : les †Aipichthyoidea, les †Pharmacichthyidae et les †Pycnosteroididae, trois ensembles dont des représentants ont été inclus dans l'échantillonnage.

Des fossiles attribués aux Polymixiiformes et aux Beryciformes ont été décrits dans le Cénomaniens. J'ai sélectionné †*Omosomopsis* et †*Stichocentrus*, respectivement : ces taxons avaient été inclus dans des analyses phylogénétiques précédentes (Otero & Gayet, 1996) ou

avaient été utilisés comme points de calibration pour les analyses de datation moléculaire (Benton *et al.*, 2015).

Aucun Percopsiformes ou Gadiformes n'a été décrit au Crétacé supérieur, cependant un "paracanthoptérygien" potentiellement proche de ces deux taxons (Murray & Wilson, 1999), †*Sphenocephalus*, a été inclus.

Les Zeiformes, avec †*Cretazeus* (Tyler & Santini, 2005), ont un représentant au Crétacé terminal (Campanien) et un certain nombre de taxons du même âge ont été attribués aux Percomorpha. Je n'ai cependant pas intégré de représentants fossiles de ces clades, faute d'avoir eu accès aux spécimens.

2.2.3 Difficultés limitant l'échantillonnage

Dans la pratique, obtenir l'échantillonnage optimal n'est pas toujours aisé. La plupart des taxons d'étude vivent en milieu marin pélagique et en grandes profondeurs (Stomiiformes, Ateleopodiformes, Aulopiformes, Myctophiformes, Lampridiformes, Polymixiiformes, Ophidiiformes...). En raison de la difficulté d'accéder à ces milieux, les campagnes de collectes sont plus rares et les spécimens disponibles peu nombreux, parfois uniques (types...).

Cela induit des limitations à mon échantillonnage :

- pour la morphologie, il n'est souvent pas possible de disséquer les rares spécimens disponibles dans les collections et les préparations ostéologiques sont inexistantes ;
- pour les analyses moléculaires, il n'y a parfois pas d'échantillons de tissus disponibles.

Ainsi, il m'a été difficile de compléter l'échantillonnage pour certains clades comme les Lampridiformes ou les Zeiformes.

A cela s'ajoute la relative rareté des spécimens fossiles : nombre de taxons ne sont connus que par un seul ou quelques spécimens et il n'est pas toujours possible d'accéder à l'ensemble des collections hébergeant le matériel souhaité.

Pour les spécimens actuels rares, que l'on ne peut disséquer ou pour lesquels on ne dispose pas de tissus bien conservés, différentes techniques permettent néanmoins d'obtenir des informations pour ces taxons, à condition que des spécimens soient disponibles dans les collections.

- Pour la morphologie, il est possible de "disséquer virtuellement" les espèces rares avec des méthodes de tomographie virtuelle, à partir de données CT-scan obtenues sur des spécimens conservés en fluide.

- Pour les données moléculaire, ces mêmes spécimens peuvent livrer du matériel génétique exploitable, surtout les plus anciens qui n'ont pas été formolés. De plus, certaines méthodes d'enrichissement, accessibles grâce aux nouvelles technologies de séquençage, peuvent faciliter l'obtention de séquences même pour de l'ADN dégradé.

Grâce à ces approches, j'ai pu combler quelques lacunes de mon échantillonnage.

2.3 : Approche d'intégration des résultats

Différentes approches existent pour intégrer des données de natures différentes en phylogénie. J'ai déjà évoqué plus haut (**partie 1.1**) les méthodes de "plaquage de caractères" et de "*molecular scaffold*". Ces méthodes ont pour principal intérêt d'accommoder les données morphologiques avec les résultats issus du moléculaire : elles ne créent donc pas de corroboration à proprement parler et n'ont pas d'impact sur la fiabilité des topologies.

D'autres méthodes permettent une analyse des jeux de données moléculaires et morphologiques. Elles diffèrent dans le traitement de ces jeux de données au moment de l'analyse : sont-ils analysés simultanément ou séparément (analyses séparées) ? Chacune de ces approches présente des avantages et des inconvénients, conduisant certains auteurs à préconiser une stratégie au cas par cas sous le nom de *conditional combination* (Huelsenbeck *et al.*, 1996).

2.3.1 Approche d'analyses simultanées

Selon cette approche, toutes les données disponibles doivent toujours être traitées ensemble dans une analyse phylogénétique (Kluge, 1989). Cela concerne les différents marqueurs dans le cas d'une analyse moléculaire, aussi bien que les alignements de séquences et les caractères morphologiques dans une analyse combinant les données morphologiques et moléculaires. Cette approche concerne aussi les taxons : par exemple elle recommande de combiner taxons fossiles et actuels dès que c'est possible (Donoghue *et al.*, 1989; Kluge, 1989).

Cette approche présente plusieurs avantages :

- elle permet de réduire les biais stochastiques en augmentant la taille de l'échantillonnage. Ainsi, ces biais vont être compensés la taille du jeu de données augmentant, tandis que le "signal" historique sous-jacent (c'est-à-dire la structuration des hiérarchique des données due à la descendance avec modifications) va s'additionner jusqu'à devenir prépondérant (Kluge, 1989; Nixon & Carpenter, 1996) ;
- elle apporte de la résolution phylogénétique à différentes profondeurs de l'arbre. Par exemple, un marqueur qui évolue lentement va apporter de l'information pour les nœuds profonds, à divergence ancienne ; c'est l'inverse pour un marqueur à évolution rapide (Hillis, 1987; Huelsenbeck *et al.*, 1996).

En revanche, la combinaison des jeux de données fait que l'apport – et les biais – de chaque partition (marqueur ou type de données) ne peut être évalué aussi facilement. Par exemple, si

une des partitions présente un biais fort et erroné du point de vue des relations de parenté entre les taxons (par exemple en biais de composition en GC commun à plusieurs taxons non-étroitement apparentés), elle peut influencer l'ensemble de l'analyse qui conduira alors à un arbre résolu, mais ne reflétant pas les relations de parenté (Naylor & Adams, 2001; Chen *et al.*, 2003; Brinkmann *et al.*, 2005). Ce phénomène a d'autant plus de chances d'être présent quand données morphologiques et moléculaires sont combinées : le nombre de sites alignés (c'est-à-dire de caractères dans la matrice) dépasse bien souvent largement le nombre de caractères morphologiques.

2.3.2 Approche d'analyses séparées

Le principe de cette approche est d'analyser chaque partition séparément. Ce terme de "partition" est en général employé pour désigner un marqueur dans une analyse moléculaire (chaque marqueur sera alors analysé séparément). On peut également le prendre dans un sens plus large, comme un type de marqueur moléculaire (par exemple, issu du génome nucléaire ou du génome mitochondrial) ou comme un type de caractère (caractères morphologiques / caractères moléculaires). Le critère principal devra être que ces partitions sont indépendantes (par exemple, les différents marqueurs nucléaires devront provenir de chromosomes différents), ainsi l'hypothèse de base sera qu'un éventuel biais n'est pas partagé par deux partitions distinctes. En corollaire, si un résultat commun est retrouvé d'une analyse de partition à l'autre, il résultera de ce qui est commun aux différentes partitions : l'histoire phylogénétique des taxons étudiés. Ces résultats communs, répétés d'une analyse à l'autre seront alors considérés comme fiables (Grande, 1994; Miyamoto & Fitch, 1995).

L'inconvénient de cette méthode est que les jeux de données analysés sont plus petits : ils sont alors plus sensibles aux biais stochastiques d'échantillonnage, comme l'attraction des longues branches ou l'homoplasie de certains caractères (Pollock *et al.*, 2002; Zwickl & Hillis, 2002; Bergsten, 2005; Brinkmann *et al.*, 2005).

Avec la "combinaison conditionnelle" (Bull *et al.*, 1992; Huelsenbeck *et al.*, 1996), les partitions livrant des résultats trop hétérogènes ne sont pas incluses dans les analyses combinées. Ainsi, les avantages de l'analyse séparée (il est possible de détecter les partitions hétérogènes) et de l'analyse combinée (les partitions amènent de la résolution à différentes profondeurs).

En phylogénie moléculaire des acanthomorphes, une approche se basant sur des analyses séparées des différents marqueurs (ou de leurs combinatoire possibles) a été

employée au sein de l'équipe de Guillaume Lecointre (Chen *et al.*, 2003; Dettai & Lecointre, 2004, 2005; Li & Lecointre, 2009; Li *et al.*, 2009; Lautrédou *et al.*, 2013). Les clades répétés dans les analyses séparées sont alors considérés comme fiables, même si leur soutien interne (bootstrap ou Bremer) est peu élevé. Un résultat non-répété mais bien soutenu est quant à lui considéré comme douteux et nécessitant un examen plus poussé. Cette approche est résumée dans la Fig. 2.3.1. Bien qu'utilisée précédemment dans le cadre d'analyses de multiples marqueurs moléculaires, cette approche est applicable à la comparaison de résultats d'analyses morphologiques et moléculaires.

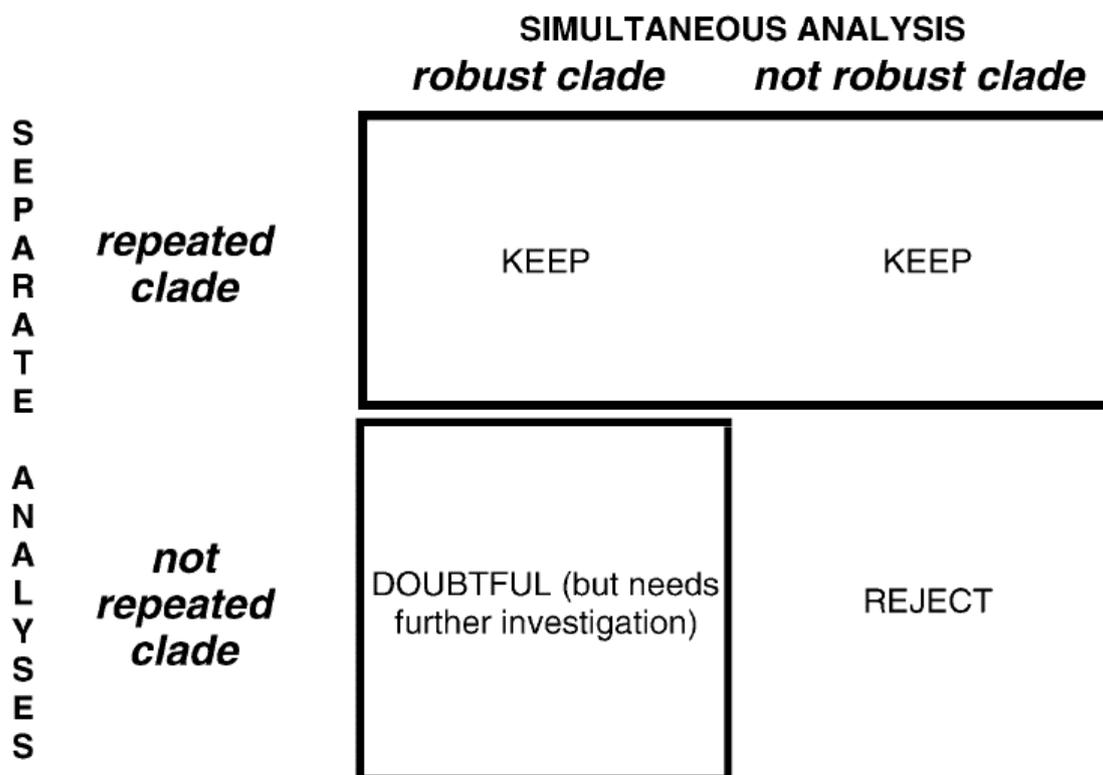


Fig. 2.3.1 : Résumé schématique de l'approche d'analyses séparée développée par l'équipe de Guillaume Lecointre. Figure tirée de Dettai & Lecointre (2005).

2.3.3 Approche adoptée dans le cadre de cette thèse

Mes jeux de données sont divisés en trois partitions : gènes mitochondriaux et gènes nucléaires pour le moléculaire d'un côté, morphologie de l'autre.

Chacun des jeux de données moléculaires sera analysé en combinant les différents marqueurs, permettant de tirer profit de la résolution à différents niveaux par différents marqueurs. En revanche, les jeux de données mitochondrial d'un côté et nucléaire de l'autre seront analysés d'abord séparément (leur héritabilité étant distincte, ils représentent bien des données complètement indépendantes), puis en combinaison. Au sein des jeux de données morphologiques, les fossiles et actuels seront analysés d'abord séparément, puis ensemble ; cette approche permettra de mieux comprendre l'impact de l'inclusion des fossiles sur la topologie.

Enfin, les jeux de données morphologiques et moléculaires seront toujours analysés séparément. En effet, il serait préférable de s'assurer que les données morphologiques puissent soutenir des topologies congruentes dans leurs grandes lignes avec les topologies moléculaires avant de pouvoir les combiner. En raison de la nature différente des caractères utilisés, je considérerai que les clades répétés entre les deux jeux de données bénéficieront d'une fiabilité accrue (Fig. 2.1.1, 2.3.1).

Chapitre 3

-

Analyse des jeux de données morphologiques

Reality is that which, when you stop believing in it, doesn't go away –

Philip K. Dick, *How to Build a Universe That Doesn't Fall Apart Two Days Later*, 1978

3.1 : Jeux de données analysés – objectifs et intégration dans le projet

Depuis la publication des premières études portant sur les relations à grande échelle des acanthomorphes actuels et fossiles (Patterson, 1964; Greenwood *et al.*, 1966; Rosen & Patterson, 1969; Rosen, 1973; Patterson & Rosen, 1989) puis au début des années 1990 (Stiassny & Moore, 1992; Johnson & Patterson, 1993), peu d'analyses ont été produites sur la base de caractères morphologiques. Ces études morphologiques sont basées sur un échantillonnage réduit, ne couvrant qu'une faible partie de la diversité taxonomique de la base des acanthomorphes car elles ne concernent que la position et/ou les relations au sein d'un groupe en particulier, actuel et/ou fossile : †Aipichthyoidea (Otero & Gayet, 1996; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012), Percopsiformes (Murray & Wilson, 1999), Gadiformes (Endo, 2002), Beryciformes (Moore, 1993), Zeiformes (Tyler *et al.*, 2003; Tyler & Santini, 2005). Même si elles divergeaient parfois au sujet de la phylogénie au sein de ces groupes, sur la position de certains fossiles ou sur certaines questions plus marginales (comme la monophylie des Beryciformes ou la position des Zeiformes au sein des Acanthopterygii), ces analyses s'accordaient en général sur la monophylie des acanthomorphes et des paracanthoptérygiens et ne proposaient pas de remettre en cause les grands traits de la phylogénie soutenue par Patterson & Rosen (1989) et Johnson & Patterson (1993). C'est la mise en évidence de relations de parenté fondamentalement différentes par les travaux moléculaires développés au tournant du nouveau millénaire, qui a renouvelé l'intérêt d'une reconsidération des relations phylogénétiques à grande échelle des acanthomorphes.

Par exemple, la monophylie des paracanthoptérygiens a été rejetée par les données moléculaires, ce qui a donné lieu à une démarche de redéfinition du groupe par le "plaquage" de caractères morphologiques sur une topologie moléculaire (Borden *et al.*, 2013; Grande *et al.*, 2013). L'inconvénient d'une telle démarche est que les données morphologiques ne participent pas à la discussion sur la monophylie et la composition du groupe : elles ne soutiennent pas les clades, pas plus qu'elles ne corroborent la topologie moléculaire.

Outre les différences topologiques et la nature des caractères utilisés, les jeux de données morphologiques et moléculaires diffèrent de par leur couverture taxonomique : de nombreuses données anatomiques sont disponibles pour tous les taxons, mais ils sont rarement analysés tous ensemble. Dans l'objectif de tester les relations phylogénétiques à la base des acanthomorphes à partir de données morphologiques et de pouvoir comparer les hypothèses produites avec celles du moléculaire, il est donc nécessaire de s'appuyer sur un jeu

de données qui présente une couverture taxonomique cohérente. J'ai ainsi constitué des jeux de données morphologiques permettant de couvrir taxonomiquement le spectre des hypothèses phylogénétiques suggérées par l'ensemble des données (**chapitre 2**). Ensuite, parce que les fossiles doivent permettre d'élucider certaines combinaisons de caractères, mais aussi permettent de replacer la phylogénie dans le temps, je vais y adjoindre des fossiles-clefs de la base des acanthomorphes. Dans le cadre de cette thèse, deux jeux de données ont été élaborés et exploités pour discuter de la position et des relations des Lampridiformes, puis plus largement à la base des acanthomorphes. Les caractères utilisés proviennent principalement de données morphologiques déjà disponibles.

Ces deux aspects, échantillonnage taxonomique et nature des caractères utilisés, sont justifiés et détaillés ci-après. Les résultats sont ensuite présentés et discutés sous la forme de deux articles, l'un publié (**3.2**) et l'autre soumis (**3.3**) avant une discussion générale (**3.4**).

3.1.1 Premier jeu de données analysé

Le premier jeu de données se concentre plus spécifiquement sur le clade actuel des Lampridiformes (opah, trachyptère, régalec).

Ce taxon constitue un cas d'étude intéressant à plus d'un titre :

- en moléculaire, sa position au sein des acanthomorphes est très variable d'une étude à l'autre et il a occupé quasiment toutes les positions possibles à la base de l'arbre – y compris hors des acanthomorphes (avec les marqueurs mitochondriaux). En cela, les Lampridiformes sont représentatifs (à une échelle réduite) des problèmes phylogénétiques rencontrés ailleurs dans l'arbre des acanthomorphes.
- la plupart des Lampridiformes ont une anatomie très particulière, probablement liée à un mode de vie pélagique et incluant un grand nombre de caractères dérivés uniques. Cela rend d'autant plus complexe la détermination de leurs plus proches parents (actuels et éteints).
- un certain nombre de taxons fossiles ont été envisagés comme de possibles proches parents des Lampridiformes. Beaucoup proviennent du Cénomaniens – ils font donc partie des premiers acanthomorphes connus ; de plus la plupart sont bien décrits anatomiquement à partir de spécimens complets – notamment en provenance des calcaires cénomaniens du Liban et de l'English Chalk (Patterson, 1964; Gayet, 1980a; Otero & Gayet, 1996). Ces taxons, collectivement (et plutôt

artificiellement) regroupés dans les "dinoptérygoïdes", incluent les familles des †Dinopterygidae (le genre monotypique †*Dinopteryx*, très incomplètement préservé), des †Pycnosteroididae (†*Pycnosteroides* du Proche-Orient, ainsi que potentiellement †*Magrebichthys* du Maroc et †*Gigapteryx* du Liban), des †Pharmacichthyidae (trois espèces du genre †*Pharmacichthys*) et la superfamille des †Aipichthyoidea (Otero & Gayet, 1996) qui comprend 13 espèces réparties dans huit genres et deux familles (†Aipichthyidae et †Aipichthyoididae). Si leur parenté avec les Lampridiformes s'avère confirmée, ces taxons fossiles sont donc potentiellement informatifs pour mieux résoudre la position phylogénétique du groupe, en raison de leurs combinaisons originales d'états de caractères.

Le premier jeu de données a été constitué avec le double objectif de tester la position phylogénétique des Lampridiformes au sein des taxons actuels et de mieux comprendre l'évolution dans le temps leurs caractères si particuliers. Il inclut quatre représentants actuels des Lampridiformes (*Metavelifer*, *Lampris*, *Trachipterus*, *Regalecus*), des représentants des autres grands groupes actuels d'acanthomorphes (*Polymixia*, deux "paracanthoptérygiens" et un euacanthoptérygien) et divers "†dinoptérygoïdes" fossiles du Crétacé supérieur.

Ces taxons sont analysés ensemble pour la première fois: les précédentes études phylogénétiques sur le sujet n'incluaient pas de taxons fossiles (Olney *et al.*, 1993) ou incluaient des fossiles, mais pas de lampridiformes (Otero & Gayet, 1996; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012). Ce jeu de données a été analysé de deux manières : une première fois avec uniquement les taxons actuels et une seconde avec l'ensemble des taxons.

3.1.2 Second jeu de données analysé

Le second jeu de données a une portée beaucoup plus large, puisqu'il couvre l'ensemble de la base des acanthomorphes. Son objectif est de pallier l'incomplétude des précédents jeux de données morphologiques en incluant des représentants, actuels et fossiles, de tous les clades obtenus par les diverses analyses morphologiques et moléculaires.

Ce jeu de données inclut des Lampridiformes actuels et leurs proches parents fossiles (identifiés grâce à l'analyse du jeu de données précédent), l'énigmatique *Stylephorus* (dont la classification traditionnelle dans les Lampridiformes est remise en cause par les données moléculaires), des Polymixiiformes actuels et fossiles supposés, des "Paracanthopterygii" (Percopsiformes, Gadiformes, Ophidiiformes, Batrachoidiformes et †*Sphenocephalus*), des Zeiformes actuels, des Beryciformes (actuels et fossiles) et des Percomorpha actuels, ainsi

qu'un extra-groupe constitué d'un Aulopiformes, d'un Myctophiformes et du fossile †*Ctenothrissa*.

Certains de ces taxons n'avaient jamais été inclus dans une analyse de caractères morphologiques (*Stylephorus* par exemple), et d'autres n'avaient jamais été analysés ensemble (Gadiformes et Zeiformes ; Ophidiiformes, Batrachoidiformes et Percomorpha). Leur mise en commun dans une seule matrice permet donc d'aboutir à une couverture taxonomique pertinente, similaire à celle des analyses moléculaires.

Là encore, plusieurs analyses ont été menées : avec tous les taxons, avec les actuels seuls et avec les fossiles seuls. Ces partitions de l'échantillonnage permettent d'évaluer l'impact des fossiles sur la topologie.

3.1.3 Nature des caractères utilisés

Ces dernières années, diverses publications ont montré l'intérêt phylogénétique des caractères issus d'organes "mous" chez les acanthomorphes : c'est le cas de la musculature céphalique (Wu & Shen, 2004; Datovo & Vari, 2013), caudale (Borden *et al.*, 2013) et des arcs branchiaux (Springer & Orrell, 2004; Datovo *et al.*, 2014), de la vessie natatoire (McCune & Carlson, 2004; Chanet *et al.*, 2014) et de la glande thyroïde (Chanet *et al.*, 2013; Chanet & Meunier, 2014), entre autres.

Cependant, utiliser ces structures dans une analyse phylogénétique nécessite d'avoir accès à des spécimens frais qui peuvent être disséqués, et ce pour tous les taxons pertinents. De plus, interpréter les caractères associés relève d'un savoir très spécialisé et d'une longue expérience dans les dissections notamment. C'est probablement pour ces raisons que ces études ne reposent pas sur des analyses de matrices taxons-caractères – à une exception près (Springer & Orrell, 2004). J'ai rencontré les mêmes problèmes, n'ayant pas pu accéder dans la majeure partie des cas aux caractères "mous".

En revanche, le squelette est une source de nombreux caractères facilement observables avec des méthodes d'observations variées, dont des dissections relativement simples (Bemis *et al.*, 2004), les méthodes de *clearing and staining* (Dingerkus & Uhler, 1977) et une reconstruction rapide et aisée avec les méthodes de tomographie telles que le CT-scan. De plus, les os se conservent facilement (secs, en alcool ou en glycérine) et sont répandus dans les collections. Enfin, le squelette est souvent la seule information anatomique conservée chez les fossiles. Utiliser les données ostéologiques permet donc de disposer de la même source de caractères pour tous les taxons de l'échantillonnage et évite ainsi une trop

grande proportion de données manquantes. J'ai ainsi fait le choix, pour constituer les jeux de données phylogénétiques, de me concentrer principalement sur des caractères ostéologiques. Ces caractères couvrent toutes les régions du squelette, sauf le squelette branchial, pas préservé chez les fossiles. Le squelette crânien comporte bien sûr de nombreux caractères utiles en phylogénie, mais le post-crânien n'est pas en reste : le squelette pectoral (Gottfried, 1989), pelvien (Mok & Chang, 1986; Stiassny & Moore, 1992; Parenti & Song, 1996; Yamanoue *et al.*, 2010) et caudal (Monod, 1968; Fujita, 1989, 1990) sont riches en caractères et ont fait l'objet d'une abondante bibliographie. En revanche, certains complexes ostéologiques largement utilisés dans les jeux de données antérieurs ont été pris avec précaution, certains caractères n'ayant pas été inclus : par exemple, les os intermusculaires semblent informatifs en phylogénie (Patterson & Johnson, 1995), mais présentent des problèmes d'homologie (Gemballa & Britz, 1998) et semblent être porteurs d'un signal majoritairement fonctionnel plutôt que phylogénétique (Danos & Ward, 2012).

3.2 : Premier jeu de données – position phylogénétique des Lampridiformes

Donald Davesne, Matt Friedman, Véronique Barriel, Guillaume Lecointre, Philippe Janvier, Cyril Gallut & Olga Otero

"Early fossils illuminate character evolution and interrelationships of Lampridiformes (Teleostei, Acanthomorpha)"

Zoological Journal of the Linnean Society, vol. 172, n° 2, octobre 2014



Early fossils illuminate character evolution and interrelationships of Lampridiformes (Teleostei, Acanthomorpha)

DONALD DAVESNE^{1,2*}, MATT FRIEDMAN³, VÉRONIQUE BARRIEL¹,
GUILLAUME LECOINTRE², PHILIPPE JANVIER¹, CYRIL GALLUT² and OLGA OTERO⁴

¹Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements, UMR 7207
CNRS-MNH-UPMC, Muséum national d'Histoire naturelle, CP 38, 57 rue Cuvier, F-75005,
Paris, France

²Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité, UMR 7205 CNRS-MNH-UPMC-EPHE, Muséum
national d'Histoire naturelle, CP 26, 57 rue Cuvier, F-75005, Paris, France

³Department of Earth Sciences, University of Oxford, South Parks Road, Oxford OX1 3AN, UK

⁴Institut International de Paléoprimatologie, Paléontologie Humaine: Évolution et
Paléoenvironnements, UMR 6046, Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées, Université de
Poitiers, 40 av. du Recteur Pineau, F-86 022 Poitiers cedex, France

Received 13 January 2014; revised 9 April 2014; accepted for publication 30 April 2014

Lampridiformes is a peculiar clade of pelagic marine acanthomorph (spiny-rayed) teleosts. Its phylogenetic position remains ambiguous, and varies depending on the type of data (morphological or molecular) used to infer interrelationships. Because the extreme morphological specializations of lampridiforms may have overwritten the ancestral features of the group with a bearing on its relationships, the inclusion of fossils that exhibit primitive character state combinations for the group as a whole is vital in establishing its phylogenetic position. Therefore, we present an osteological data set of extant (ten taxa) and fossil (14 taxa) acanthomorphs, including early Late Cretaceous taxa for which a close relationship with extant Lampridiformes has been suggested: †Aipichthyoidea, †Pharmacichthyidae, and †Pycnosteroididae. We find that all three taxa plus Lampridiformes form a clade that we call Lampridomorpha. Under this hypothesis, †Aipichthyoidea is paraphyletic. The inclusion of fossils in the analysis changes the topology, highlighting their critical importance in phylogenetic studies of morphological characters. When fossils are included, Lampridomorpha is sister to Euacanthomorpha (all other extant acanthomorphs), concurring with most previous anatomical studies, but conflicting with most molecular results. Lampridomorpha as a whole was a major component of the earliest acanthomorph faunas, notably in the Cenomanian.

© 2014 The Linnean Society of London, *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2014, 172, 475–498.
doi: 10.1111/zoj.12166

ADDITIONAL KEYWORDS: †Aipichthyoidea – Cretaceous – cladistics – Lampridomorpha – †Pharmacichthyidae – †Pycnosteroididae.

INTRODUCTION

Lampridiformes is a peculiar clade of teleosts, strictly marine and pelagic, present in every ocean of the world. Extant lampridiform richness is relatively low,

with about 20 species and 11 genera grouped in six families (Olney, 1984; Nelson, 2006; Roberts, 2012): Veliferidae (velifers), Lamprididae (opahs), Lophotidae (crestfishes), Radiicephalidae (tapertail), Trachipteridae (ribbonfishes), and Regalecidae (oarfishes). Stylephoridae (tube-eye) has been recently excluded from Lampridiformes by congruent molecular and morphological data (Miya *et al.*, 2007; Grande, Borden & Smith,

*Corresponding author. E-mail: donald.davesne@edu.mnhn.fr
†denotes extinct taxa.

2013). Contrasting with their low specific diversity, lampridiforms exhibit remarkable morphological disparity: from the small, deep-bodied velifers to the very large, ribbon-like oarfish. Deep-bodied forms (veliferids and lampridids) are referred to as 'bathysomes', whereas ribbon-like taxa (lophotids, radiicephalids, trachipterids, and regalecids) compose the taeniosomes (Regan, 1907; Olney, Johnson & Baldwin, 1993; Wiley, Johnson & Dimmick, 1998).

Lampridiforms have historically been difficult to classify amongst teleosts. Early works based on anatomy placed them in Acanthomorpha (spiny-rayed teleosts) and Acanthopterygii, close to or within the 'perciforms' (e.g. Regan, 1907; Greenwood *et al.*, 1966). More recently, most morphological studies placed Lampridiformes as sister to Euacanthomorpha – that is, sister to all other acanthomorphs (Johnson & Patterson, 1993; Olney *et al.*, 1993; Wiley *et al.*, 1998; Wiley, Johnson & Dimmick, 2000) – yet this view has been contested by some (Wu & Shen, 2004). Molecular studies are even more equivocal, and have suggested varying positions for Lampridiformes: from sister to Euacanthomorpha (Wiley *et al.*, 1998, 2000; Smith & Wheeler, 2006; Grande *et al.*, 2013 with parsimony), to Polymixiiformes + Paracanthopterygii (Dettai & Lecointre, 2005), to Polymixiiformes alone (Li *et al.*, 2009), to Percopsiformes (Dettai & Lecointre, 2008; Li *et al.*, 2009), to Paracanthopterygii (Betancur-R. *et al.*, 2013a), and to Euacanthopterygii (Near *et al.*, 2012, 2013; Grande *et al.*, 2013 with maximum likelihood; Faircloth *et al.*, 2013). Molecular studies based on mitochondrial DNA suggested that Lampridiformes is sister to the non-acanthomorph Ateleopodiformes (Miya, Kawaguchi & Nishida, 2001; Miya *et al.*, 2003) or Myctophiformes (Miya, Satoh & Nishida, 2005; Miya *et al.*, 2007; Poulsen *et al.*, 2013), thus implying acanthomorph polyphyly.

Anatomically, lampridiforms are very specialized, with their highly protractile jaws and peculiar fins with poorly developed spines (Oelschläger, 1976, 1983; Olney *et al.*, 1993). Because of their distinctive anatomy, lampridiforms are difficult to relate to other acanthomorph subgroups. This difficulty in formalizing hypotheses of homology between lampridiforms and other acanthomorphs explains, in part, the uncertainty arising from morphological studies, and difficulty in assessing the results of molecular analyses in light of the anatomical data. The discovery of fossil relatives of lampridiforms might therefore be especially helpful in identifying plesiomorphic conditions with a bearing on the phylogenetic affinities of the clade. Twelve entirely fossil genera of Lampridiformes have been described (for reviews, see Bannikov, 1999; Carnevale, 2004). They have been referred to crown-group Lampridiformes, as they present most of the anatomi-

cal specializations of extant representatives (Bannikov, 1990, 1999; Sorbini & Sorbini, 1999). As such, these fossils do not bear very distinctive character state combinations that would inform us on the position of the group among Acanthomorpha.

Conversely, other fossil taxa might potentially be informative for the large-scale relationships of Lampridiformes. These include several extinct acanthomorph groups that have been described from early Late Cretaceous outcrops in the Near East, England, Slovenia, Mexico, Morocco, and Italy. Most of them are coeval with the oldest known fossil Acanthomorpha, which are Cenomanian in age (93–100 Myr). In contrast, the oldest unequivocal lampridiform is the Campanian–Maastrichtian (about 70–83 Myr): †*Nardovelifer altipinnis* Sorbini & Sorbini, 1999, which has been interpreted as a close relative of modern veliferids. These extinct Cretaceous taxa are interesting in the context of lampridiform inter-relationships for two reasons. First, they show mosaic character combinations that are not found in modern taxa, suggesting that they can add valuable information if included in a phylogenetic analysis of acanthomorphs. Second, they have been repeatedly nominated as potential sister groups to Lampridiformes, although their phylogenetic position remains largely untested.

In this article, we assess the phylogenetic position of Lampridiformes by including Acanthomorpha and closely related outgroup taxa – notably the Late Cretaceous fossil candidates for sister groups of Lampridiformes – for the first time in the same phylogenetic analysis of morphological characters.

POTENTIAL CRETACEOUS RELATIVES OF LAMPRIDIFORMES

Five extinct taxa have been proposed as potential sister groups to lampridiforms: †Araripichthyidae, †Dinopterygidae, †Pycnosteroididae, †Pharmacichthyidae, and †Aipichthyoidea.

†Araripichthyidae is a monogeneric family comprising four species (Alvarado-Ortega & Brito, 2011): †*Araripichthys castilhoi* Silva Santos, 1985 from the Albian of Brazil and Mexico; †*Araripichthys corythophorus* Cavin, 1997 from the Turonian of Morocco; †*Araripichthys axelrodi* Maisey & Moody, 2001 from the Aptian of Venezuela; and †*Araripichthys weberi* Alvarado-Ortega & Brito, 2011 from the Albian of Mexico. A close relationship between †*Araripichthys* and lampridiforms has been suggested by Maisey & Blum (1991: 215), because this genus shows a large ascending process on the premaxilla and absence of pelvic fins (a character present in only some taeniosomes); however, Maisey & Moody (2001) later argued that these features are probably convergent with lampridiforms,

because †*Araripichthys* lacks most acanthomorph, ctenosquamate, and even euteleost synapomorphies. Cavin (2001) performed a phylogenetic analysis showing that †*Araripichthys* is closer to the non-acanthomorph euteleost *Esox* than to the acanthomorph †*Hoplopteryx*.

The four remaining taxa, †Dinopterygidae, †Pycnosteroididae, †Pharmacichthyidae, and †Aipichthyoidea, were grouped together by Patterson (1964) in the †Dinopterygoidei. In his review of Cretaceous acanthomorphs, he mentioned a possible relationship between lampridiforms and †dinopterygoids (1964: 473), an opinion strengthened by his subsequent work on the caudal skeleton (1968: 97). Oelschläger (1983: fig. 108) concurred with this opinion in his review of lampridiform anatomy. Patterson (1993: 36) later explained that his †Dinopterygoidei was most probably a non-monophyletic assemblage, lacking unique synapomorphies. We agree with Patterson's assessment, and will therefore treat the component groups of †Dinopterygoidei separately.

†Dinopterygidae consists of only one species, †*Dinopteryx spinosus* (Davis, 1887), from the Santonian of Sahel Alma, Lebanon. Little is known about this taxon, because of the poor preservation of the few specimens available, and Patterson (1993: 42) chose to consider it as an acanthomorph *incertae sedis*.

†Pycnosteroididae is represented by two species: †*Pycnosteroides levispinosus* (Hay, 1903) from the Cenomanian of Hajula, Lebanon, and †*Magrebichthys nelsoni* Murray & Wilson, 2014 from the Cenomanian–Turonian of Agoult, Morocco. †*Pycnosteroides* has been well described based on complete specimens, notably by Gayet (1980a), who considered this genus related to modern holocentrids (Gayet, 1982). Patterson (1993: 40) maintained the genus as Acanthomorpha *incertae sedis*. Murray & Wilson (2014) suggested that the whole family is part of the order Polymixiiformes, by finding †*Magrebichthys* in a polytomy with *Polymixia* and paracanthopterygians.

There are three species of †Pharmacichthyidae: †*Pharmacichthys venenifer* Smith Woodward, 1942, †*Pharmacichthys numismalis* Gayet, 1980a, both from the Cenomanian of Hakel, Lebanon, and †*Pharmacichthys judensis* Gayet, 1980b from the Cenomanian of Ein Yabrud, Palestine. Gayet (1980a, b, c) argued that †*Pharmacichthys* is not even an acanthomorph, whereas Rosen & Patterson (1969) and Patterson (1993) listed it amongst possible lampridiform relatives.

The superfamily †Aipichthyoidea is a more diverse group, with 13 species included in eight genera and two families (Otero & Gayet, 1996; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012; Murray & Wilson, 2014). Family †Aipichthyidae includes †*Aipichthys* [five species: †*Aipichthys nuchalis* (Dixon, 1850), †*Aipichthys minor*

(Pictet, 1850), †*Aipichthys pretiosus* Steindachner, 1860, †*Aipichthys velifer* Smith Woodward, 1901, and †*Aipichthys oblongus* Gayet, 1980a], †*Paraipichthys lusitanicus* Gaudant, 1978, and †*Freigichthys elleipsis* Otero, 1997. Family †Aipichthyoididae includes †*Aipichthyoides formosus* Gayet, 1980b, †*Aipichthyoides galeatus* Gayet, 1980b, †*Aspesaipichthys cavaensis* Taverne, 2004, and †*Zoqueichthys carolinae* Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012. †*Errachidia pentaspinosus* Murray & Wilson, 2014 and †*Homalopagus multispinosus* Murray & Wilson, 2014 are two species with family *incertae sedis*. †Aipichthyoidea has a large geographical distribution: †*Aipichthyoides* and †*Freigichthys* are restricted to the East Mediterranean (Gayet, 1980b; Otero, 1997), but the five species of †*Aipichthys* are known from Lebanon, England, and Slovenia (Patterson, 1964; Radović, 1975; Gayet, 1980a), †*Aspesaipichthys* from Italy (Taverne, 2004), †*Paraipichthys* from Portugal (Gaudant, 1978), †*Zoqueichthys* from Mexico (Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012), and finally †*Errachidia* and †*Homalopagus* are known from Morocco (Murray & Wilson, 2014). All of these genera are Cenomanian (or Cenomanian–Turonian) of age, with the exception of †*Aspesaipichthys*, which is younger (Campanian–Maastrichtian). Although Patterson (1964, 1993), Rosen & Patterson (1969), and Oelschläger (1983) suggested that †aipichthyids were related to lampridiforms, Gayet (1980a, b) proposed that they were closer to paracanthopterygians. Finally, Otero & Gayet (1995, 1996) placed †aipichthyoids as sister to Euacanthomorpha (see below), but not without mentioning a possible lampridiform affinity (Otero & Gayet, 1995: 223).

Few phylogenetic studies have included these Cretaceous taxa. The first was presented by Otero & Gayet (1995, 1996), including only †aipichthyoids among our candidate taxa. They found that the superfamily is monophyletic and composed of two sister groups: †Aipichthyidae (†*Aipichthys* and †*Paraipichthys*) and †Aipichthyoididae (†*Aipichthyoides*). Their analysis also retrieved †Aipichthyoidea as a sister group to Euacanthomorpha, but lampridiforms were not included in the study. Alvarado-Ortega & Than-Marchese (2012), then Murray & Wilson (2014), re-analysed Otero & Gayet's matrix, adding new taxa. They included †*Freigichthys* in †Aipichthyidae and †*Aspesaipichthys* and †*Zoqueichthys* in †Aipichthyoididae. Their results did not change the position of †aipichthyoids amongst Acanthomorpha, and lampridiforms were once again unrepresented in the data matrix. Thus, despite the fact that a relationship between Lampridiformes and – at least – †aipichthyoids had been repeatedly proposed in the literature before, all previous studies were unable to test this hypothesized relationship.

MATERIAL AND METHODS

TAXONOMIC SAMPLING

Our data matrix includes 24 taxa. The 14 fossil taxa are early Late Cretaceous in age, and they include †*Ctenothrissa* sp. (outgroup), the three species of †*Pharmacichthys* (†*P. judensis*, †*P. numismalis*, and †*P. venenifer*), †*Pycnosteroides levispinosus*, eight species from six different genera of †Aipichthyoidea (†*Aipichthys minor*, †*A. oblongus*, †*A. velifer*, †*Paraipichthys lusitanicus*, †*Freigichthys elleipsis*, †*Aipichthyoidea galeatus*, †*Aspesaipichthys cavaensis*, and †*Zoqueichthys carolinae*), and †*Sphenocephalus fissicaudus* Agassiz, 1838, one the oldest known paracanthopterygian, known by well-preserved specimens (Rosen & Patterson, 1969; but see Newbrey *et al.*, 2013). We chose not to include †*Araripichthys*, judging that Maisey & Moody (2001) and Cavin (2001) provided convincing evidence that this genus is not an acanthomorph. †*Dinopteryx* was also excluded, because the incompleteness of the available material made most relevant characters impossible to assess (Patterson, 1993).

The ten extant taxa were chosen from all major acanthomorph clades and closely related non-acanthomorphs. These include: the aulopiform *Synodus intermedius* (Spix & Agassiz, 1829) and the myctophiform *Gymnoscopelus* sp. as non-acanthomorph outgroups; the holocentrid *Myripristis* sp. for Euacanthopterygii; *Polymixia nobilis* Lowe, 1836 for Polymixiiformes; the percopsiform *Aphredoderus sayanus* (Gilliams, 1824) and the gadiform *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758) for Paracanthopterygii; the veliferid *Metavelifer multiradiatus* (Regan, 1907), the lampridid *Lampris* spp., and the taeniosomes *Regalecus glesne* Ascanius, 1772, and *Trachipterus* spp. for Lampridiformes.

This sampling makes the present study the first to simultaneously include representatives from all extant acanthomorph subgroups (Lampridiformes and Euacanthopterygii were absent from Otero & Gayet, 1996) and Cretaceous fossils. This is also the first time the placements of †*Pharmacichthys* and †*Pycnosteroides* have been assessed in a phylogenetic analysis.

The list of specimens examined is available in Table 1. Extant specimens are dry osteological preparations, unless otherwise stated. Taxa not included in Table 1 were coded exclusively from the literature.

PHYLOGENETIC ANALYSES

The character matrix was analysed using PAUP 4.0 (Swofford, 2001). All characters were unordered and assigned an equal weight of one, because we had no arguments on character ordering and polarity prior to the analyses.

We performed two consecutive phylogenetic analyses. Analysis 1 included the extant taxa only (ten taxa),

with trees rooted with one of the outgroups (*Synodus*). We used the EXHAUSTIVE search algorithm for this analysis. Analysis 2 included all 24 taxa (fossil and extant), with trees still rooted with *Synodus*. Because 24 taxa exceed the capability of the EXHAUSTIVE algorithm, we used the BRANCH-AND-BOUND search algorithm in this analysis, with ‘furthest’ addition sequence. Character polarity was determined a posteriori by the outgroup criterion.

Tree descriptions were computed in PAUP 3.1.1 (Swofford & Begle, 1993), for an accurate reconstruction of character states. We calculated the Bremer indexes automatically using a PAUP script generated with TreeRot 2 (Sorenson, 1999).

RESULTS

CHARACTERS

The 39 skeletal characters used by Otero & Gayet (1995, 1996), and then by Alvarado-Ortega & Than-Marchese (2012) for aipichthyoid phylogeny, were coded in our matrix. We also included 14 skeletal characters described by Olney *et al.* (1993), in their study of lampridiform intrarelationships, that are applicable in fossils. The characters that we used come from every region of the skeleton: cranial (Fig. 1), vertebral, dorsal (Fig. 2) and anal fins, caudal (Fig. 3), and appendicular skeleton (Fig. 4). In total, 67 characters have been coded; they are detailed in Table 2.

Characters 29, 43 and 64 are new, and they are described below. For a description of the remaining characters, please refer to the appropriate references in Table 2.

Character 29

Urohyal: 0, not expanded ventrally; 1, expanded by a large ventral lamina.

The urohyal is a median unpaired membrane bone surrounded laterally by the gill arches and the branchiostegal rays (Fig. 1G, H). In lampridiforms, the ventral edge of the urohyal forms an extensive lamina (Figs 1H, 4C), which is absent in most other acanthomorphs (Fig. 1G).

Character 43

First soft ray of the dorsal fin elongated and unbranched: 0, absent; 1, present.

The soft rays of the dorsal fin (posterior to the fin spines when they are present) are branched distally in most teleosts. In †aipichthyoids, †*Pharmacichthys*, and lampridiforms the first soft ray is unbranched and elongated when compared with the other dorsal soft rays.

Character 64

Internal wings of the pelvic bone: 0, separated; 1, joined medially.

Table 1. List of the specimens used to code the characters in the study

Outgroups		
<i>Synodus intermedius</i>	ZMUC P2394016	Direct observation and photos
<i>Gymnoscopelus</i> sp.	MNHN research collection	Dissection, X-ray computed tomography
† <i>Ctenothrissa protodorsalis</i>	MNHN.F.HAK22	Binocular microscope
† <i>Ctenothrissa signifer</i>	NHMUK PV P47524	Binocular microscope and photos
† <i>Ctenothrissa vexillifer</i>	MNHN.F.HAK39	Binocular microscope
† <i>Ctenothrissa vexillifer</i>	MNHN.F.HAK104	Binocular microscope
Potential Cretaceous sister groups of Lampridiformes		
† <i>Pharmacichthys numismalis</i>	MNHN.F.HAK3	Binocular microscope
† <i>Pharmacichthys venenifer</i>	MNHN.F.HAK7	Binocular microscope
† <i>Aipichthys minor</i>	MNHN.F.HAK1938	Binocular microscope
† <i>Aipichthys minor</i>	MNHN.F.HAK94	Binocular microscope
† <i>Aipichthys velifer</i>	MNHN.F.HAK57	Binocular microscope
† <i>Aipichthys velifer</i>	NHMUK PV P4743	Binocular microscope and photos
† <i>Aipichthys velifer</i>	NHMUK PV P4744	Binocular microscope and photos
† <i>Pycnosterooides levispinosus</i>	MNHN.F.HDJ105	Binocular microscope
† <i>Pycnosterooides levispinosus</i>	NHMUK PV P13901	Binocular microscope and photos
Polymixiiformes		
<i>Polymixia</i> cf. <i>nobilis</i>	MNHN.IC.2006-1740	X-ray radiographs of alcohol specimen, X-ray computed tomography
<i>Polymixia nobilis</i>	NHMUK 95.5.28.1	Direct observation and photos
Paracanthopterygii		
<i>Aphredoderus sayanus</i>	MNHN.IC.1987-0864	X-ray radiographs of alcohol specimen
† <i>Sphenocephalus fissicaudus</i>	NHMUK PV P8772	Binocular microscope and photos
† <i>Sphenocephalus fissicaudus</i>	NHMUK PV P8774	Binocular microscope and photos
<i>Merluccius merluccius</i>	Research collection	Dissection
<i>Merluccius merluccius</i>	ZMUC 215	Direct observation and photos
Euacanthopterygii		
<i>Myripristis</i> sp.	Research collection	Dissection
Lampridiformes		
<i>Velifer hypselopterus</i>	MNHN.IC.1982-0025	X-ray radiographs of alcohol specimens, X-ray computed tomography
<i>Velifer hypselopterus</i>	AMS 21840020	Cleared and stained, photos
<i>Metavelifer multiradiatus</i>	AMNH 214663 SD	Direct observation and photos
<i>Metavelifer multiradiatus</i>	AMNH 219280 SD	Direct observation and photos
<i>Metavelifer multiradiatus</i>	AMNH 91808 SD	Direct observation and photos
<i>Metavelifer multiradiatus</i>	AMNH 91800 SD	Direct observation and photos
<i>Metavelifer multiradiatus</i>	AMNH 91798 SD	Direct observation and photos
<i>Lampris guttatus</i>	ZMUC 74	Direct observation and photos
<i>Lampris guttatus</i>	AMNH 79669 SD	Direct observation and photos
<i>Lampris guttatus</i>	AMNH 21720 SD	Direct observation and photos
<i>Lampris guttatus</i>	MNHN.ZA.1883-1795	Direct observation
<i>Lampris immaculatus</i>	MNHN research collection	Dissection
<i>Lampris</i> sp.	AMNH 21766 SD	Direct observation and photos
<i>Trachipterus arcticus</i>	ZMUC 1890 31	Direct observation and photos
<i>Trachipterus arcticus</i>	AMNH 79627 SD	Direct observation and photos
<i>Trachipterus jacksonensis</i>	AMNH 098555 SD	Direct observation and photos
<i>Trachipterus jacksonensis</i>	AMNH 093409 SD	Direct observation and photos
<i>Regalecus glesne</i>	AMNH 093518 SD	Direct observation and photos

Column 1, taxon name; column 2, specimen number; column 3, technique(s) used. Institutional abbreviations: AMNH, American Museum of Natural History, New York City, USA; AMS, Australian Museum, Sydney, Australia; MNHN, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France; NHMUK, Natural History Museum, London, UK; ZMUC, Zoological Museum – University of Copenhagen, Denmark.

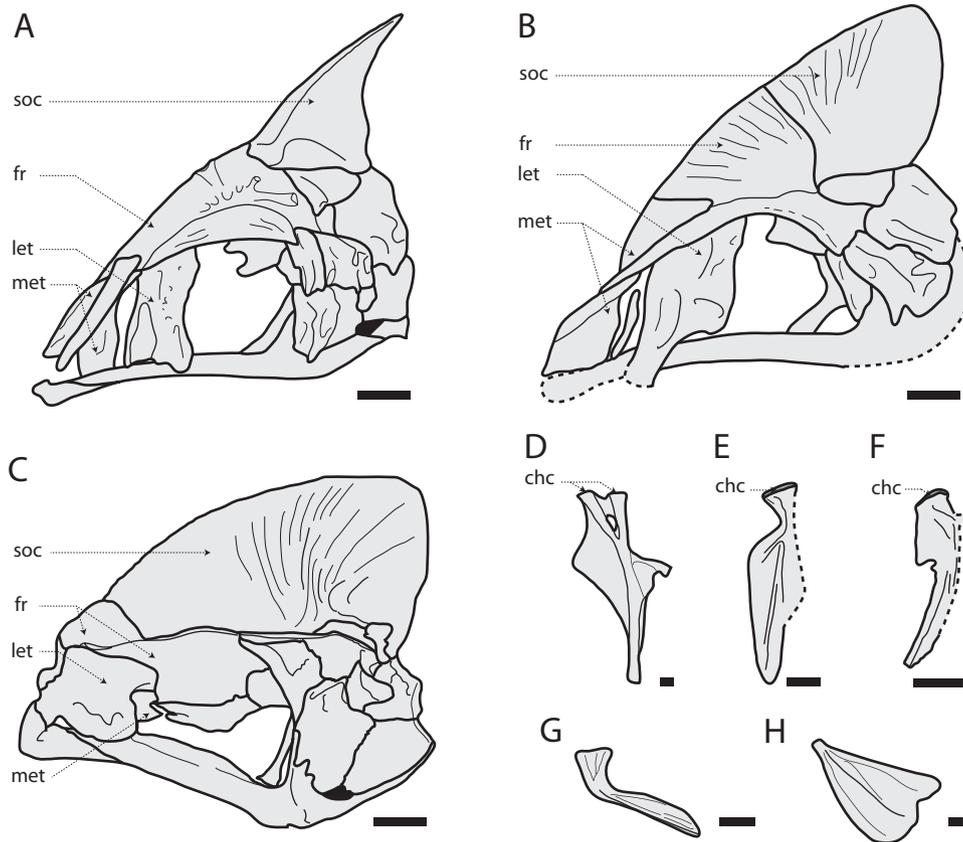


Figure 1. Cranial skeleton of several taxa studied. A, neurocranium of †*Aipichthys velifer* (reconstruction), after Gayet (1980a: fig. 25). Scale bar: 2 mm. B, neurocranium of †*Aipichthyoides galeatus* (reconstruction), after Gayet (1980b: fig. 8). Scale bar: 3 mm. C, neurocranium of *Lampris guttatus*, after Oelschläger (1983: fig. 12). Scale bar: 2 cm. D, left hyomandibula of the myctophiform *Lampanyctus* sp., after Paxton (1972: fig. 7B). Scale bar: 1 mm. E, left hyomandibula of †*Aipichthys minor*, after Otero & Gayet (1996: fig. 8A). Scale bar: 1 mm. F, left hyomandibula of *Metavelifer multiradiatus*, AMNH 91808SD. Scale bar: 1 cm. G, urohyal of *Merluccius*, MNHN research collection. Scale bar: 1 cm. H, urohyal of *Lampris guttatus*, AMNH 79669SD. Scale bar: 1 cm. Abbreviations: chc, cranio-hyomandibular condyle; fr, frontal; let, lateral ethmoid; met, mesethmoid; soc, supraoccipital.

Usually in acanthomorphs (Fig. 4D) and close relatives, both pelvic bones only contact each other at the level of their median processes (Stiassny & Moore, 1992: figs 2, 3). In †*Freigichthys*, †*Zoqueichthys* (Fig. 4E), lampridiforms (Fig. 4F), and most eucanthopterygians, the internal wings of the pelvic bones are expanded and make extensive contact with each other on a median line.

The complete data matrix (24 taxa, ten extant and 14 fossil; 67 characters) is available in Table 3. There is 11% missing data, noted as '?' in the matrix: this is mainly a result of incomplete fossils, but is also linked with extant Lampridiformes for characters 9, 14, and 15, because of the poor condition of some collection material that we accessed. As a result of the chosen coding strategy, 2% of the character states are treated as inapplicable. They are noted as

'-' in the matrix. Only one character, character 18, is uninformative.

PHYLOGENETIC RESULTS

Analysis 1 (extant taxa only) yielded one parsimonious tree, with a tree length of 107 steps, a consistency index (CI), of 0.64, and a retention index (RI), of 0.71 (Fig. 5). Within the monophyletic Acanthomorpha, it places Lampridiformes sister to Paracanthopterygii (Gadiformes + Percopsiformes). This relationship is well supported by seven unambiguous synapomorphies (see below).

Analysis 2 yielded 12 parsimonious trees of 155 steps in length, CI 0.48, and RI 0.72. These multiple most-parsimonious trees largely reflect uncertain relationships within the genera †*Aipichthys* and †*Pharmacichthys*. The strict consensus is shown in Figure 6.

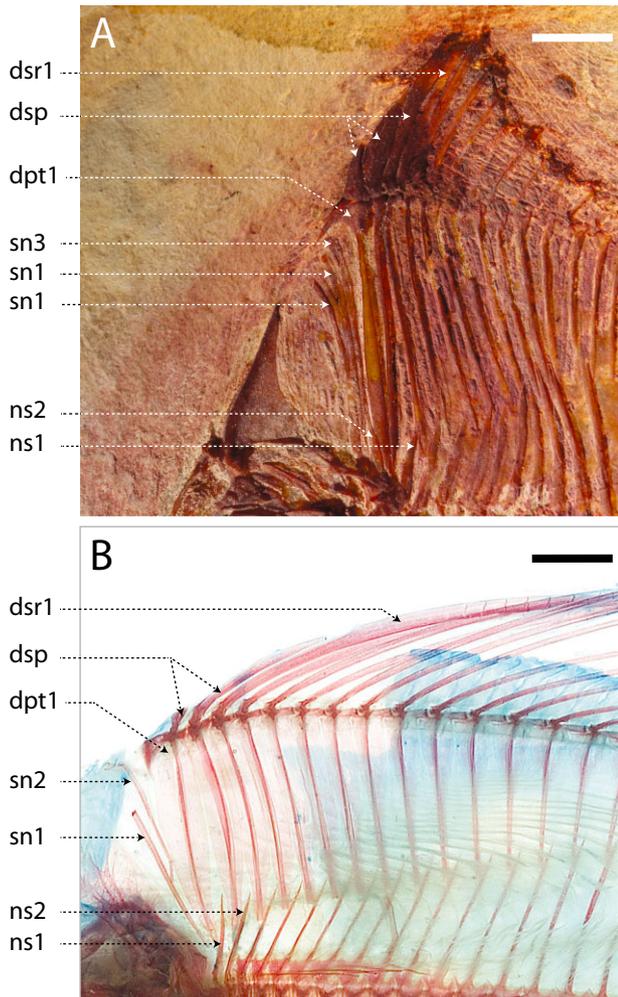


Figure 2. Dorsal fin skeleton of two studied taxa. A, †*Aipichthys velifer*, MNHN.F.HAK57. Scale bar: 1 cm. Photo by D. Davesne. B, *Velifer hypselopterus* (Veliferidae), AMS 21840020. Scale bar: 5 mm. Photo courtesy of D. Johnson. Abbreviations: dpt, dorsal pterygiophore; dsp, dorsal spine; dsr, dorsal soft ray; ns, neural spine; sn, supraneural.

This analysis supports the monophyly of Euacanthomorpha, with *Polymixia* sister to a clade formed by Euacanthopterygii (*Myripristis*) and Paracanthopterygii (including †*Sphenocephalus*). Sister to Euacanthomorpha is a clade including all †*Aipichthyoidea*, †*Pharmacichthyidae*, and †*Pycnosteroidea*, together with Lampridiformes (clade A). If fossils are not considered, Lampridiformes is therefore sister to Euacanthomorpha. Clade A is supported by eight unambiguous characters.

Within clade A, †*Paraipichthys*, †*Aipichthys*, †*Freigichthys*, †*Pycnosteroidea*, and †*Pharmacichthys* form clade B. †*Paraipichthys* is sister to all the other genera. †*Aipichthys* and †*Freigichthys* on one hand, and †*Pycnosteroidea* and †*Pharmacichthys* on the other, form subclades.

A well-supported clade (clade C) groups †*Aipichthyoidea* (*sensu* Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012) and Lampridiformes, with †*Aipichthyoidea* and †*Aspesaipichthys* closer to Lampridiformes (clade D) than to †*Zoqueichthys*.

In both analyses, Lampridiformes is monophyletic and supported by 12 (analysis 1) and ten (analysis 2) unambiguous synapomorphies, respectively. Our results are consistent with the previous morphological and molecular hypotheses of lampridiform intrarelationships (e.g. Olney *et al.*, 1993; Wiley *et al.*, 1998): veliferids (exemplified by *Metavelifer*) are sister to a clade composed by *Lampris* and taeniosomes (represented here by *Trachipterus* and *Regalecus*).

The complete list of character-state changes is given in the Appendix. If inference for a character change on the parsimonious tree (or the strict consensus tree) provided several character distributions (resulting in an ambiguous state for some nodes), every possible optimization was considered before one was selected based on biological considerations.

DISCUSSION

TOPOLOGICAL IMPACT OF THE INCLUSION OF FOSSILS

The impact of fossils in phylogenetic reconstruction has been debated ever since the generalization of cladistic methodology. Following claims that fossil taxa have little impact in topologies (e.g. Patterson, 1981), empirical studies have shown that all available taxa (extant and fossil) should be included in an analysis so that it can reflect most closely the interrelationships of characters and taxa (Gauthier, Kluge & Rowe, 1988; Donoghue *et al.*, 1989; Cobbett, Wilkinson & Wills, 2007). Within acanthomorphs, studies have explored the importance of fossils for reconstructing the evolutionary acquisition of complex characters (e.g. Friedman, 2008; Friedman *et al.*, 2013), studying the sequence of character acquisition (e.g. Murray & Wilson, 1999), and influencing tree topology, even when they are incomplete (e.g. Santini & Tyler, 2004).

The case of Lampridiformes is particularly interesting, because no enduring consensus has been reached on their phylogenetic position among acanthomorphs (see 'Introduction'). This is especially true with data sets composed of nuclear genes that, in addition, consistently show low support values for the immediately more inclusive clade: for example 54% of bootstrap replicates in Betancur-R. *et al.* (2013a) and less than 70% in Near *et al.* (2013). Yet, under a certain threshold (for example, 95%, according to Felsenstein, 1985), nodes should in principle be considered as statistically non-significant. New molecular studies specifically sampling the base of the acanthomorph tree are needed in order to better understand the source of these low

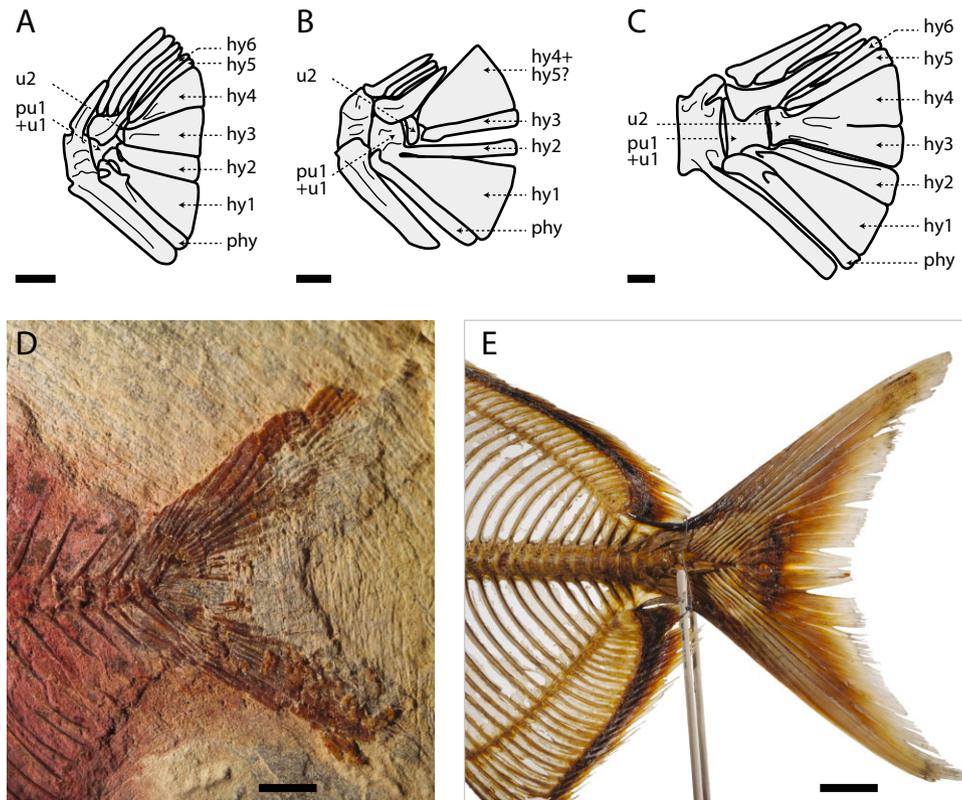


Figure 3. Caudal skeleton of several studied taxa. A, †*Aipichthys minor* (reconstruction), after Patterson (1968: fig. 11A). Scale bar: 1 mm. B, †*Aspesaipichthys cavaensis* (reconstruction), after Taverne (2004: fig. 7). Scale bar: 1 mm. C, *Velifer hypselopterus* (= *Velifer africanus*) (Veliferidae), after Oelschläger (1983: fig. 82). Scale bar: 1 mm. D, †*Aipichthys velifer*, MNHN.F.HAK57, showing hypurostegy of the caudal fin rays. Scale bar: 5 mm. Photo D. Davesne. E, *Lampris guttatus*, ZMUC 74, showing hypurostegy of the caudal fin rays. Scale bar: 5 cm. Photo M.A. Krag. Abbreviations: hy, hypural; phy, parhypural; pu, preural vertebral centrum; u, ural vertebral centrum.

nodal support values and conflicting topologies. In this context, assessing how taxonomic sampling impacts the reconstructions of topology and character evolution is particularly relevant, especially with fossils, which are absent from molecular data sets.

With the present study, we show another empirical case where fossils have a direct impact on a topology including numerous extant taxa. The phylogenetic position of Lampridiformes varies between our two analyses, which otherwise are based on identical data sets.

When only extant taxa are included (analysis 1), Lampridiformes is sister to Paracanthopterygii (Fig. 5), a position that has already been suggested by some molecular studies (e.g. Betancur-R. *et al.*, 2013a), but by no other morphological analyses to date. The Lampridiformes + Paracanthopterygii clade is then supported by at least seven synapomorphies: the loss of the antorbital (character 7, 0 → 1), the loss of postabdominal epineurals (character 36, 0 → 1), the presence of only one supraneural (character 38, 0 → 2), the fusion of the upper hypurals to one another (character 52, 0 → 1), and with the second ural centrum (char-

acter 53, 0 → 1), the fusion of the lower hypurals (character 54, 0 → 1), and the fusion of the postcleithra (character 61, 0 → 1).

The inclusion of fossils in analysis 2 (Fig. 6) changes the position of Lampridiformes relative to other extant taxa: their extant sister group becomes Euacanthomorpha. Support for this hypothesis is also high, with at least five euacanthomorph synapomorphies (see ‘Taxonomy and character evolution’ below).

Such incongruence between the results of both analyses means that at least one of the topologies is misleading and should be rejected, as well as the hypotheses of secondary homology it implies. All synapomorphies that support the Lampridiformes + Paracanthopterygii clade after analysis 1 are linked to the reduction or fusion of bones (see above), characters for which primary homology hypotheses are difficult to formalize and that are known to have occurred independently in many different acanthomorph groups. In analysis 2, homology for these character states in Lampridiformes and Paracanthopterygii is rejected by the inclusion of additional data: new character state distributions

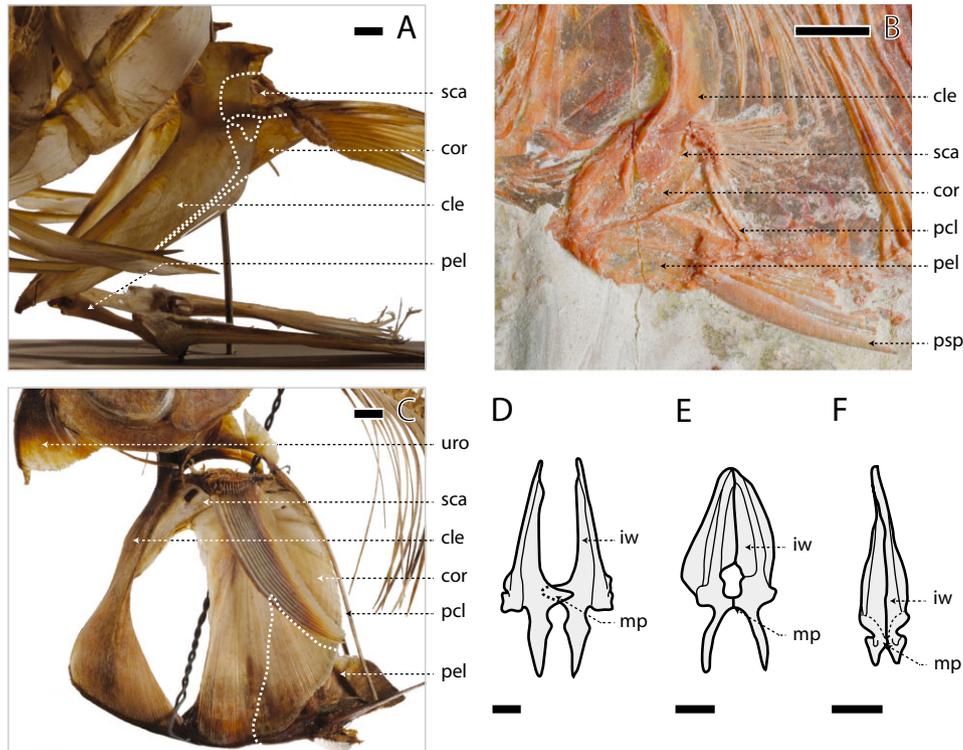


Figure 4. Appendicular skeleton of several studied taxa. A, pectoral and pelvic girdles of *Merluccius merluccius*, ZMUC 215x, with shapes of scapula and coracoid outlined. Scale bar: 2 cm. Photo by M.A. Krag. B, pectoral and pelvic girdles of †*Pycnosterooides levispinosus*, MNHN.F.HDJ105. Scale bar: 5 mm. Photo by D. Davesne. C, pectoral and pelvic girdles of *Lampris guttatus*, ZMUC 74, with shape of the pelvic girdle outlined. Scale bar: 5 cm. Photo by M.A. Krag. D, pelvic girdle of *Polymixia* sp. in ventral view, after Stiassny & Moore (1992: fig. 3). Scale bar: 2 mm. E, pelvic girdle of †*Zoqueichthys carolinae* in ventral view, after Alvarado-Ortega & Than-Marchese (2012: fig. 5). Scale bar: 1 mm. F, pelvic girdle of *Metavelifer multiradiatus*, AMNH 91800SD, in ventral view. Scale bar: 2 mm. Abbreviations: cle, cleithrum; cor, coracoid; iw, internal wing of the pelvic girdle; mp, median process of the pelvic girdle; pcl, postcleithrum; pel, pelvic girdle; psp, pelvic spine; sca, scapula; uro, urohyal.

from fossils. Thus, the convergent appearance of the features in both clades is implied by analysis 2. Previously, the absence of the fossil taxa mistakenly supported a relationship between these two clades that show a high level of character transformation (especially reduction), in a way similar to so-called long-branch attraction in molecular phylogenetics.

The result of analysis 2 (including fossils) shows congruence with previous morphological (Johnson & Patterson, 1993; Wiley *et al.*, 2000) as well as some molecular analyses (Wiley *et al.*, 2000; Smith & Wheeler, 2006; Grande *et al.*, 2013 with parsimony); however, it contradicts other molecular results. For instance, the monophyly of Acanthomorpha (including Lampridiformes) is recovered unambiguously, in contrast with phylogenies based on the mitogenome (Miya *et al.*, 2001, 2003, 2005; Poulsen *et al.*, 2013). Other large-scale molecular studies using diverse markers and methods proposed a Lampridiformes–Euacanthopterygii clade (Near *et al.*, 2012, 2013;

Faircloth *et al.*, 2013), which is not supported by our data. Should this alternative molecular hypothesis be confirmed by future studies, however, some lampridomorph characters are also found in euacanthopterygians and could be taken as potential evidence of a relationship between both clades. These include the anatomy of the pelvic skeleton (with the pelvic bones joined medially by their internal wings) and the presence of a pelvic spine in several taxa.

TAXONOMY AND CHARACTER EVOLUTION

Studies such as Johnson & Patterson (1993), Olney *et al.* (1993), or Otero & Gayet (1996) established a framework for large-scale acanthomorph classification. Once we established that our second analysis (Fig. 6), including both extant Lampridiformes and Cretaceous fossils, efficiently sorted out homology and homoplasy in our character set, we were able to bring forth some new taxonomic hypotheses and confirm some others.

Table 2. List of the characters used in the study

1	<i>Postmaxillary process of the premaxilla</i> : 0, absent; 1, present; 2, present with a 'gaidoid' notch.	Patterson & Rosen, 1989
2	<i>Ascending process of the premaxilla</i> : 0, shorter than the alveolar process; 1, equal to or longer than the alveolar process	Olney <i>et al.</i> , 1993: character 3, in part
3	<i>Number of supramaxillae</i> : 0, two; 1, one; 2, none.	Otero & Gayet, 1996: characters 24, 31 & 46; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012: character 28
4	<i>Anterior palatine process</i> : 0, present; 1, absent.	Olney <i>et al.</i> , 1993: character 1
5	<i>Lateral ethmoid</i> : 0, not linked to the palate–quadrate region; 1, linked to the palate–quadrate region by a narrow process.	Gayet, 1979
6	<i>Mesethmoid</i> : 0, anterior to the lateral ethmoid (Fig. 1A); 1, median or posterior to the lateral ethmoid (Fig. 1B, C).	Olney <i>et al.</i> , 1993: character 2
7	<i>Antorbital</i> : 0, present; 1, absent.	Otero & Gayet, 1996: character 14
8	<i>Ascending process of the lacrymal</i> : 0, absent; 1, present.	Otero & Gayet, 1996: character 39
9	<i>Supraorbital sensory canal</i> : 0, fully ossified; 1, middle and anterior part of the canal are not ossified.	Otero & Gayet, 1996: characters 29 & 37; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012: character 32
10	<i>Orbitosphenoid</i> : 0, present; 1, absent.	Otero & Gayet, 1996: character 38
11	<i>Basisphenoid</i> : 0, present; 1, absent.	Otero & Gayet, 1996: character 30
12	<i>Frontal vault or cradle</i> : 0, absent; 1, present.	Olney <i>et al.</i> , 1993: character 3, in part
13	<i>Interfrontal flat</i> : 0, absent; 1, present.	Otero & Gayet, 1996: character 23
14	<i>Frontal branch of the sensory canal</i> : 0, runs through the frontal and pterotic in a closed tube; 1, runs through the frontal and pterotic in a groove.	Otero & Gayet, 1996: character 2
15	<i>Preopercular branch of the sensory canal</i> : 0, opens throughout pores; 1, opens throughout an indentation.	Otero & Gayet, 1996: characters 3 & 25; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012: character 3
16	<i>Size of the sagittal crest (composed at least by the supraoccipital)</i> : 0, absent or small crest; 1, developed sagittal crest.	Olney <i>et al.</i> , 1993: character 14; Otero & Gayet, 1996: character 1
17	<i>Frontal bone forming part of the sagittal crest</i> : 0, absent (Fig. 1A); 1, present (Fig. 1B, C).	Otero & Gayet, 1996: character 18, in part; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012: character 18
18	<i>Mesethmoid bone forming part of the sagittal crest</i> : 0, absent (Fig. 1A, C); 1, present (Fig. 1B).	Otero & Gayet, 1996: character 18, in part; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012: character 19
19	<i>Posterior edge of the sagittal crest</i> : 0, convex (rounded crest, Fig. 1B, C); 1, concave (half-boomerang shaped crest, Fig. 1A).	Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012: character 20
20	<i>Length of the sagittal crest</i> : 0, short, entirely behind the orbit (Fig. 1A); 1, long, from the nasal area to the occiput (Fig. 1B, C).	Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012: character 21
21	<i>Thickened anterior edge of the sagittal crest</i> : 0, absent; 1, present.	Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012: character 22
22	<i>Dorsal limb of the posttemporal</i> : 0, not firmly bound to the epiotic; 1, firmly bound to the epiotic.	Stiasny, 1986; Johnson & Patterson, 1993: character 5
23	<i>Spina occipitalis</i> : 0, absent; 1, present.	Otero & Gayet, 1996: character 12
24	<i>Foramen magnum</i> : 0, dorsal to the tripartite occipital condyle; 1, bounded laterally by the exoccipital condyles.	Olney <i>et al.</i> , 1993: character 12
25	<i>Cranio-hyomandibular condyle</i> : 0, two-headed (Fig. 1D); 1, single-headed (Fig. 1E, F).	Oelschläger, 1983; Grande <i>et al.</i> , 2013: character 6
26	<i>Plate-like anterior process of the hyomandibula</i> : 0, absent; 1, present.	Otero & Gayet, 1996: character 15
27	<i>Beryciform foramen in the distal ceratohyal</i> : 0, present; 1, absent.	Oelschläger, 1983
28	<i>Number of branchiostegal rays</i> : 0, nine or more; 1, eight; 2, seven or fewer.	Otero & Gayet, 1996: characters 4, 27 & 41; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012: character 4
29	<i>Urohyal</i> : 0, not expanded ventrally (Fig. 1G); 1, expanded by a large ventral lamina (Fig. 1H).	New
30	<i>Posterior border of the preopercular</i> : 0, smooth; 1, spiny.	Otero & Gayet, 1996: character 33
31	<i>Posterior border of the opercular</i> : 0, smooth; 1, spiny.	Otero & Gayet, 1996: character 40
32	<i>Total number of vertebrae</i> : 0, fewer than 40; 1, 40–60; 2, 60 or more.	Olney <i>et al.</i> , 1993: characters 10 & 25
33	<i>Neural spines of vertebral centra (unknown for the first neural spine of most fossils)</i> : 0, autogenous; 1, fused with the centrum.	Otero & Gayet, 1996: character 5
34	<i>Orientation of the first neural spine</i> : 0, inclined posteriorly; 1, inclined anteriorly and in close association with the cranium.	Olney <i>et al.</i> , 1993: character 16
35	<i>Point of origin of anterior epineurals</i> : 0, neural arches or spines; 1, centra or transverse processes.	Otero & Gayet, 1996: character 13

- 36 *Epineurals on the postabdominal vertebrae*: 0, present; 1, absent.
 37 *Epipleurals*: 0, present; 1, absent.
 38 *Number of supraneurals (predorsals in Otero & Gayet, 1996)*: 0, three (Fig. 2A); 1, two (Fig. 2B); 2, one; 3, none.
 39 *Position of supraneurals*: 0, at least one posterior to the first neural spine; 1, all anterior to the first neural spine (Fig. 2A, B).
 40 *Position of the first dorsal pterygophore*: 0, posterior to the second neural spine; 1, anterior to the second neural spine (Fig. 2A); 2, anterior to the first neural spine (Fig. 2B).
 41 *Orientation of the first two dorsal pterygophores*: 0, vertical (Fig. 2A, B); 1, inclined forward over neurocranium.
 42 *Spines on the dorsal fin*: 0, absent; 1, present (Fig. 2A, B).
 43 *Elongated and unbranched first soft ray of the dorsal fin*: 0, absent; 1, present (Fig. 2A, B).
 44 *Soft rays of the dorsal fin*: 0, at least some branched rays; 1, all rays unbranched.
 45 *Anal fin*: 0, present; 1, absent.
 46 *Hemaxanal complex*: 0, absent; 1, present.
 47 *Spines on the anal fin*: 0, absent; 1, present.
 48 *Neural spine of the second preural vertebra*: 0, short and leaf-shaped; 1, long and spine-like.
 49 *Stegural*: 0, autogenous; 1, fused to the first ural centrum.
 50 *Number of epurals*: 0, three; 1, two.
 51 *Number of hypurals*: 0, six (Fig. 3A, C); 1, five or fewer (Fig. 3B).
 52 *Upper hypurals*: 0, independent bones (Fig. 3A); 1, fused together (Fig. 3B, C).
 53 *Lower hypurals*: 0, autogenous to the ural centra (Fig. 3A, B); 1, fused to the second ural centrum (Fig. 3C).
 54 *Upper hypurals*: 0, autogenous to the ural centra (Fig. 3A, B); 1, fused together (Fig. 3B, C).
 55 *Lower hypurals*: 0, autogenous (Fig. 3A, C); 1, fused to the pseudurostylar centrum (PU1 + U1) (Fig. 3B).
 56 *Urodermals*: 0, present; 1, absent.
 57 *Dermal caudal scutes*: 0, present; 1, absent.
 58 *Overlap of the caudal skeleton by the caudal fin rays*: 0, little overlap; 1, extensive overlap (hypurostegy) (Fig. 3D, E).
 59 *Number of principal rays in the caudal fin*: 0, 19 or more; 1, 18 or fewer.
 60 *Supracleithrum*: 0, smooth; 1, spiny.
 61 *Postcleithra*: 0, separate bones; 1, two bones fused together.
 62 *Number of autogenous pectoral fin radials*: 0, four; 1, three.
 63 *Contact between the pelvic girdle and the coracoid*: 0, absent (Fig. 4A); 1, present (Fig. 4B, C).
 64 *Internal wings of the pelvic bone*: 0, separated (Fig. 4D); 1, joined medially (Fig. 4E, F).
 65 *Median processes of the pelvic bones*: 0, non-overlapping (Fig. 4E, F); 1, overlapping medially (Fig. 4D).
 66 *Number of pelvic soft rays*: 0, eight or more; 1, seven; 2, six or fewer.
 67 *Pelvic spine*: 0, absent; 1, present (Fig. 4B).
- Otero & Gayet, 1996: character 44
 Otero & Gayet, 1996: character 43
 Olney *et al.*, 1993: character 13; Otero & Gayet, 1996: character 16, in part; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012: character 16
 Otero & Gayet, 1996: character 16, in part; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012: character 17, in part
 Olney *et al.*, 1993: character 4, in part
 Olney *et al.*, 1993: character 15
 Otero & Gayet, 1996: character 6, in part
 New
 Grande *et al.*, 2013: character 15
 Olney *et al.*, 1993: character 30
 Otero & Gayet, 1996: character 7
 Otero & Gayet, 1996: character 6, in part
 Otero & Gayet, 1996: character 28
 Grande *et al.*, 2013: character 26
 Otero & Gayet, 1996: characters 19 & 35; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012: character 23
 Otero & Gayet, 1996: character 20
 Otero & Gayet, 1996: character 48
 Wiley & Johnson, 2010: character 5
 Grande *et al.*, 2013: character 24
 Otero & Gayet, 1996: character 21
 Otero & Gayet, 1996: character 8
 Otero & Gayet, 1996: character 9
 Le Danois & Le Danois, 1964; Patterson, 1968; Oelschlager, 1974
 Otero & Gayet, 1996: character 11
 Otero & Gayet, 1996: character 34
 Otero & Gayet, 1996: character 47
 Olney *et al.*, 1993: character 7
 Gill, 1903; Le Danois, 1955; Stiassny & Moore, 1992: character 5, in part; Otero & Gayet, 1996: character 17, in part
 New
 Stiassny & Moore, 1992: character 1, in part
 Otero & Gayet, 1996: characters 10 and 22; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012: character 10
 Stiassny & Moore, 1992: character 3; Johnson & Patterson, 1993: character 13

Column 1, character number; column 2, character description; column 3, references.

Table 3. Character matrix used in the study

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34		
<i>Synodus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Gymnoscopelus</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	
† <i>Ctenothrissa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
† <i>Pharmacichthys venenifer</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
† <i>Pharmacichthys numismalis</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
† <i>Pharmacichthys judensis</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
† <i>Aipichthyoides</i>	?	0	0	?	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
† <i>Paraipichthys</i>	0	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
† <i>Aipichthys velifer</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
† <i>Aipichthys oblongus</i>	0	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
† <i>Aipichthys minor</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
† <i>Freigichthys</i>	0	0	?	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
† <i>Aspesaichthys</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
† <i>Zoqueichthys</i>	0	0	0	?	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
† <i>Pycnosteroides</i>	?	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polymixia</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
† <i>Sphenocephalus</i>	2	0	1	0	0	0	1	?	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aphredoderus</i>	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Merluccius</i>	2	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myripristis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Metavelifer</i>	0	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lampris</i>	0	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trachipterus</i>	0	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Regalecus</i>	0	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Table 3. Continued

	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67				
<i>Synodus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Gymnoscopelus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
† <i>Ctenothrissa</i>	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	?	?	0	0	0	0		
† <i>Pharmacichthys venenifer</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	?	?	?	2	0	0	0	
† <i>Pharmacichthys numismalis</i>	1	0	0	1	1	2	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	?	?	?	2	0	0	0	
† <i>Pharmacichthys judensis</i>	1	0	0	1	1	2	0	1	?	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	?	1	1	0	0	0	?	1	?	?	?	2	0	0	0	
† <i>Aipichthyoides</i>	?	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	?	?	?	1	0	0	0	
† <i>Paraipichthys</i>	?	?	0	1	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	?	0	0	1	?	?	?	2	0	0	0
† <i>Aipichthys velifer</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	?	?	?	2	0	0	0	
† <i>Aipichthys oblongus</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	1	?	?	?	?	0	0	0
† <i>Aipichthys minor</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	?	?	?	2	0	0	0
† <i>Freigichthys</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	?	?	0	?	0	?	0	1	1	?	0	0	0	1	?	?	?	1	0	1	0
† <i>Aspesaichthys</i>	?	?	0	1	1	0	1	?	0	0	?	?	?	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
† <i>Zoquichthys</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	?	?	?	?	0	0	0	0
† <i>Pycnosteroide</i>	1	0	1	1	0	2	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	?	?	?	2	1	0	0
<i>Polymixia</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
† <i>Sphenocephalus</i>	?	?	?	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?
<i>Aphredoderus</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Merluccius</i>	1	1	1	3	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myripristis</i>	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1
<i>Metavelifer</i>	0	1	1	2	1	2	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0
<i>Lampris</i>	-	1	1	2	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Trachipterus</i>	-	1	1	3	-	2	1	0	1	1	1	-	-	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	2	0	0
<i>Regalecus</i>	-	1	1	3	-	2	1	0	1	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	2	0	0

†, extinct taxon; ?, unknown character state; -, inapplicable character state.

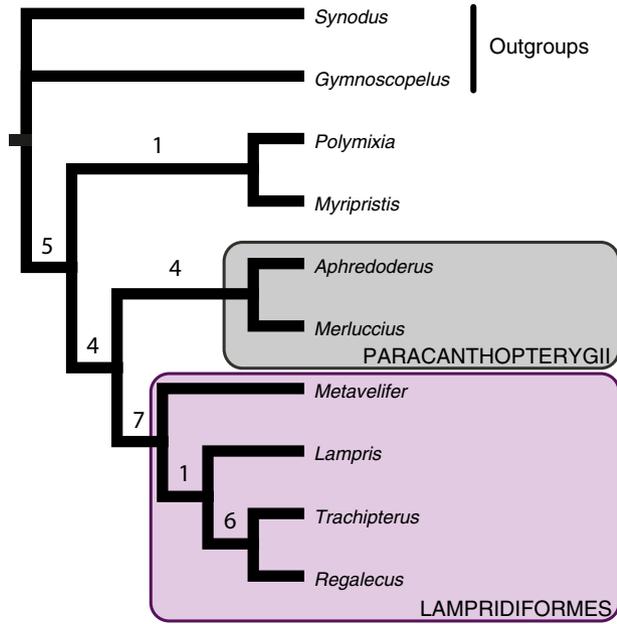


Figure 5. Most parsimonious tree obtained after analysis 1 (with only the ten extant taxa included). Numbers above branches are Bremer indexes; tree length = 107 steps; consistency index, CI = 0.64; retention index, RI = 0.71.

The classification of acanthomorphs we propose is as follows:

TELEOSTEI MÜLLER, 1846
 NEOTELEOSTEI NELSON, 1969
 EURYPTERYGII ROSEN, 1973
 CTENOSQUAMATA ROSEN, 1973
 ACANTHOMORPHA ROSEN, 1973

Included taxa: Euacanthomorpha (see below); Lampridomorpha (see below).

Eight unambiguous character states support Acanthomorpha.

1. Frontal branch of the sensory canal running through the frontal and pterotic in a groove (character 14, 0 → 1).
 In non-acanthomorph teleosts, this canal is enclosed within a bony tube. There is a reversal of this character state in †*Pharmacichthys numismalis*.
2. Developed sagittal crest (character 16, 0 → 1).
 The sagittal crest primitively consists of the supraoccipital alone. It is secondarily reduced in taeniosome lampridiforms (exemplified by *Trachipterus* and *Regalecus*).
3. Dorsal limb of the post-temporal firmly bound to the epiotic (character 22, 0 → 1).
 This acanthomorph synapomorphy was first proposed by Stiassny (1986).

4. Spines in the dorsal fin (character 42, 0 → 1).
 They are secondarily lost in *Merluccius* and all lampridiforms, except veliferids.
5. Hemaxanal complex (character 46, 0 → 1).
 This fusion of the anteriormost anal pterygiophores is secondarily lost in *Merluccius* and most lampridiforms.
6. Spines in the anal fin (character 47, 0 → 1).
 In several acanthomorph groups not included in the analysis (such as batrachoidiforms and nototheniids), spines are present in the dorsal fin only. This suggests that the presence of spines in the anal and dorsal fins is not phylogenetically linked and should be treated as two independent characters. This contradicts character 6 from Otero & Gayet (1996). Like the dorsal fin spines, anal fin spines are lost in *Merluccius* and lampridiforms, excluding veliferids.
7. Loss of the urodermals (character 56, 0 → 1).
8. Loss of the dermal caudal scutes (character 57, 0 → 1).

Seven out of ten acanthomorph characters from Otero & Gayet (1996) are recovered here as acanthomorph synapomorphies. Their character 5 (neural spines fused to their centra), which is our character 33 (0 → 1), is interpreted as a ctenosquamate synapomorphy instead. Their character 10 (reduction of the number of pelvic fin rays to seven: character 66, 0 → 1) is recovered as independently derived in euacanthomorphs (see below), †*Aipichthyoides*, and clade B (see below). Optimization of their character 3 (our character 15, 0 → 1) is ambiguous: it could also be a euacanthomorph synapomorphy.

EUACANTHOMORPHA JOHNSON & PATTERSON, 1993

Included taxa: Polymixiiformes (represented by *Polymixia*); Euacanthopterygii (represented by *Myripristis*); Paracanthopterygii (represented by †*Sphenocephalus*, *Aphredoderus*, and *Merluccius*).

Five character states are unambiguously found to support a clade that includes *Polymixia*, *Myripristis*, †*Sphenocephalus*, *Aphredoderus*, and *Merluccius*, to the exclusion of extant lampridiforms. This clade matches the one named Euacanthomorpha by Johnson & Patterson (1993).

1. Postmaxillary process of the premaxilla (character 1, 0 → 1).
 A posterior notch appears on this process in paracanthopterygians.
2. Spina occipitalis (character 23, 0 → 1).
 This character was interpreted as an acanthomorph synapomorphy by Stiassny (1986), who first described it.

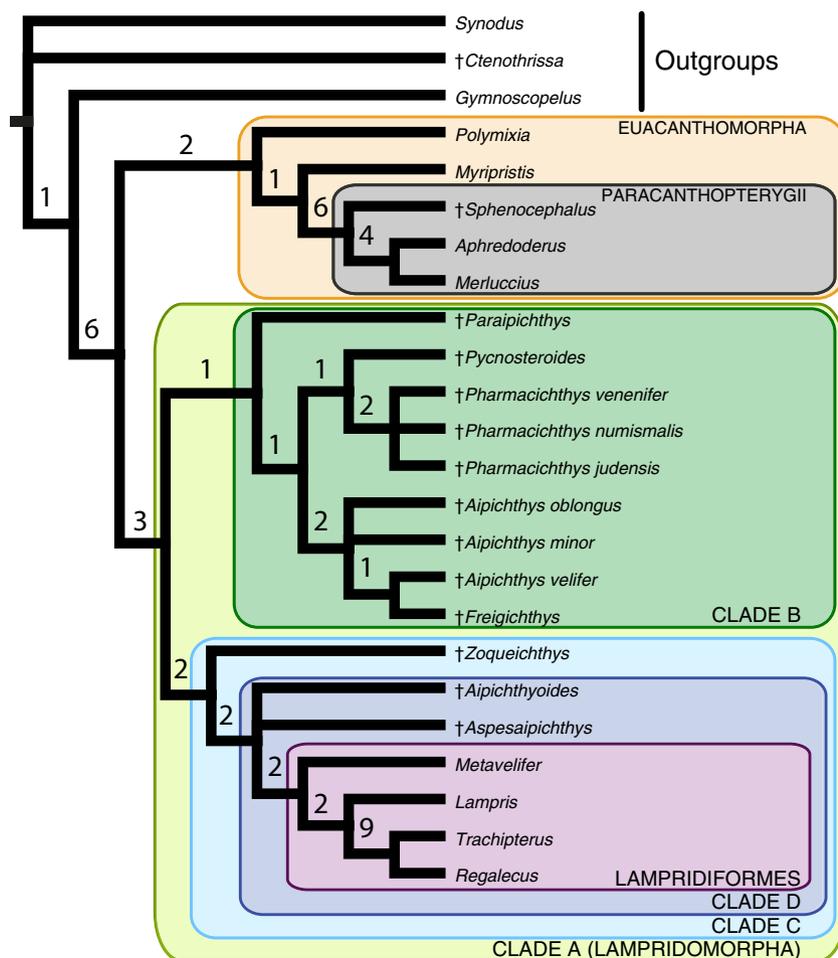


Figure 6. Strict consensus of the 12 most parsimonious trees obtained after analysis 2 (with all 24 taxa, fossil and extant, included). Fossil taxa are indicated by daggers (†). Numbers above branches are Bremer indexes; tree length = 155 steps; consistency index, CI = 0.48; retention index, RI = 0.72.

3. Foramen in the distal ceratohyal (character 27, 1 → 0).

A so-called ‘beryciform’ foramen is also present in †*Ctenothrissa*, †*Pycnosteroides*, †*Pharmacichthys*, and in veliferid lampridiformes. It is secondarily lost in extant paracanthopterygians.

4. Anterior epineurals originating on vertebral centra or transverse processes (character 35, 0 → 1).

The state appears convergently in †*Pharmacichthys* and †*Pycnosteroides*.

5. Seven pelvic soft rays or fewer (character 66, 1 → 0). This character is interpreted as an acanthomorph synapomorphy by Otero & Gayet (1996: character 10).

Otero & Gayet (1996, character 11) proposed that a caudal fin with a maximum of 18 principal rays (our character 58, 0 → 1) was another synapomorphy of Euacanthomorpha. The optimization of this character state is ambiguous.

LAMPRIDOMORPHA

We propose to name Lampridomorpha the clade that unites Lampridiformes with †*Pycnosteroididae*, †*Pharmacichthyidae*, and †*Aipichthyoidea* (Fig. 6, clade A). This name was already used in several studies (e.g. McCune & Carlson, 2004; Dillman *et al.*, 2011) – sometimes as ‘Lampriomorpha’ (Nelson, 2006) or ‘Lampridacea’ (Wiley & Johnson, 2010), but always as a superorder with a taxonomic composition identical to the order Lampridiformes. Lampridomorpha is sister to Euacanthomorpha, therefore we suggest for subsequent workers to use this name for grouping Lampridiformes and all fossil taxa most closely related to them than to any other extant acanthomorph taxon (i.e. total-group Lampridiformes).

Included taxa: †*Pycnosteroides levispinosus* (Hay, 1903); †*Pharmacichthys venenifer* Smith Woodward, 1942;

†*Pharmacichthys numismalis* Gayet, 1980a; †*Pharmacichthys judensis* Gayet, 1980b; †*Aipichthys minor* (Pictet, 1850); †*Aipichthys velifer* Smith Woodward, 1901; †*Aipichthys oblongus* Gayet, 1980a; †*Paraipichthys lusitanicus* Gaudant, 1978; †*Freigichthys elleipsis* Otero, 1997; †*Aipichthyoidea galeatus* Gayet, 1980b; †*Aspesaipichthys cavaensis* Taverne, 2004; †*Zoqueichthys carolinae* Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012; Lampridiformes.

Presumably included taxa (not present in our analysis): †*Aipichthys nuchalis* (Dixon, 1850); †*Aipichthys pretiosus* Steindachner, 1860; †*Aipichthyoidea formosus* Gayet, 1980b; †*Errachidia pentaspinosa* Murray & Wilson, 2014; †*Homalopagus multispinosus* Murray & Wilson, 2014; †*Magrebichthys nelsoni* Murray & Wilson, 2014.

These taxa present most of the synapomorphies that characterize Lampridomorpha (see below). †*Errachidia* and †*Homalopagus* are retained as Lampridomorpha *incertae sedis*, as Murray & Wilson (2014: fig. 12) found in their analysis (although they considered them to be †*Aipichthyoidea incertae sedis* and included no living lampridomorphs in their analysis).

Within Lampridomorpha, our topology challenges the taxonomy established by previous studies. Indeed, Otero & Gayet's (1996) †*Aipichthyoidea* is not monophyletic: some of its representatives are most closely related to crown Lampridiformes, whereas others are grouped with the †*Pycnosteroididae* + †*Pharmacichthyidae* clade.

Furthermore, †*Aipichthyidae sensu* Alvarado-Ortega & Than-Marchese (2012), is paraphyletic according to the position of †*Paraipichthys* as sister to all other members of clade B. The genus †*Aipichthys* is also paraphyletic, or should include †*Freigichthys*, a taxonomic revision already suggested by Alvarado-Ortega & Than-Marchese (2012: fig. 8). Finally, †*Aipichthyoidea* as proposed by these authors is also challenged by our results, with †*Aipichthyoidea* and †*Aspesaipichthys* forming part of clade D, but not †*Zoqueichthys*.

Our results therefore imply that, instead of forming a clade, †*Aipichthyoidea* as a whole is a paraphyletic assemblage of Late Cretaceous acanthomorphs, more or less closely related to extant lampridiforms.

We found nine potential synapomorphies for Lampridomorpha, including eight for which the optimization is unambiguous.

1. Loss of the antorbital (character 7, 0 → 1).

This also occurs convergently in extant paracanthopterygians.

2. Ascending process on the lachrymal (character 8, 0 → 1).

It is present in †*aipichthyoids* and †*Pycnosteroides*, but appears independently in paracanthopterygians (Patterson & Rosen, 1989). It is optimized as lost in †*pharmacichthyids* and lampridiforms.

3. Single-headed cranial articular condyle on the hyomandibula (character 25, 0 → 1).

Despite Oelschläger's (1983: 108) interpretation of the double-headed articular condyle as an 'advanced' feature of percomorphs, the same state (Fig. 1D) occurs in myctophiforms (Paxton, 1972) and aulopiforms, suggesting that it is plesiomorphic for acanthomorphs. Therefore, we view the reduction to just one condyle as a derived character state of lampridomorphs (Fig. 1E, F), acquired convergently by some paracanthopterygians (Grande *et al.*, 2013) and by †*Ctenothrissa*.

4. All supraneurals anterior to the first neural spine (Fig. 2A, B; character 39, 0 → 1).

The state is reversed in †*Pycnosteroides*.

5. First dorsal pterygiophore inserting anterior to the second neural spine (Fig. 2A, B; character 40, 0 → 1). This character is further derived in lampridiforms (Fig. 2B), †*Pycnosteroides*, and two species of †*Pharmacichthys*, where the first dorsal pterygiophore inserts anterior to the first neural spine.

6. First soft ray of the dorsal fin elongated and unbranched (character 43, 0 → 1).

In †*Aipichthys* (Fig. 2A), for example, the anteriormost dorsal fin ray that is branched is the second one. In taeniosome lampridiforms, all dorsal fin rays are unbranched. In all of these cases, the first dorsal ray is also the longest (not visible in Fig. 2).

We infer a reversal in †*Pycnosteroides*, where all dorsal fin rays are branched.

7. Pelvic girdle contacting the coracoids medially (character 63, 0 → 1).

Contact between the pelvic and pectoral girdles is common in acanthomorphs, as described by Stiassny & Moore (1992), but it can occur in different ways. In *Polymixia* and *Aphredoderus*, there is no contact. In *Merluccius* (Fig. 4A) and *Myripristis*, the pelvic girdle contacts the cleithra, but not the coracoids. In fossil lampridomorphs (Fig. 4B), it is unclear whether it contacts both coracoids and cleithra, or just the coracoids. In Lampridiformes (Fig. 4C) the pelvic girdle contacts an enlarged and ventrally expanded coracoid (Le Danois, 1955), incorrectly referred to as a 'hypocoracoid' by Gill (1903).

8. Pelvic bones joined medially by their internal wings (character 64, 0 → 1).

This character also occurs in most euacanthopterygians, but not in polymixiiforms (Fig. 4D) or paracanthopterygians. Although the character state is observable only in two of our fossil taxa (†*Freigichthys* and †*Zoqueichthys*; Fig. 4E), their respective positions in the final tree favours the interpretation that it appeared in the last common ancestor of lampridomorphs.

The following feature can also be optimized as a ctenosquamate synapomorphy.

9. Hypurostegy of the caudal fin rays (character 58, 0 → 1).

This character is also present (amongst many others) in myctophids and in numerous euacanthopterygians (e.g. scombrids, carangids, luvareids, and xiphioids). It is noteworthy that this ambiguous synapomorphy was the main argument that Patterson (1968, 1993) and later authors (e.g. Olney *et al.*, 1993) mentioned to justify a relationship between †aipichthyoids (Fig. 3D) and lampridiforms (Fig. 3E).

Otero & Gayet (1996) proposed four synapomorphies for their †Aipichthyoidea. Here, we demonstrate that three of these (the loss of the antorbital, the anterior insertion of the supraneurals, and the contact between pelvic and pectoral girdles) in fact characterize a more inclusive clade: they can be assigned without ambiguity to Lampridomorpha. Their last putative synapomorphy of †aipichthyoids (plate-like process on the hyomandibula: character 26, 0 → 1) is unambiguously optimized as a ctenosquamate synapomorphy. Therefore, our data do not support any synapomorphies for †Aipichthyoidea, which we regard as a non-monophyletic assemblage.

Some other character reconstructions of the present study are worth mentioning. For example, the true pelvic spine (character 67, 0 → 1) was thought to be a diagnostic character of acanthopterygians (Stiasny & Moore, 1992; Johnson & Patterson, 1993). There is a pelvic spine in at least two lampridiforms, however: †Pycnosteroidea (Fig. 4B) and †Magrebichthys (Murray & Wilson, 2014). Murray & Wilson (2014) also described a spine in the pelvic fins of †Errachidia and †Homalopagus, but this interpretation is questionable because the structures are incomplete, and can also be interpreted as enlarged and unbranched soft rays (as in †Aipichthys). Therefore, when our data are considered, pelvic spines appeared at least twice independently: in Euacanthopterygii and in certain lampridiforms.

UNNAMED CLADE B

Included taxa: †Pycnosteroidea levispinosus (Hay, 1903), †Pharmacichthys venenifer Smith Woodward, 1942, †Pharmacichthys numismalis Gayet 1980a, †Pharmacichthys judensis Gayet 1980b, †Aipichthys minor (Pictet, 1850), †Aipichthys velifer Smith Woodward, 1901, †Aipichthys oblongus Gayet 1980a, †Paraipichthys lusitanicus Gaudant 1978, †Freigichthys elleipsis Otero 1997.

Presumably included taxa (not present in our analysis): †Aipichthys nuchalis (Dixon, 1850), †Aipichthys pretiosus Steindachner, 1860; †Magrebichthys nelsoni Murray & Wilson, 2014.

This clade (Fig. 6, clade B) is supported by only one synapomorphy.

1. Six or fewer soft rays in the pelvic fin (character 66, 0 → 2).

The state is reversed in †Freigichthys, and is also present in *Trachipterus* + *Regalecus*. The state of this character is unknown for †Aipichthys oblongus.

UNNAMED CLADE C

Included taxa: †Aipichthyoidea galeatus Gayet 1980b, †Aspesaipichthys cavaensis Taverne 2004, †Zoqueichthys carolinae Alvarado-Ortega & Than-Marchese 2012, Lampridiformes.

Presumably included taxa (not present in our analysis): †Aipichthyoidea formosus Gayet 1980b.

This clade (Fig. 6, clade C) is supported by two synapomorphies, both unique to it.

1. Frontal bone forming part of the sagittal crest (Fig. 1B, C), which usually (Fig. 1A) consists of the supraoccipital only (character 17, 0 → 1).

2. Long sagittal crest (Fig. 1B, C), extending from the nasal area to the occiput (character 20, 0 → 1).

Both synapomorphies are unknown in †Aspesaipichthys, because of incomplete preservation. They are reversed in taeniosome lampridiforms (*Trachipterus* + *Regalecus*), which are characterized by reduced crests.

UNNAMED CLADE D

Included taxa: †Aipichthyoidea galeatus Gayet 1980b, †Aspesaipichthys cavaensis Taverne 2004, Lampridiformes.

Presumably included taxa (not present in our analysis): †Aipichthyoidea formosus Gayet 1980b.

This clade (Fig. 6, clade D) is supported by three synapomorphies.

1. Mesethmoid median or posterior to the lateral ethmoids (character 6, 0 → 1).

In acanthomorphs, the mesethmoid is generally located anterior to the lateral ethmoids (Fig. 1A).

In †Aipichthyoidea, the mesethmoid composes the sagittal crest; dorsally, it is median to the lateral ethmoids (Fig. 1B). In lampridiforms (Olney *et al.*, 1993: 148), the mesethmoid is partly median, partly posterior (Fig. 1C), or completely posterior (in taeniosomes) to the lateral ethmoids.

2. Five hypurals or fewer (character 51, 0 → 1).

There is a reversal in veliferids (Fig. 3C), a convergence in euacanthopterygians and some paracanthopterygians.

3. Lower hypurals fused together (character 54, 0 → 1).

In †*Aipichthyoides*, †*Aspesaipichthys* (Fig. 3B), and veliferids (Fig. 3C), hypurals one and two are joined together at the base, thus partially fused together. The fusion is complete in *Lampris*. This state is convergent in *Aphredoderus* and *Merluccius*.

LAMPRIDIFORMES GOODRICH, 1909

Synonyms: Allotriognathi Regan, 1907; Lampriformes Goodrich, 1909.

Remark: A debate exists on whether the order should be named ‘Lampriformes’ or ‘Lampridiformes’. ‘Lampriformes’ has been used several times following the recommendations of Steyskal (1980), for example in Olney (1984), Grande *et al.* (2013), and most notably in Nelson’s widely used handbook *Fishes of the World* (Nelson, 2006), as well as in the online database FishBase (Froese & Pauly, 2014; <http://www.fishbase.org>); however, Patterson, in an appendix to Olney *et al.* (1993), advocated the use of ‘Lampridiformes’. This orthography has been followed by the vast majority of recent phylogenetic papers, including the review of teleost classification by Wiley & Johnson (2010) and the *DeepFin-EToL* classification (Betancur-R. *et al.*, 2013b). Therefore, we chose to maintain current usage and use the name ‘Lampridiformes’.

Included taxa: See reviews in Olney *et al.*, 1993; Roberts, 2012.

Olney *et al.* (1993) proposed four osteological synapomorphies for Lampridiformes. All of these were retrieved here (one has an ambiguous optimization and another is not a discrete character state in our matrix), and we propose additional ones, for a total of 14 synapomorphies (four cannot be unambiguously assigned to the clade because of missing data in the fossil sister groups).

1. Ascending process of the premaxilla equal or longer than the alveolar process (character 2, 0 → 1).
An elongate ascending process is a lampridiform synapomorphy according to Olney *et al.* (1993: 148).
2. Loss of the supramaxillae (character 3, 0 → 2).
It is also the case in modern paracanthopterygians and in myctophids, by convergence.
3. Loss of the anterior palatine process (character 4, 0 → 1).
This lampridiform synapomorphy, according to Olney *et al.* (1993: 147), is here optimized as ambiguous, because the character state data are missing for the immediate fossil outgroups in our matrix.
4. Loss of the ascending process on the lachrymal (character 8, 1 → 0).
This is a reversal of Lampridomorpha character number one.
5. ‘Vault’ or ‘cradle’ on the frontal, accommodating the premaxilla and the rostral cartilage (character 12, 0 → 1).
This state is part of Olney *et al.*’s (1993: 148) synapomorphy number 3.
6. Seven or fewer branchiostegal rays (character 28, 1 → 2).
This state is convergent with paracanthopterygians and *Polymixia*.
7. Urohyal expanded by a large ventral lamina (Fig. 1H; character 29, 0 → 1).
The optimization is ambiguous for this state because of missing data in fossils. A large ventral lamina on the urohyal is also present in many deep-bodied euacanthopterygians not included in the analysis, like menids and some carangids.
8. Epineurals lost on the postabdominal vertebrae (character 36, 0 → 1).
This state is convergent with extant paracanthopterygians.
9. Loss of the epipleurals (character 37, 0 → 1).
An independent loss occurred in Euacanthopterygii + Paracanthopterygii and in †*Pycnosterooides*.
10. Only two supraneurals (character 38, 0 → 2).
All lampridiforms included in our analysis have one supraneural at most (hence the character state presented here); however, *Velifer hypselopterus* Bleeker, 1879 (not included) is the only extant species with two supraneurals (Fig. 2B), suggesting that the reduction to two supraneurals is the lampridiform synapomorphy. Such a reduction is convergent with paracanthopterygians and *Myripristis*.
11. First dorsal pterygiophore inserting anterior to the first neural spine (Fig. 2B; character 40, 1 → 2).
This character state is also observed (by convergence) in the †*Pharmacichthys* + †*Pycnosterooides* clade (with a reversion in †*Pharmacichthys venenifer*) and in euacanthopterygians not included in the analysis, such as echeneids, pleuronectoids, pataecids, and coryphaenids.
12. Upper hypurals fused together (Fig. 3B, C; character 52, 0 → 1).
The character can also be considered a synapomorphy of a potential †*Aspesaipichthys* + Lampridiformes clade (recovered in several parsimonious trees), convergent with modern paracanthopterygians.
13. Upper hypurals fused to the second ural centrum (Fig. 3C; character 53, 0 → 1).
Although it could also be interpreted as convergent in lampridids and veliferids, we follow Wiley & Johnson (2010), who favoured this character state as a lampridiform synapomorphy, as already noted by Patterson (1968). There is a reversal in

taeniosomes, which have greatly modified caudal skeletons, presumably associated with a reduction of the caudal fin. The state is also convergent with extant paracanthopterygians.

14. Postcleithra fused together (character 61, 0 → 1). This state is convergent with extant paracanthopterygians.

Our results are consistent with previous results regarding relationships within Lampridiformes (e.g. Olney *et al.*, 1993; Wiley *et al.*, 1998): veliferids are sister to a clade composed by lampridids and taeniosomes.

CONCLUSIONS

For the first time, Late Cretaceous acanthomorphs of uncertain affinities are included in a phylogenetic analysis along with representatives of all the major acanthomorph subgroups. Thanks to this taxonomic sampling allowing a better understanding of character state distribution among acanthomorphs, we are able to propose here new arguments concerning the phylogenetic position of Lampridiformes. Our results support a topology that is congruent with some previous works, both anatomical (Johnson & Patterson, 1993; Olney *et al.*, 1993) and molecular (Wiley *et al.*, 1998, 2000; Smith & Wheeler, 2006; Grande *et al.*, 2013). The present study is thus a new example of the utility of including fossils in phylogenetic studies where the extant taxa have very modified anatomies that lead to ambiguities in the assessment of potential homologies (e.g. Santini & Tyler, 2004; Friedman, 2012).

In addition to the position of Lampridiformes, we were able to clarify the relationships and taxonomy of the Cretaceous fossils we used, suggesting that †aipichthyoids, †pharmacichthyids, and †pycnoosteroidids are indeed closely related to modern lampridiforms, and demonstrating the paraphyly of †Aipichthyoidea.

The clade Lampridomorpha has been expanded in its composition, as it now includes extinct lineages along with the extant Lampridiformes. Our results show (Fig. 7) that lampridomorphs were already present in the Cenomanian, which is about 20 Myr earlier than the previously accepted oldest occurrence of the group (with †*Nardovelifer* in the Campanian–Maastrichtian). Thus, the oldest lampridomorphs are the same age as the oldest representatives of the other main acanthomorph subclades: Polymixiiformes (†*Homonotichthys* and †*Omosoma* from England, Lebanon and Morocco), Paracanthopterygii (†*Xenyllion* from North America), and Euacanthopterygii (diverse ‘beryciform’ genera from the Lebanon, Palestine, England, Portugal, Morocco, Slovenia, and Mexico), which are all from the Cenomanian or Turonian (Patterson, 1993; Wilson & Murray, 1996; Newbrey *et al.*, 2013).

The present study offers a new glimpse of the early evolution of lampridiforms, and of acanthomorphs as a whole. We show that lampridomorphs were a diverse group in the Cretaceous, represented by at least 14 species in the Cenomanian, which is an important part of the total acanthomorph diversity known at the time. Consistent with other acanthomorph groups (Friedman, 2010; Near *et al.*, 2013), it was later, in the Palaeogene, that the clade diversified while developing numerous

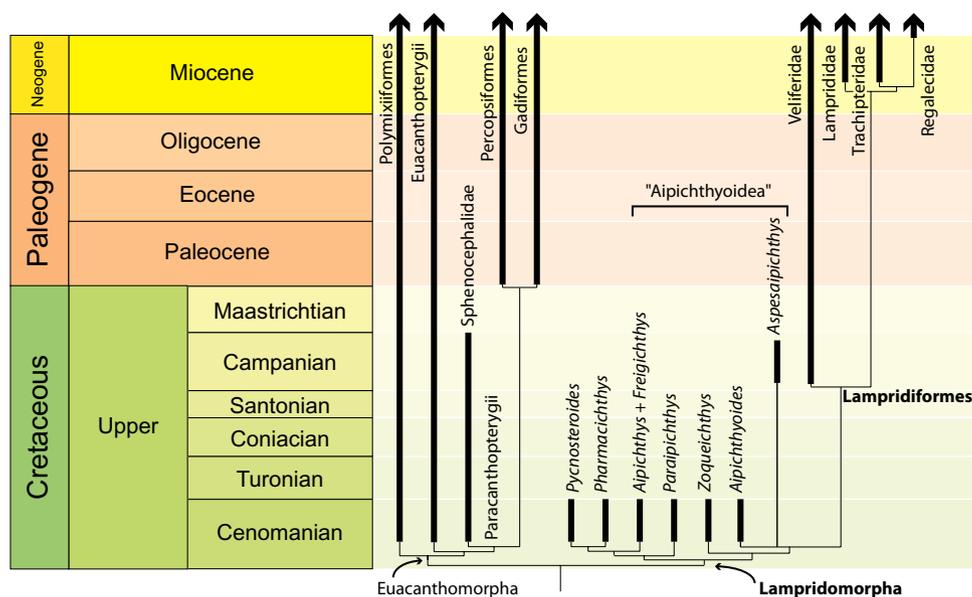


Figure 7. Hypothesis of acanthomorph interrelationships suggested by our results, with the ages of taxa highlighted (thick lines). The position of internal nodes does not reflect divergence times.

morphological innovations (Bannikov, 1999; Carnevale, 2004). These are the profound modification of the jaw articulations, reduction of spinous component of fins, and adaptation to a pelagic environment that are characteristic of extant Lampridiformes.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank Gaël Clément, Philippe Béarez, Patrice Pruvost, Romain Causse, and Zora Gabsi (MNHN), Martha Richter, Zerina Johanson, Emma Bernard, and James Maclaine (NHMUK), Marcus A. Krag (ZMUC), David Johnson (NMNH), and Barbara Brown and Radford Arrindell (AMNH) for access to collections or specimens under their care. Guy Duhamel and Mélyne Hauteceur (MNHN) are thanked for providing specimens from the Southern Ocean, as well as Anthony Herrel (MNHN) for access to dissection facilities, François Meunier and Hugo Dutel (MNHN) for help during dissections, and Eric Pellé (MNHN) for osteological preparations. Computed tomography (CT) was performed at the AST-RX, Plate-forme d'accès scientifique à la tomographie à rayons X, UMS 2700 Outils et Méthodes de la Systématique Intégrative (CNRS/MNHN), with the help of Miguel García-Sanz for data acquisition, Florent Goussard and Damien Germain (MNHN) for data treatment. Fabrice Fack (MNHN) provided PAUP 3.0 emulated with SheepShaver, as well as a thorough discussion on phylogenetics. Niels Bonde (ZMUC), Bouziane Khalloufi, Bruno Chanet, and Nalani Schnell (MNHN) are warmly thanked for their helpful discussions and comments at different stages of the work. Critical comments and advice from Alison Murray and an anonymous reviewer greatly improved the article. D.D. is supported by funding from ATM 'Formes possibles, formes réalisées' (MNHN).

REFERENCES

- Alvarado-Ortega J, Brito PM. 2011.** A new species of *Araripichthys* (Teleostei, Elopoccephala) from the Tlayúa Formation (Cretaceous, Albian), Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* **31**: 1376–1381.
- Alvarado-Ortega J, Than-Marchese BA. 2012.** A Cenomanian aipichthyoid fish (Teleostei, Acanthomorpha) from America, *Zoqueichthys carolinae* gen. and sp. nov. from El Chango quarry (Cintalapa Member, Sierra Madre Formation), Chiapas, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* **29**: 735–748.
- Bannikov AF. 1990.** An Eocene veliferoid (Teleostei, Lampridiformes) from Bolca. *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca* **6**: 161–174.
- Bannikov AF. 1999.** A review of fossil Lampridiformes (Teleostei) finds with a description of a new Lophotidae genus and species from the Oligocene of the Northern Caucasus. *Paleontological Journal* **33**: 68–76.
- Betancur-R. R, Broughton RE, Wiley EO, Carpenter K, López JA, Li C, Holcroft NI, Arcila D, Sanciangco M, Cureton JC, Zhang F, Buser T, Campbell MA, Ballesteros JA, Roa-Varon A, Willis S, Borden WC, Rowley T, Reneau PC, Hough D, Lu G, Grande T, Arratia G, Ortí G. 2013a.** The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS Currents Tree of Life* 2013 Apr 18. Edition 1.
- Betancur-R. R, Wiley E, Miya M, Lecointre G, Bailly N, Ortí G. 2013b.** *New and revised classification of bony fishes version 2*. Available at: http://www.deepfin.org/Classification_v2.htm
- Carnevale G. 2004.** The first fossil ribbonfish (Teleostei, Lampridiformes, Trachipteridae). *Geological Magazine* **141**: 573–582.
- Cavin L. 2001.** Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulmimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. *Eclogae Geologicae Helvetiae* **94**: 509–535.
- Cobbett A, Wilkinson M, Wills MA. 2007.** Fossils impact as hard as living taxa in parsimony analyses of morphology. *Systematic Biology* **56**: 753–766.
- Dettaï A, Lecointre G. 2005.** Further support for the clades obtained by multiple molecular phylogenies in the acanthomorph bush. *Comptes Rendus Biologies* **328**: 674–689.
- Dettaï A, Lecointre G. 2008.** New insights into the organization and evolution of vertebrate IRBP genes and utility of IRBP gene sequences for the phylogenetic study of the Acanthomorpha (Actinopterygii: Teleostei). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **48**: 258–269.
- Dillman CB, Bergstrom DE, Noltie DB, Holtsford TP, Mayden RL. 2011.** Regressive progression, progressive regression or neither? Phylogeny and evolution of the Percopsiformes (Teleostei, Paracanthopterygii). *Zoologica Scripta* **40**: 45–60.
- Donoghue MJ, Doyle JA, Gauthier J, Kluge AG, Rowe T. 1989.** The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**: 431–460.
- Faircloth BC, Sorenson L, Santini F, Alfaro ME. 2013.** A phylogenomic perspective on the radiation of ray-finned fishes based upon targeted sequencing of ultraconserved elements (UCEs). *PLoS ONE* **8**: e65923.
- Felsenstein J. 1985.** Confidence limits on phylogenies: using the bootstrap. *Evolution* **39**: 783–791.
- Friedman M. 2008.** The evolutionary origin of flatfish asymmetry. *Nature* **454**: 209–212.
- Friedman M. 2010.** Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**: 1675–1683.
- Friedman M. 2012.** Osteology of †*Heteronectes chaneti* (Acanthomorpha, Pleuronectiformes), an Eocene stem flatfish, with a discussion of flatfish sister-group relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* **32**: 735–756.
- Friedman M, Johanson Z, Harrington RC, Near TJ, Graham MR. 2013.** An early fossil remora (Echeneoidea)

- reveals the evolutionary assembly of the adhesion disc. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**: 20131200.
- Froese R, Pauly D, eds. 2014.** *FishBase*, version (02/2014). World Wide Web electronic publication. Available at: <http://www.fishbase.org>
- Gaudant M. 1978.** Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomanienne du Portugal. Première partie: les 'acanthoptérygiens'. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* **63**: 105–149.
- Gauthier J, Kluge AG, Rowe T. 1988.** Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* **4**: 105–209.
- Gayet M. 1979.** La structure de la joue chez *Pharmacichthys*. Application à la recherche des affinités de ce poisson. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Série C*: 329–341.
- Gayet M. 1980a.** Contribution à l'étude anatomique et systématique des poissons cénomaniens du Liban, anciennement placés dans les acanthoptérygiens. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Série C, Sciences de la Terre* **44**: 1–149.
- Gayet M. 1980b.** Recherches sur l'ichthyofaune cénomanienne des Monts de Judée?: les 'acanthoptérygiens'. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* **66**: 75–128.
- Gayet M. 1980c.** Relations phylogénétiques des poissons Eurypterygii non Acanthomorpha. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Série C* **2**: 321–337.
- Gayet M. 1982.** Essai de définition des relations phylogénétiques des Holocentroidea nov. et des Trachichthyoidea nov. (Pisces, Acanthopterygii, Béréciformes). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Série C* **4**: 21–41.
- Gill T. 1903.** On the relations of the fishes of the family Lamprididae or opahs. *Proceeding of the US National Museum* **26**: 915–924.
- Grande T, Borden WC, Smith WL. 2013.** Limits and relationships of Paracanthopterygii: a molecular framework for evaluating past morphological hypotheses. In: Arratia G, Schultze HP, Wilson MVH, eds. *Mesozoic fishes 5 – global diversity and evolution*. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 385–418.
- Greenwood PH, Rosen DE, Weitzman SH, Myers GS. 1966.** Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **131**: 341–455.
- Johnson GD, Patterson C. 1993.** Percormorph phylogeny: a survey of acanthomorphs and a new proposal. *Bulletin of Marine Science* **52**: 554–626.
- Le Danois E, Le Danois Y. 1964.** L'ordre des Scombres. *Mémoires de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire* **68**: 153–192.
- Le Danois Y. 1955.** Sur la musculature des nageoires pectorales et pelviennes de l'opah (*Lampris luna* Duhamel). *Bulletin de la Société Zoologique de France* **53**: 8–17.
- Li B, Dettai A, Cruaud C, Couloux A, Desoutter-Meniger M, Lecointre G. 2009.** RNF213, a new nuclear marker for acanthomorph phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **50**: 345–363.
- Maisey JG, Blum S. 1991.** *Araripichthys*. In: Maisey JG, ed. *Santana fossils: an illustrated atlas*. Neptune, NJ: TFH Publications, 208–217.
- Maisey JG, Moody JM. 2001.** A review of the problematic extinct teleost fish *Araripichthys*, with a description of a new species from the Lower Cretaceous of Venezuela. *American Museum Novitates* **3324**: 1–27.
- McCune AR, Carlson RL. 2004.** Twenty ways to lose your bladder: common natural mutants in zebrafish and widespread convergence of swim bladder loss among teleost fishes. *Evolution & Development* **6**: 246–259.
- Miya M, Holcroft NI, Satoh TP, Yamaguchi M, Nishida M, Wiley EO. 2007.** Mitochondrial genome and a nuclear gene indicate a novel phylogenetic position of deep-sea tube-eye fish (Stylephoridae). *Ichthyological Research* **54**: 323–332.
- Miya M, Kawaguchi A, Nishida M. 2001.** Mitogenomic exploration of higher teleostean phylogenies: a case study for moderate-scale evolutionary genomics with 38 newly determined complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Biology and Evolution* **18**: 1993–2009.
- Miya M, Satoh TP, Nishida M. 2005.** The phylogenetic position of toadfishes (order Batrachoidiformes) in the higher ray-finned fish as inferred from partitioned Bayesian analysis of 102 whole mitochondrial genome sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* **85**: 289–306.
- Miya M, Takeshima H, Endo H, Ishiguro NB, Inoue JG, Mukai T, Satoh TP, Yamaguchi M, Kawaguchi A, Mabuchi K, Shirai SM, Nishida M. 2003.** Major patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **26**: 121–138.
- Murray AM, Wilson MVH. 1999.** Contributions of fossils to the phylogenetic relationships of the percopsiform fishes (Teleostei: Paracanthopterygii): order restored. In: Arratia G, Schultze HP, eds. *Mesozoic fishes 2 – systematics and fossil record*. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 397–411.
- Murray AM, Wilson MVH. 2014.** Four new basal acanthomorph fishes from the Late Cretaceous of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* **34**: 34–48.
- Near TJ, Dornburg A, Eytan RI, Keck BP, Smith WL, Kuhn KL, Moore JA, Price SA, Burbrink FT, Friedman M, Wainwright PC. 2013.** Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110**: 12738–12743.
- Near TJ, Eytan RI, Dornburg A, Kuhn KL, Moore JA, Davis MP, Wainwright PC, Friedman M, Smith WL. 2012.** Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **109**: 13698–13703.
- Nelson JS. 2006.** *Fishes of the world*. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons.
- Newbrey MG, Murray AM, Wilson MVH, Brinkman DB, Neuman AG. 2013.** A new species of the paracanthopterygian *Xenyllion* from the Mowry Formation (Cenomanian) of Utah,

- USA. In: Arratia G, Schultze HP, Wilson MVH, eds. *Mesozoic fishes 5 – global diversity and evolution*. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 363–384.
- Oelschläger HA. 1974.** Das Caudalskelett von *Lampris regius* und seine Ableitung von *Velifer hypselopterus*. *Senckenbergiana Biologica* **55**: 77–85.
- Oelschläger HA. 1976.** On the evolution and ecological adaptations of the Allotriognathi. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* **40**: 691–694.
- Oelschläger HA. 1983.** Vergleichende und funktionelle Anatomie der Allotriognathi (= Lampridiformes), ein Beitrag zur Evolutionsmorphologie der Knochenfische. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* **541**: 1–127.
- Olney JE. 1984.** Lampriformes: development and relationships. In: Moser HG, ed. *Ontogeny and systematics of fishes*. American Society of ichthyologists and herpetologists special publication. Lawrence, KS: Allen Press, 368–379.
- Olney JE, Johnson GD, Baldwin CC. 1993.** Phylogeny of lampridiform fishes. *Bulletin of Marine Science* **52**: 137–169.
- Otero O. 1997.** Un nouveau genre d'Aipichthyoidea (Teleostei, Acanthomorpha) du Cénomaniens inférieur marin de Hgula (Liban): description et relations phylogénétiques. *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Paris, Sciences de la Terre et des planètes* **325**: 453–458.
- Otero O, Gayet M. 1995.** Etude phylogénétique des aipichthyides, poissons téléostéens de la Téthys cénomaniens. *Geobios* **19**: 221–224.
- Otero O, Gayet M. 1996.** Anatomy and phylogeny of the Aipichthyoidea nov. of the Cenomanian Tethys and their place in the Acanthomorpha (Teleostei). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* **202**: 313–344.
- Patterson C. 1964.** A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* **247**: 213–482.
- Patterson C. 1968.** The caudal skeleton in Mesozoic acanthopterygian fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* **17**: 47–102.
- Patterson C. 1981.** Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12**: 195–223.
- Patterson C. 1993.** An overview of the early fossil record of acanthomorphs. *Bulletin of Marine Science* **52**: 29–59.
- Patterson C, Rosen DE. 1989.** The Paracanthopterygii revisited: order and disorder. In: Cohen DD, ed. *Papers on the systematics of gadiform fishes*. Science series of the Natural History Museum of Los Angeles County **32**: 5–36.
- Paxton JR. 1972.** Osteology and relationships of the lanternfishes (family Myctophidae). *Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County* **13**: 1–81.
- Poulsen JY, Byrkjedal I, Willassen E, Rees D, Takeshima H, Satoh TP, Shinohara G, Nishida M, Miya M. 2013.** Mitogenomic sequences and evidence from unique gene rearrangements corroborate evolutionary relationships of myctophiformes (Neoteleostei). *BMC Evolutionary Biology* **13**: 111.
- Radovčić J. 1975.** Some new Upper Cretaceous teleosts from Yugoslavia with special reference to localities, geology and palaeoenvironment. *Palaeontologia Jugoslavica* **17**: 1–55.
- Regan CT. 1907.** On the anatomy, classification, and systematic position of the teleostean fishes of the suborder Allotriognathi. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1907**: 634–643.
- Roberts TR. 2012.** *Systematics, biology and distribution of the species of the oceanic oarfish genus Regalecus (Teleostei, Lampridiformes, Regalecidae)*. Paris: Publications Scientifiques du Muséum.
- Rosen DE, Patterson C. 1969.** The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **141**: 357–474.
- Santini F, Tyler JC. 2004.** The importance of even highly incomplete fossil taxa in reconstructing the phylogenetic relationships of the Tetraodontiformes (Acanthomorpha: Pisces). *Integrative and Comparative Biology* **44**: 349–357.
- Smith WL, Wheeler WC. 2006.** Venom evolution widespread in fishes: a phylogenetic road map for the bioprospecting of piscine venoms. *The Journal of Heredity* **97**: 206–217.
- Sorbini C, Sorbini L. 1999.** The Cretaceous fishes of Nardò. 10°. *Nardovelifer altipinnis*, gen. nov. et sp. nov. (Teleostei, Lampridiformes, Veliferidae). *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca* **8**: 11–27.
- Sorenson MD. 1999.** *TreeRot, version 2*. Boston, MA: Boston University.
- Steyskal GC. 1980.** The grammar of family-group names as exemplified by those of fishes. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **93**: 168–177.
- Stiassny MLJ. 1986.** The limits and relationships of the acanthomorph teleosts. *Journal of Zoology (B)* **1**: 411–460.
- Stiassny MLJ, Moore JA. 1992.** A review of the pelvic girdle of acanthomorph fishes, with comments on hypotheses of acanthomorph intrarelationships. *Zoological Journal of the Linnean Society* **104**: 209–242.
- Swofford DL. 2001.** *PAUP*, phylogenetic analysis using parsimony *and other methods*, Version 4.0 Documentation.
- Swofford DL, Begle DP. 1993.** *PAUP, phylogenetic analysis using parsimony*, Version 3.1, User's manual.
- Taverne L. 2004.** Les poissons créacés de Nardò. 17°. *Aspesaipichthys cavaensis* gen. et sp. nov. (Teleostei, Acanthomorpha, Aipichthyoidea). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona* **28**: 3–15.
- Wiley EO, Johnson GD. 2010.** A teleost classification based on monophyletic groups. In: Nelson JS, Schultze HP, Wilson MVH, eds. *Origin and phylogenetic interrelationships of teleosts*. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 123–182.
- Wiley EO, Johnson GD, Dimmick WW. 1998.** The phylogenetic relationships of lampridiform fishes (Teleostei: Acanthomorpha), based on a total-evidence analysis of morphological and molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **10**: 417–425.
- Wiley EO, Johnson GD, Dimmick WW. 2000.** The interrelationships of Acanthomorph fishes: a total evidence approach using molecular and morphological data. *Biochemical Systematics and Ecology* **28**: 319–350.

Wilson MVH, Murray AM. 1996. Early Cenomanian acanthomorph teleost in the Cretaceous Fish Scale Zone, Albian/Cenomanian boundary, Alberta, Canada. In: Arratia G, Viehl G, eds. *Mesozoic fishes – systematics and paleoecology*. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 369–382.

Wu K, Shen S. 2004. Review of the teleostean adductor mandibulae and its significance to the systematic positions of the Polymixiiformes, Lampridiformes, and Triacanthoidei. *Zoological Studies* **43**: 712–736.

APPENDIX

COMPLETE LIST OF CHARACTER STATE CHANGES

Character state changes in italics are ambiguous optimizations that we chose based on biological considerations. Character state changes in bold are unique to the clade (with no homoplasy outside the clade).

ANALYSIS 1 (TEN TAXA, ALL EXTANT)

Synodus autapomorphy: **33 (1 → 0)**.

Gymnoscopelus autapomorphies: *3 (0 → 2)*; 10 (0 → 1); 26 (0 → 1); *31 (0 → 1)*; 49 (0 → 1); 58 (0 → 1).

Acanthomorpha: **14 (0 → 1)**; **15 (0 → 1)**; **16 (0 → 1)**; **22 (0 → 1)**; **28 (0 → 2)**; *42 (0 → 1)*; *46 (0 → 1)*; *47 (0 → 1)*; *56 (0 → 1)*; **57 (0 → 1)**.

Polymixia + Myripristis: **1 (0 → 1)**; *23 (0 → 1)*; 27 (1 → 0); *35 (0 → 1)*; *66 (0 → 1)*.

Polymixia autapomorphies: 26 (0 → 1); 48 (0 → 1); 59 (0 → 1); 65 (0 → 1).

Myripristis autapomorphies: **28 (2 → 1)**; 30 (0 → 1); *31 (0 → 1)*; *37 (0 → 1)*; **38 (0 → 1)**; 51 (0 → 1); 60 (0 → 1); 63 (0 → 1); 64 (0 → 1); **67 (0 → 1)**.

Paracanthopterygii + Lampridiformes: *3 (0 → 2)*; **7 (0 → 1)**; **36 (0 → 1)**; *37 (0 → 1)*; **38 (0 → 2)**; **52 (0 → 1)**; **53 (0 → 1)**; **54 (0 → 1)**; **61 (0 → 1)**.

Aphredoderus + Merluccius (= extant Paracanthopterygii): **8 (0 → 1)**; **9 (0 → 1)**; 10 (0 → 1); **11 (0 → 1)**; *23 (0 → 1)*; 30 (0 → 1); *31 (0 → 1)*; 34 (0 → 1); *35 (0 → 1)*; 48 (0 → 1); *50 (0 → 1)*; 59 (0 → 1); 60 (0 → 1); *66 (0 → 1)*.

Aphredoderus autapomorphies: **19 (0 → 1)**; 65 (0 → 1).

Merluccius autapomorphies: **1 (0 → 2)**; 24 (0 → 1); *25 (0 → 1)*; 32 (0 → 1); 38 (2 → 3); *42 (1 → 0)*; *46 (1 → 0)*; *47 (1 → 0)*; 49 (0 → 1); 51 (0 → 1).

Lampridiformes: **2 (0 → 1)**; **4 (0 → 1)**; **6 (0 → 1)**; **12 (0 → 1)**; **17 (0 → 1)**; **20 (0 → 1)**; *25 (0 → 1)*; **29 (0 → 1)**; **39 (0 → 1)**; **40 (0 → 2)**; **43 (0 → 1)**; *58 (0 → 1)*; 63 (0 → 1); 64 (0 → 1).

Metavelifer autapomorphies: 26 (0 → 1); 27 (1 → 0).

Lampris + Trachipterus + Regalecus: *32 (0 → 1)*; *42 (1 → 0)*; *46 (1 → 0)*; *47 (1 → 0)*; *50 (0 → 1)*; 51 (0 → 1); **62 (0 → 1)**.

Lampris autapomorphy: 24 (0 → 1).

Trachipterus + Regalecus (= Taeniosomi): 16 (1 → 0); *32 (1 → 2)*; 34 (0 → 1); 38 (2 → 3); **41 (0 → 1)**; **44 (0 → 1)**; **45 (0 → 1)**; **58 (1 → 0)**; 59 (0 → 1); **66 (0 → 2)**.

Trachipterus autapomorphies: *48 (0 → 1)*; *53 (1 → 0)*.
Regalecus autapomorphies: none.

ANALYSIS 2 (24 TAXA, EXTANT AND FOSSILS)

Remark: The topology presented here is a strict consensus of 12 parsimonious trees, resulting in polytomies. We chose to present 'hard' polytomies, where character states are assumed to have appeared independently from other branches in the polytomy. One should remember, however, that this topology does not always reflect the most parsimonious interpretation possible.

Synodus autapomorphies: none.

†*Ctenothrissa* autapomorphies: 25 (0 → 1); 27 (1 → 0); 63 (0 → 1).

Gymnoscopelus + Acanthomorpha (= Ctenosquamata): **26 (0 → 1)**; **33 (0 → 1)**.

Gymnoscopelus autapomorphies: 3 (0 → 2); 10 (0 → 1); 31 (0 → 1); 49 (0 → 1); *58 (0 → 1)*.

Acanthomorpha: **14 (0 → 1)**; **16 (0 → 1)**; **22 (0 → 1)**; **28 (0 → 1)**; **42 (0 → 1)**; **46 (0 → 1)**; **47 (0 → 1)**; **56 (0 → 1)**; **57 (0 → 1)**.

Euacanthomorpha: **1 (0 → 1)**; *15 (0 → 1)*; **23 (0 → 1)**; 27 (1 → 0); 35 (0 → 1); 66 (0 → 1).

Polymixia autapomorphies: *28 (1 → 2)*; *48 (0 → 1)*; *59 (0 → 1)*; *65 (0 → 1)*;

Myripristis + Paracanthopterygii: 26 (1 → 0); **30 (0 → 1)**; 31 (0 → 1); 37 (0 → 1); **60 (0 → 1)**.

Myripristis autapomorphies: *38 (0 → 1)*; 51 (0 → 1); 63 (0 → 1); 64 (0 → 1); *65 (1 → 0)*; 67 (0 → 1).

Paracanthopterygii: **1 (1 → 2)**; *3 (0 → 1)*; 8 (0 → 1); 10 (0 → 1); **11 (0 → 1)**; *28 (1 → 2)*; 34 (0 → 1); *38 (0 → 2)*; *48 (0 → 1)*; 50 (0 → 1); *59 (0 → 1)*.

†*Sphenocephalus* autapomorphies: *19 (0 → 1)*; 25 (0 → 1); *65 (0 → 1)*.

Aphredoderus + Merluccius: *3 (1 → 2)*; 7 (0 → 1); **9 (0 → 1)**; 27 (0 → 1); *36 (0 → 1)*; 52 (0 → 1); 53 (0 → 1); 54 (0 → 1); 61 (0 → 1).

Aphredoderus autapomorphies: 1 (2 → 0); *19 (0 → 1)*; *65 (0 → 1)*.

Merluccius autapomorphies: 24 (0 → 1); *25 (0 → 1)*; 32 (0 → 1); 38 (2 → 3); 42 (1 → 0); 46 (1 → 0); 47 (1 → 0); 49 (0 → 1); 51 (0 → 1).

Clade A (= Lampridomorpha): 7 (0 → 1); 8 (0 → 1); 25 (0 → 1); **39 (0 → 1)**; **40 (0 → 1)**; **43 (0 → 1)**; *58 (0 → 1)*; 63 (0 → 1); 64 (0 → 1).

Clade B: 66 (0 → 2).

†*Paraipichthys* autapomorphies: none.

†*Pycnosterooides + †Pharmacichthys + †Aipichthys* + †*Freigichthys*: 19 (0 → 1).

†*Pycnosterooides + †Pharmacichthys*: 27 (1 → 0); 35 (0 → 1); 38 (0 → 1); 40 (1 → 2).

†*Pycnosterooides* autapomorphies: 37 (0 → 1); 39 (1 → 0); 43 (1 → 0); 48 (0 → 1); 59 (0 → 1); 67 (0 → 1).

†*Pharmacichthys*: **5** (**0** → **1**); 8 (**1** → **0**); 49 (**0** → **1**); 56 (**1** → **0**).

†*Pharmacichthys venenifer* autapomorphy: 40 (**2** → **1**).

†*Pharmacichthys numismalis* autapomorphy: 14 (**1** → **0**).

†*Pharmacichthys judensis* autapomorphies: none

†‘*Aipichthys*’ + †*Freigichthys*: 3 (**0** → **1**); **13** (**0** → **1**); **21** (**0** → **1**).

†*Aipichthys oblongus* autapomorphies: none.

†*Aipichthys minor* autapomorphies: none.

†*Aipichthys velifer* + †*Freigichthys*: 15 (**0** → **1**).

†*Aipichthys velifer* autapomorphies: none.

†*Freigichthys* autapomorphy: 66 (**2** → **1**).

Clade C: **17** (**0** → **1**); **20** (**0** → **1**).

†*Zoqueichthys* autapomorphies: none.

Clade D: **6** (**0** → **1**); 51 (**0** → **1**); 54 (**0** → **1**).

†*Aipichthyoides* autapomorphies: 15 (**0** → **1**); **18** (**0** → **1**); 50 (**0** → **1**); 55 (**0** → **1**); 66 (**0** → **1**).

†*Aspesaipichthys* autapomorphies: 26 (**1** → **0**); 33 (**1** → **0**); 52 (**0** → **1**); 55 (**0** → **1**).

Lampridiformes: **2** (**0** → **1**); 3 (**0** → **2**); **4** (**0** → **1**); 8 (**1** → **0**); **12** (**0** → **1**); 28 (**1** → **2**); **29** (**0** → **1**); 36 (**0** → **1**); 37 (**0** → **1**); 38 (**0** → **2**); 40 (**1** → **2**); 52 (**0** → **1**); 53 (**0** → **1**); 61 (**0** → **1**).

Metavelifer autapomorphies: 27 (**1** → **0**); 51 (**1** → **0**).

Lampris + *Trachipterus* + *Regalecus*: 26 (**1** → **0**); 32 (**0** → **1**); 42 (**1** → **0**); 46 (**1** → **0**); 47 (**1** → **0**); 50 (**0** → **1**); **62** (**0** → **1**).

Lampris autapomorphy: 24 (**0** → **1**).

Trachipterus + *Regalecus* (= *Taeniosomi*): **16** (**1** → **0**); **32** (**1** → **2**); 34 (**0** → **1**); 38 (**2** → **3**); **41** (**0** → **1**); **44** (**0** → **1**); **45** (**0** → **1**); **58** (**1** → **0**); 59 (**0** → **1**); 66 (**0** → **2**).

Trachipterus autapomorphies: 48 (**0** → **1**); 53 (**1** → **0**).

Regalecus autapomorphies: none.

3.3 : Second jeu de données – base de l'arbre des acanthomorphes

Donald Davesne, Cyril Gallut, Véronique Barriel, Guillaume Lecointre, Philippe Janvier & Olga Otero

"Reconciling molecular and morphological hypotheses of spiny-rayed teleost (Acanthomorpha) phylogeny: the impact of taxon sampling"

Manuscrit soumis à *Cladistics*

INTRODUCTION

In the quickly evolving field of phylogenetics, studies are based on a growing number of characters and taxa, yet these multiple analyses may still yield significantly different results, hindering the development of a consensual phylogenetic framework. This kind of contradiction is especially common when comparing molecular and morphological results (Patterson, 1987; Patterson *et al.*, 1993). Therefore, seeking a consensus between morphology and molecules should be one of the main objectives of phylogeneticists. This could be achieved by reviewing the coding of morphological characters or looking for new ones, re-evaluating the appropriateness of molecular data and expanding the taxonomic sampling, notably through the inclusion of fossil taxa.

The phylogeny of spiny-rayed teleosts (Acanthomorpha) is a good example of these problems. The interrelationships of this enormous (more than 15.000 species) and morphologically diverse group of vertebrates have been long considered as extremely difficult to resolve, hence its nickname: "bush at the top" (Rosen, 1982; Nelson, 1989). Comparing early cladistic results based on morphology and more recent analyses of molecular data quickly shows major incongruences (see below).

In the late sixties and seventies, pioneer studies of morphological characters began to organize acanthomorph classification with a phylogenetic goal. This was the case of Greenwood *et al.* (1966), Rosen & Patterson (1969), and Rosen (1973) who proposed the clade Acanthomorpha for the first time. Along with subsequent works by Stiassny (1986) and Patterson & Rosen (1989), these successive studies contributed greatly to our present knowledge of acanthomorph evolution, notably by proposing morphological synapomorphies for the major acanthomorph clades.

Computed phylogenetic analyses of acanthomorphs based on a taxon-by-character matrix began to be available in the nineties, with studies by Stiassny & Moore (1992) and Johnson & Patterson (1993) who proposed a comprehensive hypothesis for deep acanthomorph interrelationships including all orders identified at the time (Fig. 3.3.1A).

The results of the latter study have been widely followed subsequently. As an example, the classification adopted in the latest edition of the textbook *Fishes of the World* (Nelson, 2006) still closely follows Johnson & Patterson's one, despite the variety of molecular studies that were already available at the time of its release. This might be due to:

- the combination of the wide range of taxa included and the number of anatomical evidence used by Johnson and Paterson

- the absence of any entirely new study – the only other one was proposed by Wiley *et al.* (2000) but with a morphological dataset closely based on Johnson & Patterson's ; their tree topology based solely on anatomy (Wiley *et al.*, 2000; fig. 8a – and not 8c as stated in the article) does not contradict the original study due to a lack of resolution
- the establishment of a consensual molecular hypothesis that was still at work at the time of the publication.

Subsequent morphological phylogenies were mostly either based on a smaller subset of acanthomorphs, for example Gadiformes (Endo, 2002; Grand *et al.*, 2014), Percopsiformes and other Paracanthopterygii (Murray & Wilson, 1999) and Zeiformes (Tyler *et al.*, 2003; Tyler & Santini, 2005), or were centred on early fossil taxa (Otero *et al.*, 1995; Otero & Gayet, 1996; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012; Davesne *et al.*, 2014). Among the few exceptions Springer and Orrell (2004) explored acanthomorph relationships through the gill muscles characters only. Thus, so far no morphological phylogenetic analysis was able to question Johnson & Patterson's topology (Figure 1A).

Ultimately, it is the growing consensus on new relationships proposed by molecular studies (see Fig. 3.3.1B and below) that fundamentally contradicts some main features of Johnson & Patterson's results.

Recent advances in acanthomorph phylogeny

[Fig. 3.3.1 about here]

The rapid development of molecular phylogenetic studies since the beginning of the 21st century had a significant impact on acanthomorph phylogeny. Thanks to the accessibility and universality of sequence data, researchers were able to analyse together large datasets including a wider coverage of taxa. The repetition of results from one independent study to another, using different sets of markers, allowed some consensual new relationships to emerge (Fig. 3.3.1B). However, some questions are still unanswered because the different molecular datasets keep contradicting themselves on many key points.

1. Acanthomorph monophyly

The taxa nowadays grouped under the name Acanthomorpha were initially treated as three distinct ensembles (Greenwood *et al.*, 1966): Paracanthopterygii (see below), Atherinomorpha (including killifishes, flying fishes, needlefishes, silversides...) and Acanthopterygii (centred on 'perciforms'). The three were later united in Acanthomorpha, on the basis of the presence of true spines in dorsal, anal and sometimes pelvic fins (Rosen, 1973). Subsequent studies

corroborated acanthomorph monophyly by adding morphological synapomorphies for the group (Rosen, 1985; Stiassny, 1986; Stiassny & Moore, 1992; Johnson & Patterson, 1993). Molecular data, however, are much more ambiguous regarding acanthomorph monophyly. While acanthomorph monophyly has been supported by studies based on combined nuclear and mitochondrial markers (Wiley *et al.*, 2000; Dettai & Lecointre, 2005; Grande *et al.*, 2013), mitochondrial genomes (Broughton, 2010), and large datasets of multiple nuclear markers (Near *et al.*, 2012a, 2013; Betancur-R. *et al.*, 2013; Faircloth *et al.*, 2013), it has also been questioned by studies based on mitochondrial (Colgan *et al.*, 2000; Miya *et al.*, 2001, 2003, 2005, 2007; Poulsen *et al.*, 2013) and combined datasets (Chen *et al.*, 2003, 2014). In this second case, at least Lampridiformes (opahs, oarfishes and allies; Fig. 3.3.2C) form a clade with Myctophiformes, the lanternfishes (Fig. 3.3.2B), considered as the extant sister group to acanthomorphs on the basis of morphology (Rosen, 1973; Stiassny, 1986, 1996; Johnson, 1992).

This uncertainty about acanthomorph monophyly is probably linked to the uncertainty about the position of Lampridiformes: they have been assigned to almost every possible position within the acanthomorph tree in the successive molecular studies, often in association with low support values (Davesne *et al.*, 2014).

2. *Unresolved position for Polymixiiformes and Percopsiformes*

Despite the growing number of published studies including an increasing number of markers, a consensual position is far from being achieved for many key points.

The uncertainty about the position of Lampridiformes has already been mentioned above, and discussed in details by Davesne *et al.* (2014). However, other acanthomorph groups also have a very unstable position according to the various studies.

Polymixiiformes (represented today only by the genus *Polymixia*, the beardfish; Fig. 3.3.2D) has been classified in Beryciformes (Greenwood *et al.*, 1966) and possibly Paracanthopterygii (Rosen & Patterson, 1969). However, the latest anatomical studies supported Polymixiiformes as an isolated lineage (Fig. 3.3.1A), sister to all other acanthomorphs except Lampridiformes (Stiassny & Moore, 1992; Johnson & Patterson, 1993). On the other hand, Percopsiformes has been consistently supported as part of Paracanthopterygii (Fig. 3.3.1A) by anatomists (Patterson & Rosen, 1989; Murray & Wilson, 1999).

Mitochondrial data support Percopsiformes and *Polymixia* as closely related to Gadiformes-Zeiformes, either as sequential sister-groups (Miya *et al.*, 2003; Broughton,

2010), or forming a clade together (Miya *et al.*, 2005, 2007; Dillman *et al.*, 2011). Studies based on either nuclear markers, or a combination of nuclear and mitochondrial markers, have suggested different positions: either sequential sister-groups to Gadiformes-Zeiformes (Dettaï & Lecointre, 2005; Grande *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2014) or to Lampridiformes (Li *et al.*, 2009), sister to Euacanthopterygii for *Polymixia* and to Gadiformes-Zeiformes for Percopsiformes (Betancur-R. *et al.*, 2013), or forming a clade together which itself is sister to all other acanthomorphs (Near *et al.*, 2013). The phylogenetic position of these two taxa is thus far from being settled on the basis of current data (Fig. 3.3.1B).

3. Polyphyly of *Paracanthopterygii*

According to its first delimitation (Greenwood *et al.*, 1966), *Paracanthopterygii* was a series of teleosts sister to *Acanthopterygii*, and including Percopsiformes (trout-perches and allies; Fig. 3.3.2E, F), Batrachoidiformes (toadfishes; Fig. 3.3.2L), Gobiesociformes (clingfishes), Lophiiformes (anglerfishes), Gadiformes (cods, hakes and allies; Fig. 3.3.2H), Ophidiiformes (cusk-eels and allies; Fig. 3.3.2J) and Zoarcoidei (eelpouts).

Rosen & Patterson (1969) proposed a list of characters supporting *Paracanthopterygii*, that they reviewed and completed later (Patterson & Rosen, 1989). In their definition, *Paracanthopterygii* includes only Percopsiformes, Batrachoidiformes, Lophiiformes, Gadiformes and Ophidiiformes (Fig. 3.3.1A).

This assemblage has been controversial since its inception, and most of its constitutive taxa have been excluded from it at one point or another on the basis of their anatomy (Gosline, 1968; Fraser, 1972; Gill, 1996; Chanet *et al.*, 2013; Grande *et al.*, 2013). Moreover, molecular data have consistently shown a polyphyly of *Paracanthopterygii sensu* Patterson & Rosen (see below for details).

4. *Gadiformes-Zeiformes* clade

Gadiformes have always been part of *Paracanthopterygii* since the first definition of the group (Greenwood *et al.*, 1966; Rosen & Patterson, 1969; Patterson & Rosen, 1989; Murray & Wilson, 1999).

Zeiformes (dories; Fig. 3.3.2I) were considered close relatives of Tetraodontiformes (triggerfishes, pufferfishes and allies) and Caproidae (boarfishes) in the first phylogenetic study of their position amongst acanthomorphs (Rosen, 1984). Later on, studies including a larger sampling of acanthomorph representatives suggested that Zeiformes lies within *Acanthopterygii*, but outside of *Percomorpha* (Stiassny & Moore, 1992; Johnson & Patterson,

1993). Subsequent studies (Tyler *et al.*, 2003; Tyler & Santini, 2005) provided arguments for the monophyly and intrarelations of Zeiformes, while once again proposing a clade uniting them with Tetraodontiformes and Caproidae.

Since their earliest attempts at resolving acanthomorph phylogeny, studies based on molecular datasets have suggested a very different position for both orders (Fig. 3.3.1B) by supporting a Gadiformes-Zeiformes clade (Wiley *et al.*, 2000; Miya *et al.*, 2001, 2003; Chen *et al.*, 2003; Dettai & Lecointre, 2004, 2005). The subsequent molecular studies have consistently reaffirmed support for this clade (Li *et al.*, 2009; Near *et al.*, 2012a, 2013; Betancur-R. *et al.*, 2013; Grande *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2014).

Despite some early claims (Wiley *et al.*, 2000), this grouping (or, at least, an inclusion of Zeiformes within Paracanthopterygii) had been already envisioned by some morphologists before (Gaudant, 1979; Gayet, 1980b; c; Gill, 1996). Indeed, this hypothesis is seemingly supported by numerous morphological characters (Borden *et al.*, 2013; Grande *et al.*, 2013), but it has never been formally tested by a comprehensive character analysis.

5. *Stylephorus* outside Lampridiformes

Stylephorus chordatus (the tube-eye; Fig. 3.3.2G) is a distinctive mesopelagic acanthomorph with an elongate body, a reduced caudal fin, and extremely modified jaws forming a protrusible tube-like apparatus. Several interpretations have prevailed regarding the position of *Stylephorus* – including possible affinities with 'amphibians' rather than with teleosts according to its original describer in 1791 (Pietsch, 1978) –, but once the discovery of more specimens allowed for further investigations on its morphology, it was united with Lampridiformes (Regan, 1908, 1924; Starks, 1908). *Stylephorus* was classified within the lampridiform suborder Taeniosomi (Fig. 3.3.1A), alongside with *Radiicephalus*, Lophotidae, Trachipteridae and Regalecidae in subsequent works (Oelschläger, 1983; Olney, 1984; Olney *et al.*, 1993).

The first molecular (mitogenomic) phylogenetic analysis to include the species (Miya *et al.*, 2007) proposed a different position for *Stylephorus*, within the Gadiformes-Zeiformes clade (Fig. 3.3.1B). This result has been corroborated subsequently in every other analysis of mitochondrial and nuclear markers (Near *et al.*, 2012a, 2013; Betancur-R. *et al.*, 2013; Grande *et al.*, 2013). The new arrangement, implying the creation of a monotypic Stylephoriformes, has been supported by some morphologists (Grande *et al.*, 2013) and opposed by others (Roberts, 2012), but not based on a character analysis.

6. *The status of Beryciformes*

Beryciformes has been variably interpreted over time. Initially, it was viewed as a paraphyletic assemblage of anatomically plesiomorphic acanthopterygians, from which arose what we now call percomorphs (Patterson, 1964; Greenwood *et al.*, 1966). Later studies (Johnson & Patterson, 1993; Patterson, 1993a) have supported a definition of Beryciformes as a clade including Berycidae (alfonsinos), Trachichthyidae (roughies; Fig. 3.3.2K), Holocentridae (soldierfishes and squirrelfishes; Fig. 3.3.2M) and other related families. Stephanoberyciformes (deep sea taxa such as ridgeheads, whalefishes and pricklefishes) were either an independent order (Johnson & Patterson, 1993), or included in Beryciformes (Moore, 1993). In these studies Beryciformes were seen as the sister-group to percomorphs within Euacanthopterygii (Fig. 3.3.1A). At least one anatomical study, using characters from the pelvic girdle, challenged the monophyly of Beryciformes by showing holocentrids as closer to percomorphs than to other beryciforms (Stiassny & Moore, 1992).

Molecular studies have supported different statuses for Beryciformes (Fig. 3.3.1B). They have been resolved as either monophyletic with Stephanoberyciformes excluded (Wiley *et al.*, 2000), as a monophyletic assemblage including Stephanoberyciformes (Miya *et al.*, 2001, 2005; Near *et al.*, 2012a, 2013; Grande *et al.*, 2013) or as paraphyletic (Li *et al.*, 2009; Betancur-R. *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2014).

7. *Ophidiiformes and Batrachoidiformes in Percomorpha*

The inclusion of Ophidiiformes and Batrachoidiformes in Paracanthopterygii is consistently rejected by molecular studies (Wiley *et al.*, 2000; Miya *et al.*, 2003, 2005; Li *et al.*, 2009; Near *et al.*, 2012a, 2013; Betancur-R. *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2014). In most cases, they are included in Percomorpha, as successive sister-groups to all other percomorphs (Fig. 3.3.1B). In molecular studies, Lophiiformes has been consistently grouped with Tetraodontiformes instead of Batrachoidiformes (Miya *et al.*, 2003; Dettai & Lecointre, 2005; Yamanoue *et al.*, 2007; Holcroft & Wiley, 2008; Betancur-R. *et al.*, 2013; Near *et al.*, 2013), and at least some anatomical data also support this hypothesis (Chanet *et al.*, 2012, 2013).

Aims of the study

The discussion above shows that molecular data have proposed a consensual framework for acanthomorph relationships that, although still partly unresolved, challenges some earlier conceptions based on morphology alone. However, all studies based on morphology alone have proposed a different framework which lacks a crucial feature: corroboration by

independent sources of data. As previously explained, the only phylogenetic analysis based on a comprehensive morphological dataset published so far is that by Johnson & Patterson (1993). Subsequent studies are only based on a reduced subset of taxa and/or characters.

In this context, it is time for a reappraisal of morphological data for large-scale acanthomorph phylogeny.

Our main objectives are as follows:

- provide an independent test of the renewed molecular framework, using a different set of data;
- add up morphological synapomorphies for the relevant clades, with insights into early acanthomorph morphological evolution;
- include relevant fossil taxa in the analysis.

We chose not to optimize our characters on an existing molecular topology, as done in previous studies (Borden *et al.*, 2013; Grande *et al.*, 2013), because of the irresolution of the molecular "consensus" for key clades (Fig. 3.3.1B). Moreover, this irresolution forbids the usage of a "molecular scaffold" approach (Hermesen & Hendricks, 2008) for the placement of fossil taxa.

Including fossil taxa in a phylogenetic analysis provides several advantages. It sometimes allows detecting instances of homoplasies that mislead phylogenetic reconstruction and it increases our comprehension of the sequence and timing of character acquisition. Moreover, a phylogenetic analysis including fossils provides explicit support for their phylogenetic position, and should be a prerequisite for every analysis of divergence times using fossils as calibration points (Parham *et al.*, 2012; Sauquet, 2013).

Our study will then consist in a comprehensive phylogenetic analysis of the main acanthomorph clades, the first one since 1993 to be based solely on morphological characters, and the first to include fossils.

We have designed our sampling to include every major acanthomorph taxon supported by the most recent molecular phylogenetic frameworks (Figure 1B).

MATERIAL AND METHODS

Taxonomic sampling

[Figs. 3.3.2 and 3.3.3 about here]

Our data matrix includes 26 taxa, of which 19 are extant.

Synodus and *Gymnoscopelus* represent Aulopiformes (lizardfishes; Fig. 3.3.2A) and Myctophiformes (lanternfishes; Fig. 3.3.2B), respectively. Together they form the two closest

extant sister-groups to acanthomorphs, according to morphological (Rosen, 1985; Stiassny, 1986, 1996; Johnson & Patterson, 1993) and most molecular evidence (Broughton, 2010; Near *et al.*, 2012a, 2013; Betancur-R. *et al.*, 2013; Grande *et al.*, 2013).

Within acanthomorphs, we included representatives from all major taxa, according to the more recent phylogenetic frameworks (Fig. 3.3.1B). *Velifer*, *Lampris* and *Regalecus* represent Lampridiformes; and *Stylephorus* has been added to test its position among other acanthomorphs.

Polymixia represents Polymixiiformes. *Aphredoderus* and *Percopsis* (for Percopsiformes), *Merluccius* and *Bregmaceros* (for Gadiformes), *Halobatrachus* (for Batrachoidiformes) and *Brotula* (for Ophidiiformes) allow testing the monophyly of the Paracanthopterygii, as defined by Patterson & Rosen (1989). We did not include Lophiiformes, because molecular data and some anatomical evidence suggest a deeply nested position within Percomorpha, which would have necessitated a wide sampling of percomorphs for being efficiently tested; a task well beyond the scope of this study. *Zeus* and *Cyttus* are added to test the Gadiformes+Zeiformes proposed relationship. *Hoplostethus* and *Sargocentron* represent Beryciformes *sensu lato*, while *Dicentrarchus* and *Lates* represent 'generalized' percomorphs.

The seven fossil taxa (Fig. 3.3.3) have been chosen for their potential phylogenetic positions (as suggested by previous studies) that span the entire tree.

†*Ctenothrissa* (Fig. 3.3.3A), a potential acanthomorph outgroup, was described as either a stem-acanthomorph (Patterson, 1964) or a stem-ctenosquamate (Gaudant, 1978c, 1979). The affinities of †*Pycnosteroides* (Fig. 3.3.3C) have been interpreted differently depending on the authors due to its singular character state combination. According to previous phylogenetic analyses, †*Pycnosteroides* is a member of Lampridomorpha (Davesne *et al.*, 2014; Delbarre *et al.*, in press), as well as †'*Aipichthys*' (Fig. 3.3.3B) and †*Aipichthyoides*. In the present study, the character coding of †'*Aipichthys*' was based on the species †'*A.*' *minor* and †'*A.*' *velifer*, which are phylogenetically distinct from †*A. pretiosus*, the type species of the genus (Delbarre *et al.*, in press).

†*Sphenocephalus* (Fig. 3.3.3D) has been described as a paracanthopterygian, closely related to at least Percopsiformes and Gadiformes (Rosen & Patterson, 1969; Patterson & Rosen, 1989; Murray & Wilson, 1999; Grande *et al.*, 2013; Davesne *et al.*, 2014).

†*Omosomopsis* (Fig. 3.3.3E) has been interpreted as a polymixiiform (Patterson, 1993a; Taverne, 2011), but some of its characters suggest a close relationship to paracanthopterygians (Otero & Gayet, 1996).

†*Stichocentrus* (Fig. 3.3.3F) is a probable beryciform, that has been related to modern holocentrids (Gayet, 1980a, 1982). It has been chosen amongst numerous other closely related coeval taxa because it has been well-described morphologically (Patterson, 1967; Gayet, 1980a) and proposed as a fossil calibration point for divergence time analyses of acanthomorph phylogeny (Benton *et al.*, 2015).

All the fossils in our sampling come from Late Cretaceous deposits, more specifically from the Cenomanian (with the exception of †*Sphenocephalus*, found exclusively in Campanian deposits). This means that they are coeval with the oldest known acanthomorph body fossils (Patterson, 1993a).

Our coding of morphological characters was based either on dissections and dry osteological preparations, or fluid-preserved specimens curated in public collections (Table 3.3.1). When preserved in fluid, the specimens were X-ray tomographed (GE Phoenix v-tome-x L240, microfocus 240kV at the AST-RX platform, Muséum national d'Histoire naturelle) and the skeleton was virtually reconstructed in 3D by means of the *Mimics* software (version 17.0 64-bit). The list of specimens used in the study is provided in Table 3.3.1. We coded the remaining taxa with data from the literature (e.g. Świdnicki, 1991; Otero, 2004).

[Table 3.3.1 about here]

Phylogenetic analyses

The character matrix was analyzed using PAUP* 4.0 (Swofford, 2001). All characters are unordered.

We performed three phylogenetic analyses. The first one (Fig. 3.3.4) includes all the 26 taxa of our sampling, the second one includes the 19 extant taxa only (Fig. 3.3.5A), and the third one includes the seven fossil taxa only (Fig. 3.3.5B). The second and third analyses are meant to estimate the impact of fossil taxa on the results. Trees were rooted with the outgroup taxon *Synodus* in the first and second analyses, and with †*Ctenothrissa* in the third one. The heuristic search algorithm, with a random stepwise addition sequence (20 replicates), and the "TBR" branch-swapping algorithm was used in all analyses. Character polarity was determined by the outgroup criterion.

Bremer indices were estimated using a PAUP script generated via TreeRot 2 (Sorenson, 1999). We ran a bootstrap analysis with a "heuristic" search option and 1000 replicates, retaining all clades found with a frequency $\geq 50\%$.

RESULTS

Morphological characters used in the study

The characters that we used were mainly taken from published phylogenetic studies, sometimes recoded, and newly coded if the original study did not use a character matrix.

This list is almost exclusively based on osteological characters (Figs. 3.3.6-9), allowing the matrix to be as complete as possible, even with fossil taxa missing soft tissues.

For four character couples (2-3, 30-31, 34-35 and 63-64), we chose to follow the strategy "C" of Pleijel (2005) that takes into account the hierarchy between the presence of a structure and its shape, while avoiding to duplicate the "absent" character state.

Jaws and circumorbital series

1. Ascending process of the premaxilla (Fig. 3.3.7A): 0 – shorter than the alveolar process; 1 – equal to or longer than the alveolar process (coded from Olney *et al.* 1993)
2. Postmaxillary process of the premaxilla (Fig. 3.3.7A): 0 – absent; 1 – present (coded from Patterson & Rosen 1989)
3. Postmaxillary process of the premaxilla (Fig. 3.3.7A): 0 – straight posteriorly; 1 – notched posteriorly (coded from Patterson & Rosen 1989)
4. Supramaxillae: 0 – two supramaxillae; 1 – posterior supramaxilla only; 2 – no supramaxillae (from Otero & Gayet, 1996)
5. Supraorbital: 0 – present; 1 – absent (coded from Gaudant, 1979)
6. Antorbital: 0 – present; 1 – absent (from Otero & Gayet, 1996)

Braincase and skull roof

7. Lateral ethmoid (Fig. 3.3.6C): 0 – not in contact with the vomer; 1 – in direct contact with the vomer (coded from Stiassny, 1986)
8. Mesethmoid (Fig. 3.3.6C): 0 – anterior to the lateral ethmoid; 1 – median or posterior to the lateral ethmoid (coded from Olney *et al.*, 1993)
9. Orbitosphenoid: 0 – present; 1 – absent (from Johnson & Patterson, 1993)
10. Basisphenoid: 0 – present; 1 – absent (from Otero & Gayet, 1996)
11. Intercalar: 0 – small and not containing the foramen for nerve IX; 1 – large and containing the foramen for nerve IX (coded from Patterson & Rosen, 1989)
12. Epioccipital (= epiotic): 0 – not firmly bound to the dorsal limb of the posttemporal; 1 – firmly bound to the dorsal limb of the posttemporal; 2 – epioccipital and posttemporal fused (recoded from Johnson & Patterson, 1993)

13. Frontal: 0 – not forming part of the sagittal crest; 1 – forming part of the sagittal crest (recoded from Otero & Gayet, 1996)

14. Frontal vault or cradle: 0 – absent; 1 – present (coded from Olney *et al.*, 1993)

15. Spina occipitalis: 0 – absent; 1 – present (from Johnson & Patterson, 1993)

Remarks: the spina occipitalis is a ventral expansion of the supraoccipital that separates the exoccipitals and reaches the foramen magnum. When it is absent, the exoccipitals are joined together and exclusively form the dorsal roof of the foramen magnum.

Suspensorium and hyoid arch

16. Cranio-hyomandibular articulation (Fig. 3.3.9A): 0 – two-headed; 1 – single-headed (coded from Grande *et al.*, 2013)

17. Metapterygoid: 0 – in contact (or close approximation) with the quadrate; 1 – small and not in contact with the quadrate (recoded from Tyler *et al.*, 2003)

18. Anterior palatine process: 0 – present, palatine articulates with the maxilla; 1 – absent, no palate-maxillary connexion (coded from Olney *et al.*, 1993)

19. Palatine teeth: 0 – present; 1 – absent (from Tyler *et al.*, 2003)

20. Posterior and anterior ceratohyals: 0 – separated with cartilage; 1 – sutured (recoded from Johnson & Patterson, 1993)

Remark: the posterior ceratohyal is sometimes called 'epihyal', in reference to the epibranchial bones of the branchial arches. However, this structure is probably not homologous with epibranchials (Nelson, 1969a), which led us to prefer the usage of 'posterior ceratohyal'.

21. Articulation between the anterior ceratohyal and the ventral hypohyal (Fig. 3.3.8): 0 – straight; 1 – condylar (new character)

22. Anterior branchiostegals: 0 – subequal in length to the posterior ones; 1 – smaller than the posterior ones (recoded from Otero & Gayet, 1996)

Vertebral skeleton

23. Median fusion of neural spines: 0 – at least one paired neural spine; 1 – all neural spines fused medially, unpaired (coded from Gaudant, 1979)

24. Proximal insertion of Baudelot's ligament: 0 – on abdominal vertebrae; 1 – on basioccipital; 2 – on exoccipitals; 3 – split between the first abdominal vertebra and the exoccipitals (recoded from Johnson & Patterson, 1993)

25. Insertion of epineurals: 0 – all on neural arches or spines; 1 – at least partly below neural arches; 2 – at least partly on ribs (recoded from Johnson & Patterson, 1993)

26. Epipleurals: 0 – present; 1 – absent (from Johnson & Patterson, 1993)

27. First vertebral centrum: 0 – no facets; 1 – facets articulating with exoccipital condyles (from Johnson & Patterson, 1993)
28. First neural spine (Fig. 3.3.7B): 0 – separated from the neurocranium; 1 – closely associated or sutured with the neurocranium (coded from Patterson & Rosen, 1989)
29. Second vertebral centrum (Fig. 3.3.7B): 0 – subequal in length to the others; 1 – abbreviated in length (coded from Patterson & Rosen, 1989)

Dorsal and anal fins

30. Number of supraneurals: 0 – three or more; 1 – two; 2 – one; 3 – none (coded from Patterson & Rosen, 1989; Olney *et al.*, 1993)
31. Position of supraneurals: 0 – at least one posterior to the first neural spine; 1 – all anterior to the first neural spine (from Davesne *et al.*, 2014)
32. Insertion of the first dorsal pterygiophore (Fig. 3.3.6A-B): 0 – posterior to the neural spine 4; 1 – between the neural spines 2 and 4; 2 – between the neural spines 1 and 2; 3 – anterior to the first neural spine (recoded from Johnson & Patterson, 1993; Olney *et al.*, 1993)
33. Distal end of the first dorsal pterygiophore: 0 – oriented posteriorly; 1 – oriented anteriorly (coded from Olney *et al.*, 1993)
34. Dorsal fin spines (Fig. 3.3.6A-B): 0 – absent; 1 – present (recoded from Johnson & Patterson, 1993)

Remark: a "spine" is here defined as a fin ray which is unpaired (with contralateral halves fused together) and unsegmented distally, in opposition to the so-called "soft" spines, or lepidotrichia.

35. "Chain-link" articulation of dorsal fin spines: 0 – absent; 1 – present; 2 – no distal radials (recoded from Johnson & Patterson, 1993)
36. Spinous first dorsal fin (Figs. 3.3.2I, L-N; 3.3.6B): 0 – continuous dorsal fin; 1 – dorsal fin subdivided – or deeply notched – with an anterior part entirely spinous; 2 – dorsal fin subdivided with an anterior part composed of soft rays (new character)
37. Elongated and unbranched first soft ray of the dorsal fin: 0 – absent; 1 – present (from Davesne *et al.*, 2014)
38. Adipose fin (Fig. 3.3.2A-B, F): 0 – present; 1 – absent (new character)
39. Anal fin spines (Fig. 3.3.6A-B): 0 – absent; 1 – present (recoded from Johnson & Patterson, 1993)
40. Soft rays of the unpaired fins: 0 – at least some branched distally; 1 – all unbranched (recoded from Tyler *et al.*, 2003)

Caudal fin and skeleton

41. Second ural vertebral centrum: 0 – autogenous; 1 – fused to the upper hypurals but autogenous to the first ural centrum; 2 – fused to the upper hypurals and the first ural centrum+first preural centrum (recoded from Johnson & Patterson, 1993; Grande *et al.*, 2013)
42. Neural spine of the second preural vertebra: 0 – short and leaf-shaped; 1 – long and spine-like (coded from Patterson & Rosen, 1989)
43. First uroneural: 0 – autogenous; 1 – fused to the terminal centrum (coded from Grande *et al.*, 2013)
44. Number of epurals: 0 – three; 1 – two; 2 – one; 3 – none (coded from Patterson & Rosen, 1989)
45. 'Y' bone: 0 – absent; 1 – present (coded from Patterson & Rosen, 1989)
46. Parhypural: 0 – articulated or fused to the first preural centrum; 1 – truncated proximally by the loss of the haemal arch and separated from the first preural centrum (from Johnson & Patterson, 1993)
47. Number of discrete hypurals: 0 – six; 1 – less than six (from Johnson & Patterson, 1993)
48. Overlap of the caudal skeleton by the caudal fin rays: 0 – little to no overlap; 1 – extensive overlap or hypurostegy (from Davesne *et al.*, 2014)
49. Number of principal caudal fin rays: 0 – 19 or more; 1 – 18; 2 – 17 or less (from Johnson & Patterson, 1993)

Appendicular skeleton and paired fins

50. Scapular foramen: 0 – in scapula; 1 – between scapula and coracoid (coded from Patterson & Rosen, 1989)
51. Postcleithra: 0 – two or more separated bones; 1 – only one bone (from Otero & Gayet, 1996)
52. Insertion of the pectoral fin: 0 – vertical or oblique; 1 – horizontal (new character)
53. Number of autogenous pectoral radials: 0 – four; 1 – three (coded from Olney *et al.*, 1993)
54. Pectoral fin soft rays: 0 – at least some branched distally; 1 – all unbranched (recoded from Tyler *et al.*, 2003)
55. Anterior tip of the pelvic girdle (Fig. 3.3.6A-B): 0 – posterior to the distal postcleithrum; 1 – anterior to the distal postcleithrum (new character)

56. Contact between pectoral and pelvic girdles (Fig. 3.3.6A-B): 0 – no contact, with pelvic girdle posterior to the pectoral girdle; 1 – contact at the level of the cleithrum; 2 – contact at the level of the coracoid; 3 – pelvic girdle anterior to the pectoral girdle (recoded from Stiassny & Moore, 1992)
57. Antero-median pelvic process: 0 – absent; 1 – present (recoded from Stiassny & Moore, 1992)
58. External dorsal pelvic wing: 0 – shorter than the external ventral wing; 1 – equal in size to the external ventral wing (recoded from Stiassny & Moore, 1992)
59. Internal wings of the pelvic bone: 0 – separated; 1 – joined medially (from Davesne *et al.*, 2014)
60. Median processes of the pelvic bones: 0 – non-overlapping; 1 – overlapping medially (recoded from Stiassny & Moore, 1992)
61. Autogenous pelvic radials: 0 – present; 1 – absent (from Stiassny & Moore, 1992)
62. Number of soft rays of the pelvic fin: 0 – six or more; 1 – five or less (recoded from Johnson & Patterson, 1993)
63. Pelvic fin spine (Fig. 3.3.9B): 0 – absent; 1 – present (from Stiassny & Moore, 1992)
64. Pelvic fin spine (Fig. 3.3.9B): 0 – symmetrical at the base; 1 – asymmetrical at the base (recoded from Johnson & Patterson, 1993)

[Table 3.3.2 about here]

The resulting data matrix (26 taxa, 64 characters) is available in Table 3.3.2. There is 7.8% of missing data, noted as "?" in the matrix. Most of them are due to incomplete preservation of fossil taxa. 3.8% of the character states were treated as inapplicable. They are noted as "-" in the matrix and are mainly a consequence of the coding strategy used for characters 2-3, 30-31, 34-35 and 63-64. Character 23 is the only one to be uninformative.

Phylogenetic results

[Figs. 3.3.4 and 3.3.5 about here]

The analysis of the complete dataset (first analysis) yielded one parsimonious tree, with a length of 193 steps, a consistency index (CI) of 0.42 and a retention index (RI) of 0.69 (Fig. 3.3.4).

It shows †*Ctenothrissa* as a sister to Acanthomorpha, which include three main clades:

- a lampridomorph clade (*Lampridomorpha sensu* Davesne *et al.*, 2014) including †'*Aipichthys*', †'*Aipichthyoides*', *Velifer*, *Lampris* and *Regalecus*, but not †'*Pycnosteroides*;
- a clade corresponding to the Euacanthopterygii of Johnson & Patterson (1993) that includes beryciforms in paraphyly with a clade Percomorpha (*sensu* Betancur-R. *et al.*, 2014) that itself includes *Dicentrarchus* and *Lates* as sequential sister-groups to Batrachoidiformes (*Halobatrachus*) and Ophidiiformes (*Brotula*);
- a clade that includes †'*Pycnosteroides*', *Polymixia*, †'*Omosomopsis*', †'*Sphenocephalus*' and Percopsiformes as sequential sister-groups to a clade bringing together Gadiformes, Zeiformes and *Stylephorus*. We propose to name the Gadiformes + Zeiformes + Percopsiformes clade "Paracanthomorpha", as in Betancur-R. *et al.* (2014).

Euacanthopterygii and Paracanthomorpha (*sensu lato*, including *Polymixia* and three fossils) form a clade Euacanthomorpha, to the exclusion of Lampridomorpha.

The bootstrap values, Bremer indices and the number of synapomorphies are overall consistent; that is, when a node is supported by a higher number of unambiguous synapomorphies its associated support values are higher (Fig. 3.3.4).

The second analysis (reduced dataset, extant taxa only) yielded eight parsimonious trees with a length of 164 steps, a CI of 0.49 and a RI of 0.68 (Fig. 3.3.5A). It shows a largely incongruent topology: Percopsiformes and *Polymixia* are sequential sister-groups to other acanthomorphs, including the Euacanthopterygii of analysis 1 in paraphyly with Zeiformes, Gadiformes and "traditional" Lampridiformes (including *Stylephorus*, sister to the others). Two of the three main acanthomorph clades of analysis 1 are then not recovered by this analysis. The only one to be maintained is Lampridomorpha (reduced to extant Lampridiformes), but with different intrarelationships.

The third analysis (reduced dataset, fossil taxa only) yielded one parsimonious tree with a length of 40 steps, a CI of 0.78 and a RI of 0.61 (Fig. 3.3.5B). The topology is compatible with that of the first analysis, with †'*Pycnosteroides*', †'*Omosomopsis*' and †'*Sphenocephalus*' grouped together and forming a clade with †'*Stichocentrus*'. The relationships between this clade, †'*Aipichthys*' + †'*Aipichthyoides*' and †'*Ctenothrissa*' are not resolved.

DISCUSSION

Acanthomorpha monophyly

[Fig. 3.3.6 about here]

We recovered a clade Acanthomorpha in two of the three analyses (Figs 4, 5A). With the complete dataset, Acanthomorpha is supported by three unambiguous synapomorphies: the presence of unpaired and unsegmented spines (Fig. 3.3.6B) on the dorsal (34¹) and anal fin (39¹), and the contact between the lateral ethmoids and the vomer (7¹; Fig. 3.3.6C). All three characters were already used to define acanthomorphs (Stiassny, 1986; Johnson & Patterson, 1993).

In addition to Acanthomorpha, a larger clade also includes the fossil †*Ctenothrissa* in a position that somehow reflects the ideas of Patterson (1964) but contradicts later studies (Gaudant, 1978c, 1979; Davesne *et al.*, 2014). The four unambiguous synapomorphies of this clade can also be used to define all extant acanthomorphs. These include:

- the loss of the adipose fin (38¹), implying the independent re-acquisition of this attribute in modern Percopsiformes (Fig. 3.3.2F) for the third time in teleost history – a possibility that was ambiguous in the study by Stewart *et al.* (2014), due to a different topology at the base of the acanthomorphs;
- an anterior position of the pelvic girdle (55¹); a "trend" towards an anterior migration of the pelvic fin was already described by Greenwood *et al.* (1966), and later more in details by Stiassny & Moore (1992) and Parenti & Song (1996). More specifically, it is redefined here as the pelvic girdle inserting anteriorly to the ventral tip of the distal postcleithrum (Fig. 3.3.6B);
- two characters that have been previously optimized as synapomorphies of Lampridomorpha (Davesne *et al.*, 2014): the pelvic girdle contacts the pectoral girdle at the level of the coracoids (56²), and the hyomandibula bears only one head at its articulation with the cranium (16¹) – both of these characters undergo numerous reversions within Acanthomorpha.

Finally, two synapomorphies are ambiguous for Acanthomorpha because there is no data regarding their presence in †*Ctenothrissa*. Nonetheless, they are unique to acanthomorphs if only extant taxa are considered. These are the close bonding between the dorsal limb of the posttemporal and the epioccipital (12¹) and the presence of facets on the first vertebral centrum for its articulation with exoccipital condyles (27¹). Both characters were amongst the already published acanthomorph synapomorphies (Rosen, 1985; Stiassny, 1986).

With these nine synapomorphies in total, our study supports the monophyly of Acanthomorpha, in accordance with earlier anatomical works (Stiassny & Moore, 1992; Johnson & Patterson, 1993; Davesne *et al.*, 2014) and in contradistinction with most of the molecular studies using part or the totality of the mitogenome (Miya *et al.*, 2003, 2005; Chen *et al.*, 2014).

Position of Lampridiformes

Our complete analysis recovered Lampridomorpha (with lampridiforms as its only extant members) as the sister-group to Euacanthomorpha (all acanthomorphs except Lampridomorpha). The monophyly of Euacanthomorpha is supported by morphology (Johnson & Patterson, 1993; Davesne *et al.*, 2014) but is ambiguous in molecular results. Indeed, the position of Lampridiformes is poorly supported by molecular data, both within datasets (associated support values are often low) and from one study to another. As in our previous writings on the matter (Davesne *et al.*, 2014), this result, coupled with the fact that the partial analysis without fossils yields a very different position for this clade (Fig. 3.3.5A), leads us to suggest that incongruence in the phylogenetic positions of Lampridiformes might be driven by sampling or branch-length artefacts rather than a strong phylogenetic support.

In the present study, two synapomorphies unambiguously support Euacanthomorpha:

- the premaxilla bear a postmaxillary process (2¹), which is absent in lampridomorphs and non-acanthomorphs (Fig. 3.3.7A);
- the supraoccipital bears a spina occipitalis (15¹) that separates exoccipitals medially and reaches the dorsal roof of the foramen magnum. The spina occipitalis is absent in all Lampridiformes, while the state is unknown in fossil lampridomorphs.

Position and status of Polymixiiformes

According to our complete analysis, the closest extant relatives of *Polymixia* are Percopsiformes, Gadiformes, *Stylephorus* and Zeiformes; that is, a result similar to those of the molecular analyses that include mitochondrial data (Miya *et al.*, 2003, 2005; Broughton, 2010; Chen *et al.*, 2014). The larger clade that groups together *Polymixia* and its extant relatives also includes †*Omosomopsis* and †*Pycnosteroides* (Fig 4).

The interpretation of †*Pycnosteroides* varies considerably between authors. It has been referred to the Beryciformes (Patterson, 1964; Gayet, 1980a), Polymixiiformes (Taverne, 2011; Murray & Wilson, 2014), Acanthomorpha *incertae sedis* possibly related to Acanthopterygii (Patterson, 1993a) and Lampridomorpha (Davesne *et al.*, 2014; Delbarre *et*

al., in press). The present study contradicts all previous results by showing †*Pycnosteroides* as the earliest branching terminal of the clade "Paracanthomorpha *sensu lato*", defined by two unambiguous synapomorphies: the long neural spine on the second preural vertebra (42¹) and the reduction of the number of principal caudal fin rays to 18 (49¹).

†*Omosomopsis* has been described as a member of Polymixiiformes and Polymixiidae by Patterson (1993) based on its modified anterior branchiostegals (22¹). Our analysis shows that this character state might be a convergence between these two taxa. Indeed, †*Omosomopsis* is found as more closely related to Percopsiformes than to *Polymixia*, like in the analysis by Otero & Gayet (1996). The unambiguous synapomorphies that support this relationship are the losses of the anterior supramaxilla (4¹), of the basisphenoid (10¹) and of one epural (44¹).

It is noteworthy that the characters which group †*Pycnosteroides*, †*Omosomopsis* and *Polymixia* according to some authors (Taverne, 2011; Murray & Wilson, 2014) are the long neural spine on NPU2 and the 18 principal caudal rays, two character states which are shown here to be plesiomorphic for the three taxa. In the light of these results, it appears that a redefinition of the composition and synapomorphies of a putative Polymixiiformes clade (including other early fossil taxa, not analysed here) is much needed.

Percopsiformes, Gadiformes and Zeiformes clade

[Fig. 3.3.7 about here]

Our analyses did not recover a clade Paracanthopterygii *sensu* Patterson & Rosen, (1989). In the complete analysis, Gadiformes and Percopsiformes form a clade with Zeiformes and *Stylephorus*, instead of Ophidiiformes and Batrachoidiformes, themselves nested within Percomorpha (Fig. 3.3.4).

Therefore, we recommend to avoid using "Paracanthopterygii" (and of "paracanthopterygians") as a clade name, and better use "Paracanthomorpha" (and "paracanthomorphs") instead, using the same prefix as in the molecular-based classification of Betancur-R. *et al.* (2014).

†*Sphenocephalus* is recovered here as the sister to modern paracanthomorphs, in accordance with earlier works (Otero & Gayet, 1996; Murray & Wilson, 1999; Grande *et al.*, 2013; Davesne *et al.*, 2014). The characters that support this relationship are the presence of a notch in the postmaxillary process of the premaxilla (3¹) – the so-called "gadoid" notch (Fig. 3.3.7A), and of at most one supraneural bone in front of the dorsal fin (30²).

Percopsiformes is sister to Gadiformes, Zeiformes and *Stylephorus*, in congruence with several mitochondrial and/or nuclear datasets (Dettai & Lecointre, 2005; Broughton, 2010; Betancur-R. *et al.*, 2013; Grande *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2014). The synapomorphies of this clade are the complete loss of supramaxillae (4²), the fusion of the second ural centrum with the upper hypurals while staying autogenous from the first ural centrum (41¹), and the fusion of proximal and distal postcleithra (51¹). All these three characters are convergent with Lampridiformes and Batrachoidiformes. In addition, the monophyly of Percopsiformes is recovered here and supported by three unambiguous synapomorphies; it was also previously recovered with molecular data (Dillman *et al.*, 2011), but ambiguous with morphology (Patterson & Rosen, 1989; Murray & Wilson, 1999).

The Gadiformes-Zeiformes clade (also including *Stylephorus*, see below) contradicts previous morphological studies, but is consistently recovered with molecular data. Here, its monophyly is supported by no less than nine unambiguous synapomorphies, including the loss of palatine teeth (19¹), the shortening of the second vertebral centrum (29¹; Fig. 3.3.7B) – previously used as a synapomorphy of Ophidiiformes + Gadiformes + Batrachoidiformes + Lophiiformes –, and the close association between the first neural spine and the neurocranium (28¹; Fig. 3.3.7B) – previously used as a Gadiformes + Batrachoidiformes + Lophiiformes synapomorphy (Patterson & Rosen, 1989). Another potential synapomorphy (that we did not include in our study because of the lack of fresh material available for dissection) is the presence, in both Gadiformes and Zeiformes, of intrinsic sonic muscles in the anterior end of the swimbladder (Kasumyan, 2008).

Stylephorus with Gadiformes-Zeiformes

[Fig. 3.3.8 about here]

The present phylogenetic analysis of morphological characters is the first to include *Stylephorus* alongside not only lampridiforms, but also other acanthomorph representatives. Similarly to molecular studies, this inclusion moves *Stylephorus* within the acanthomorph tree: it is grouped with Gadiformes and Zeiformes, instead of Lampridiformes. However, it is recovered here as sister to Zeiformes (Fig. 3.3.4), whereas all molecular data suggest a closer relationship with Gadiformes (Miya *et al.*, 2007). This *Stylephorus*-Zeiformes relationship is supported by four unambiguous synapomorphies: the ascending processes of the premaxillae are longer than the articular processes (1¹), the soft rays of the unpaired (40¹) and pectoral fins are unbranched (54¹) and there is no contact between the quadrate and the reduced metapterygoid (17¹). The latter two synapomorphies are unique for this clade, and therefore

not found in any lampridiform. In addition, the first vertebra of *Stylephorus* is much reduced and its neural spine is closely associated with the neurocranium (28¹), a Gadiformes-Zeiformes synapomorphy (Fig. 3.3.7B) also absent in Lampridiformes.

Conversely, several synapomorphies that are exclusive to Lampridiformes are absent in *Stylephorus*: it lacks the frontal vault (14¹), the condylar articulation between the anterior ceratohyal and the ventral hypohyal (21¹; Fig. 3.3.8), and its first dorsal pterygiophore is not inserted anteriorly to the first neural spine (32²). It also has four pectoral radials, instead of the three (53¹) that are present in all lampridiforms except for Veliferidae. The presence of exclusive paracanthomorph synapomorphies, combined with the absence of some exclusive lampridiform synapomorphies (all the other ones being either ambiguously present, or convergent in *Stylephorus*) allow us to support the molecular hypothesis of a monotypic order Stylephoriformes, closely related to Gadiformes and Zeiformes.

The content of Euacanthopterygii: Beryciformes, Ophidiiformes and Batrachoidiformes

[Fig. 3.3.9 about here]

The monophyly of Euacanthopterygii is supported by numerous synapomorphies. They include the double-headed cranio-hyomandibular articulation (16⁰; Fig. 3.3.9A), the presence of antero-median pelvic processes (57¹), and a Baudelot's ligament inserting proximally on the basioccipital (24¹). A non-homologous insertion of this ligament on the neurocranium rather than on vertebrae is observed in *Zeus* and *Velifer* on the exoccipitals, not on the basioccipital, as is the case in euacanthopterygians. The peculiar, "chain-link" articulation of the dorsal fin spines (35¹), and the asymmetric base of the pelvic spines (64¹, Fig. 3.3.9B) are also unique to euacanthopterygians (Mok & Chang, 1986), but ambiguously optimised at this node because of missing data in fossils. Finally, the pelvic fin spine (63¹; Fig. 3.3.9B), a diagnostic "acanthopterygian" character for Greenwood *et al.* (1966), has an ambiguous position: it could be an euacanthopterygian synapomorphy convergent in †*Pycnosteroïdes* and Zeiformes, but also a synapomorphy of Euacanthomorpha (with multiple secondary losses).

Within Euacanthopterygii, "beryciforms" are paraphyletic: the holocentrid *Sargocentron* is more closely related to percomorphs than to the trachichthyid *Hoplostethus* (Fig. 3.3.4). *Sargocentron* and percomorphs share a separate, entirely spinous anterior dorsal fin (36¹; Fig. 3.3.2M-N) – with multiple reversions in percomorphs –, the fusion of the ural centra together and with the upper hypurals (41²) and the reduction of the number of hypurals (47¹).

Finally, Percomorpha includes the ophidiiform *Brotula* and the batrachoidiform *Halobatrachus* (Fig. 3.3.4), like in every molecular study including these taxa, but in contradistinction with most morphological interpretations. However, it should be kept in mind that we used a limited taxonomic sampling for Percomorpha, and that expanding it could have changed the resulting topology.

Batrachoidiformes and Ophidiiformes show euacanthopterygian synapomorphies, such as the two hyomandibular heads (there is only one in paracanthomorphs, see Fig. 3.3.9A), the insertion of the Baudelot's ligament on the basicranium, the asymmetrical pelvic spine base (Fig. 3.3.9B; the pelvic spine is present but extremely reduced in Ophidiiformes) and the spinous anterior dorsal fin (in Batrachoidiformes only; Fig. 3.3.2L). In addition, *Brotula* possesses a supramaxilla, a basisphenoid, supraneurals and palatine teeth, all lost in paracanthomorphs (see above). Our findings parallel those the ones of previous authors (Gosline, 1968; Fraser, 1972; Gill, 1996; Wiley & Johnson, 2010) who viewed these character observations as potential challenges to the monophyly of "Paracanthopterygii".

Congruence with molecular results

[Table 3.3.3 about here]

Table 3.3.3 summarizes the topologies found by relevant morphological and molecular phylogenetic analyses. It shows that molecular analyses since 2005 have systematically agreed on a number of points, namely the non-monophyly of a paracanthopterygian clade (consisting of Percopsiformes, Gadiformes, Ophidiiformes and Batrachoidiformes at least), the monophyly of a Gadiformes + Zeiformes clade which also includes *Stylephorus* and the monophyly of Euacanthopterygii which includes Ophidiiformes and Batrachoidiformes along with other percomorphs.

All of these results are also recovered in our complete analysis (Fig. 3.3.4).

Only two minor incongruences remain between our topology and this molecular "consensus":

- *Stylephorus* is sister to Zeiformes, instead of Gadiformes;
- Ophidiiformes and Batrachoidiformes form a clade together, instead of being sequential sister-groups with other percomorphs. However, our percomorph sampling is much reduced compared to the tremendous morphological diversity of this clade.

Therefore, it is not suitable for an efficient test of their interrelationships.

Already well-supported by their repetition from one dataset to another (Chen *et al.*, 2003), clades found in the "molecular consensus" are here corroborated by a diverse set of morphological characters.

On the other hand, some results are still conflicting (Table 3.3.3), like for example: the monophyly of Acanthomorpha and Euacanthomorpha (corroborated by our results), the monophyly of Beryciformes (not corroborated by our results), the grouping of Percopsiformes with Gadiformes + Zeiformes (Paracanthomorpha) and that of Polymixiiformes and paracanthomorphs (both corroborated by our results). However, it should be noted that, for the most part, these conflicting nodes are associated with comparatively low support values (bootstrap indices and/or posterior probabilities). Hence, these clades are neither robust, nor repeated, a combination that should be sufficient to reject them (Chen *et al.*, 2003; Li & Lecointre, 2009). The non-monophyly of acanthomorphs is an example of relationship that is simultaneously robust and not repeated. The Lampridiformes-Myctophiformes clade of Miya *et al.* (2005) has a posterior probability of 0.99 or 1. However, it is never repeated in analyses based on nuclear markers only, nor in another study that used the mitochondrial genome (Broughton, 2010). Assessing in which way gene sampling affects phylogenetic reconstruction in this zone of the tree should be the object of later investigation.

The critical role of taxonomic sampling

Taxonomic sampling is an important aspect of phylogenetic studies (Lecointre *et al.*, 1993; Pollock *et al.*, 2002; Zwickl & Hillis, 2002), yet it is too often overlooked when discussing datasets and results.

We can observe its impact on phylogenetic hypotheses when comparing previous analyses based on morphology with the molecular ones. For example, a clade Gadiformes + Zeiformes is always recovered by molecular data (Fig. 3.3.2, Table 3.3.3). Why did the anatomical datasets fail to recover this clade, despite the number of characters available?

Johnson & Patterson (1993) assumed the monophyly of Paracanthopterygii *sensu* Patterson & Rosen (1989), which were represented by the percopsiform *Percopsis*. Two zeiforms were also included, but no gadiform representative. Murray & Wilson (1999) only included, besides outgroups, members of the Paracanthopterygii *sensu* Patterson & Rosen, and no zeiform. These two studies, while using a large character sampling, were unable to challenge the monophyly of Paracanthopterygii, and to propose an alternative Gadiformes + Zeiformes clade because of their taxonomic sampling. Later, Tyler & Santini (2005) did not include any paracanthopterygian *sensu* Patterson & Rosen, but only Zeiformes, Tetraodontiformes, Caproidae and beryciforms as outgroups. With this taxonomic sampling, they couldn't find Gadiformes + Zeiformes either.

In the present study, we mostly used the same characters than earlier authors, with relatively few entirely new morphological data; yet our results differ vastly from the previous ones. We can then emit the hypothesis that all the available anatomical evidence was enough to recover these relationships, while at the same time the lack of a comprehensive taxonomic sampling did not allow it. In this regard, molecular analyses played a critical role in supporting unexpected or overlooked relationships, conducting us to constitute this more comprehensive sampling.

However, our partial analysis of extant taxa alone (Fig. 3.3.5A) fails to recover clades that are consistent with molecular (or even with previous morphological) results. On the other hand, when fossil taxa are analysed alone (Fig. 3.3.5B) they show the same interrelationships than with the complete analysis. The latter is then likely structured by the fossil taxa.

What is shown here is a possible case of "character extinction", where many character state combinations were found in the earliest members of a group, but disappeared since due to extinction of the taxa bearing them, or to extensive subsequent morphological evolution. This is for example the case in Lampridomorpha, whose extant representatives (Lampridiformes) are both relatively less diverse (due to the extinction of many clades at the end of the Cretaceous), and very distinctive anatomically speaking compared with the oldest known members of the clade (Davesne *et al.*, 2014; Delbarre *et al.*, in press).

The combination of parallel rapid morphological innovation in different closely related taxa, and of the loss of ancestral morphotypes due to taxon extinction, creates conflict between morphological characters (homoplasy) if fossils are not included (Huelsenbeck, 1991). Our results show another empirical example in which fossil taxa positively impact a morphological analysis, increasing congruence with molecular topologies (Donoghue *et al.*, 1989; Legg *et al.*, 2013; O'Leary *et al.*, 2013; Schoch & Sues, 2015).

CONCLUSION AND PERSPECTIVES

In the present study, we provide a morphological dataset of extant and fossil taxa that reconstructs the earliest stages of acanthomorph evolution. The phylogeny we recover is consistent with topologies proposed by the multiple molecular analyses available today. This is a basis for a consensual view of the interrelationships of this important clade.

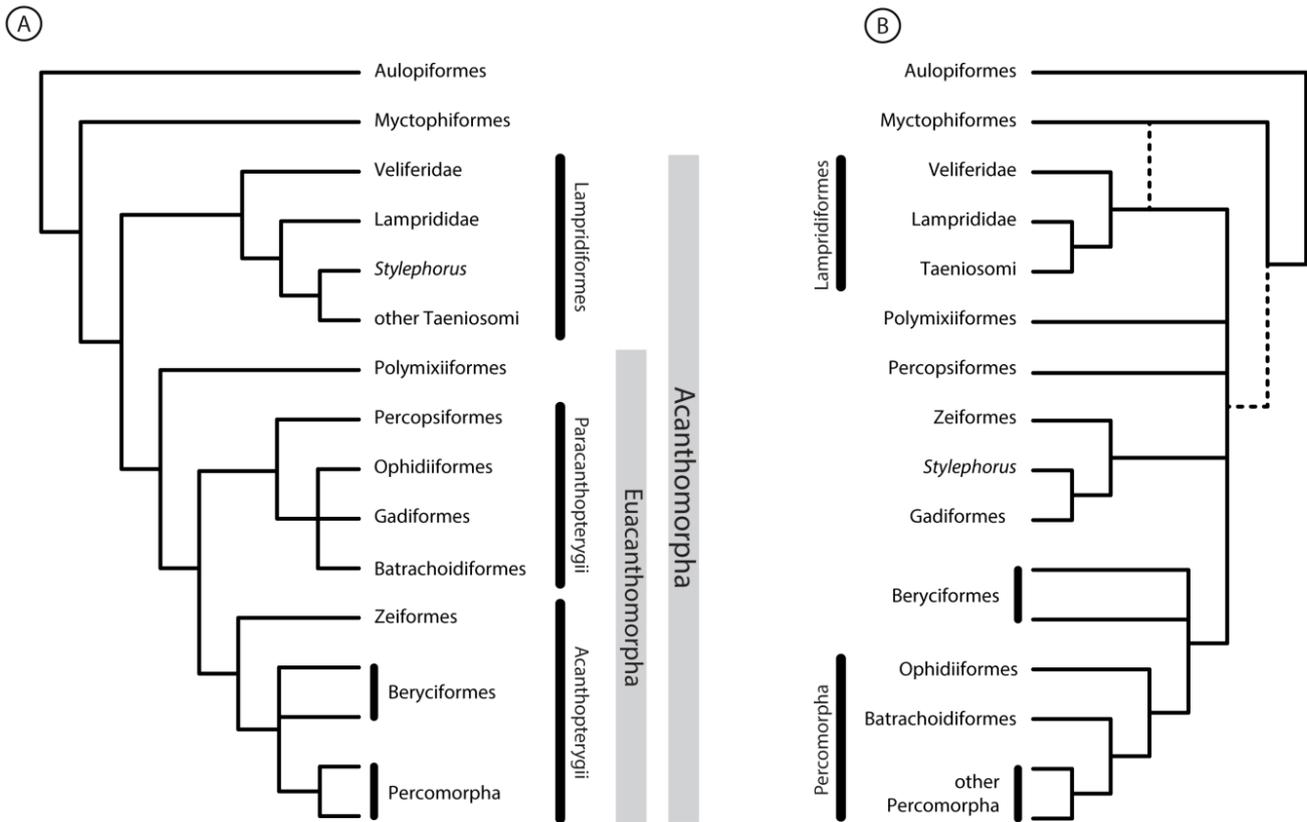
We expect this kind of analyses to become more common in the future, because of their key role in:

- corroborating the molecular results with independent character sets, which increases the reliability of the repeated clades (Grande, 1994; Miyamoto & Fitch, 1995);
- providing a framework for the evolution of morphological characters;
- integrating taxon and character evolution in the deep time, by explicitly supporting phylogenetic positions for fossil taxa that could be subsequently used for divergence time analyses – directly or as calibration points (Benton & Donoghue, 2007; Parham *et al.*, 2012; Benton *et al.*, 2015).

A more generalized and fruitful dialogue between morphology and molecular data is needed in phylogenetics. Molecular analyses may provide a wide phylogenetic framework, but maintaining a lively research program in morphology is still necessary to understand form and function in an evolutionary context (Giribet, 2015). Paralleling the rapid innovations in the field of sequence acquisition at a now genomic scale, increased usage of new techniques would help building morphological data matrices more efficiently. New generation imagery techniques, but also standardised anatomical descriptions (Deans *et al.*, 2015) will help achieving this goal.

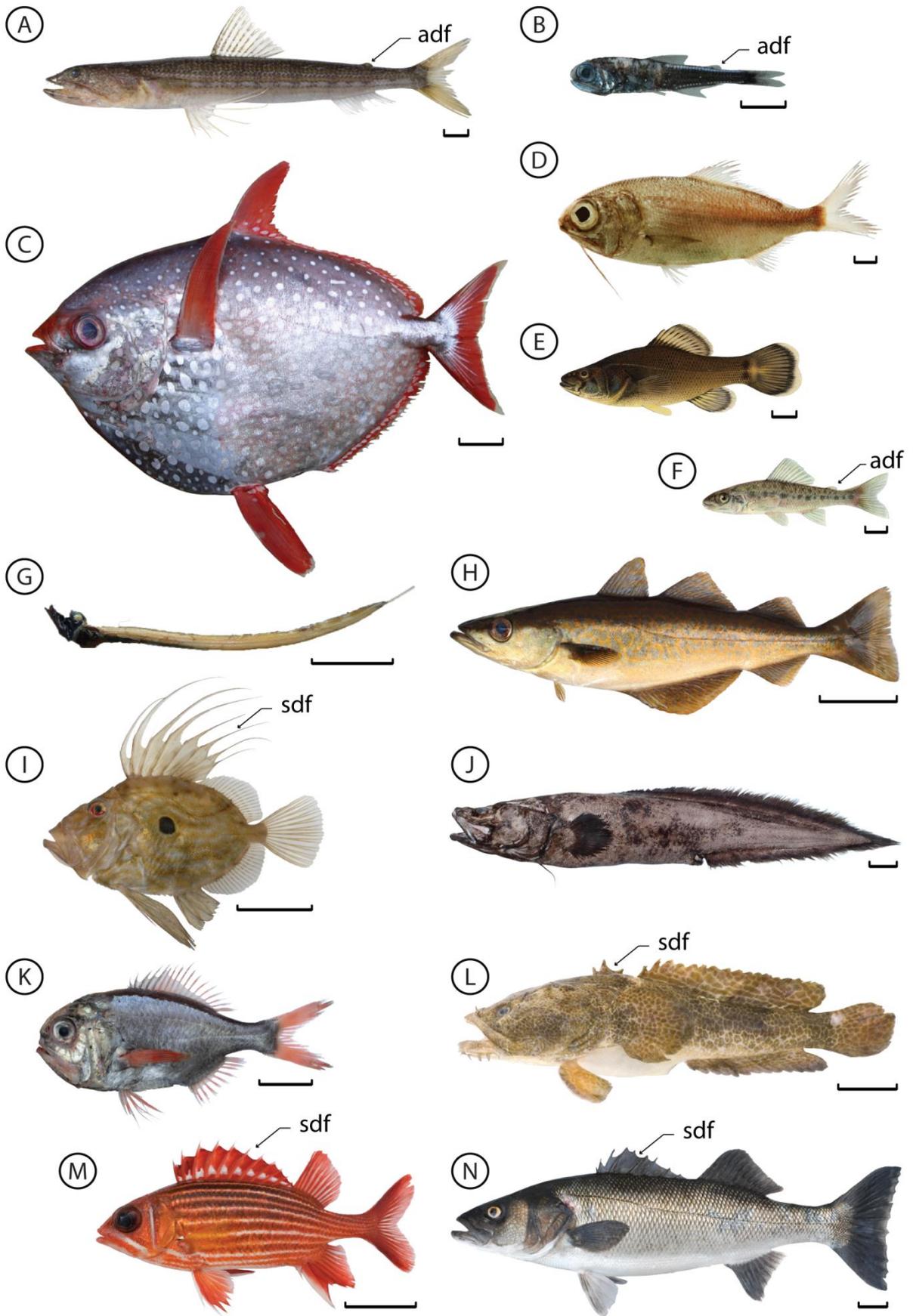
FIGURE CAPTIONS

Figure 3.3.1:



Consensual phylogenetic hypotheses for Acanthomorpha, based on previously published data.
 A: morphological hypothesis (Patterson & Rosen, 1989; Johnson & Patterson, 1993)
 B: molecular hypothesis (Miya *et al.*, 2005, 2007; Li *et al.*, 2009; Broughton, 2010; Betancur-R. *et al.*, 2013; Grande *et al.*, 2013; Near *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2014)

Figure 3.3.2:

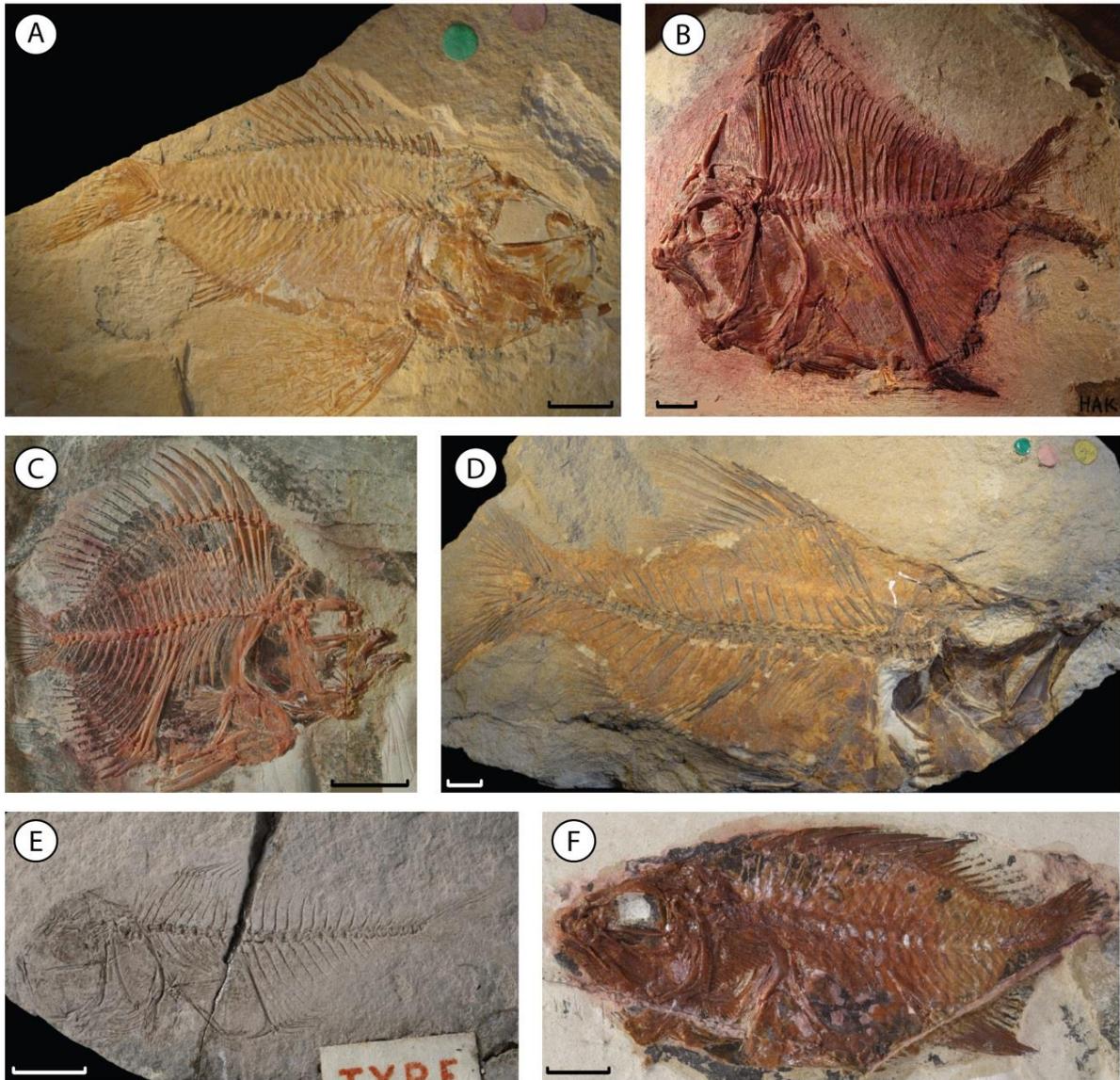


Examples of species from the taxa studied.

- A: Aulopiformes, *Synodus saurus*, MNHN/SBMC uncatalogued
- B: Myctophiformes, *Myctophum punctatum*, MNHN/SBMC uncatalogued
- C: Lampridiformes, *Lampris guttatus*, SBMC 2004-0006
- D: Polymixiiformes, *Polymixia lowei*, NOAA uncatalogued
- E: Percopsiformes, *Aphredoderus sayanus*, reconstruction
- F: Percopsiformes, *Percopsis omiscomaycus*, reconstruction
- G: *Incertae Sedis*, *Stylephorus chordatus*, MNHN.IC.2004-1316
- H: Gadiformes, *Pollachius pollachius*, MNHN/SBMC uncatalogued
- I: Zeiformes, *Zeus faber*, MNHN/SBMC uncatalogued
- J: Ophidiiformes, *Cataetyx laticeps*, MNHN/SBMC uncatalogued
- K: Beryciformes, *Hoplostethus mediterraneus*, MNHN/SBMC uncatalogued
- L: Batrachoidiformes, *Halobatrachus didactylus*, MNHN/SBMC uncatalogued
- M: Beryciformes, *Sargocentron hastatum*, MNHN 2013-0848
- N: Percomorpha, *Dicentrarchus labrax*, MNHN/SBMC uncatalogued.

Legend: adf = adipose fin; sdf = spinous first dorsal fin. Scale bar equals 10 mm (A-B, D-F), 50 mm (G-N), 100 mm (C). Sizes are based on specimen measurements, or on the "common length" measure given in FishBase (D-F).

Photos D. Davesne (G), courtesy of S. Iglésias (Iglésias, 2014) (A-B, H-N), NOAA (D) and Wikimedia Commons (D-E).

Figure 3.3.3:

Six of the seven fossil taxa used in the analyses

A: †*Ctenothrissa signifer*, NHMUK PV P47524

B: †'*Aipichthys*' *velifer*, MNHN.F.HAK57

C: †*Pycnosteroides levispinosus*, MNHN.F.HDJ105

D: †*Sphenocephalus fissicaudus*, NHMUK PV P9059

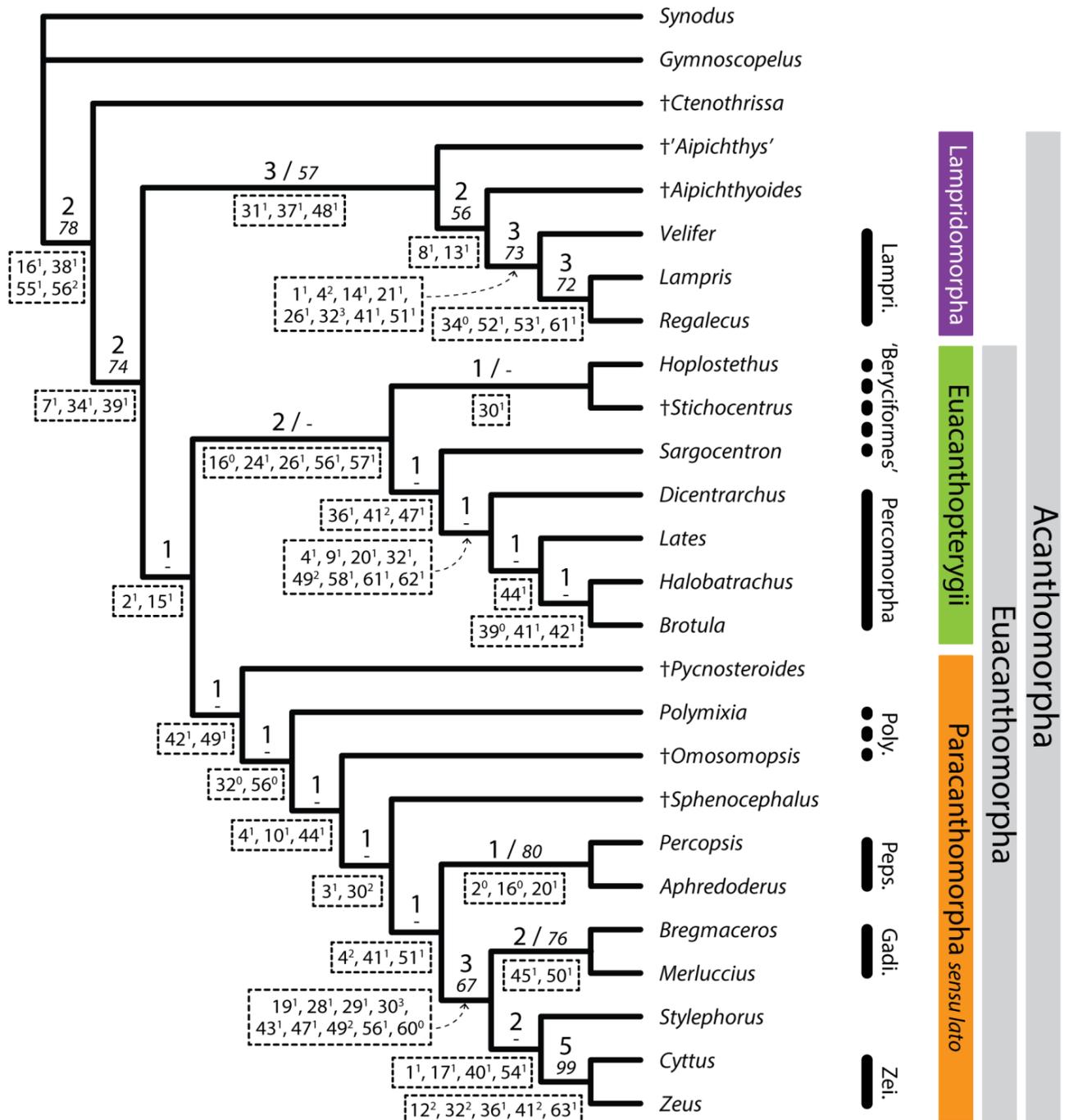
E: †*Omosomopsis simum*, MNHN.F.DTS222d

F: †*Stichocentrus liratus*, MNHN.F.HDJ97

Scale bar equals 10 mm (A-D, F), 5 mm (E).

Photos by D. Davesne, C. Lemzaouda and P. Loubry.

Figure 3.3.4:



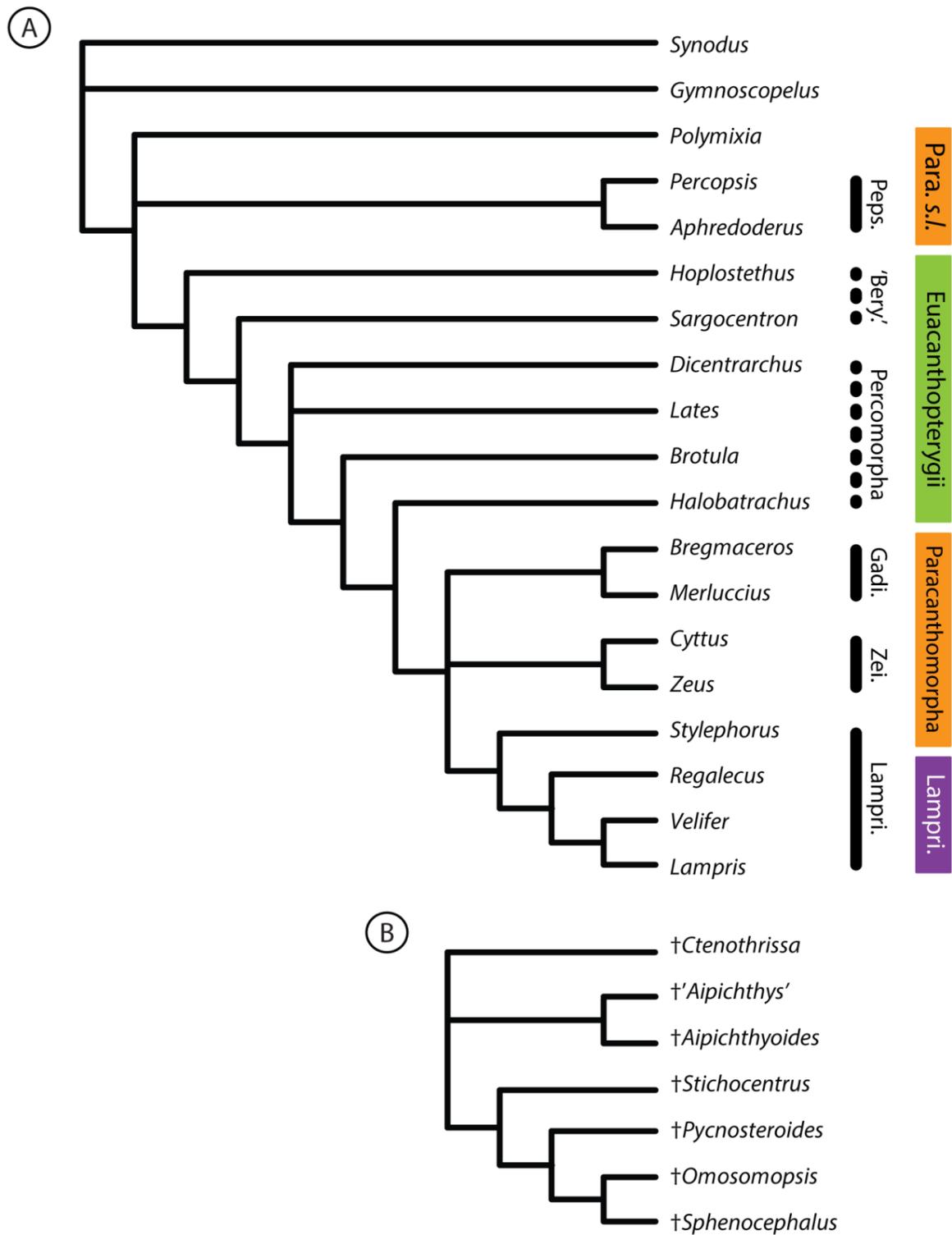
Parsimonious tree obtained from the first analysis (complete analysis, extant and fossil taxa).

Length = 193, CI = 0.42, RI = 0.69.

Support values are above branches: Bremer indexes (bigger font) / bootstrap values (italics).

Unambiguous synapomorphies are below branches.

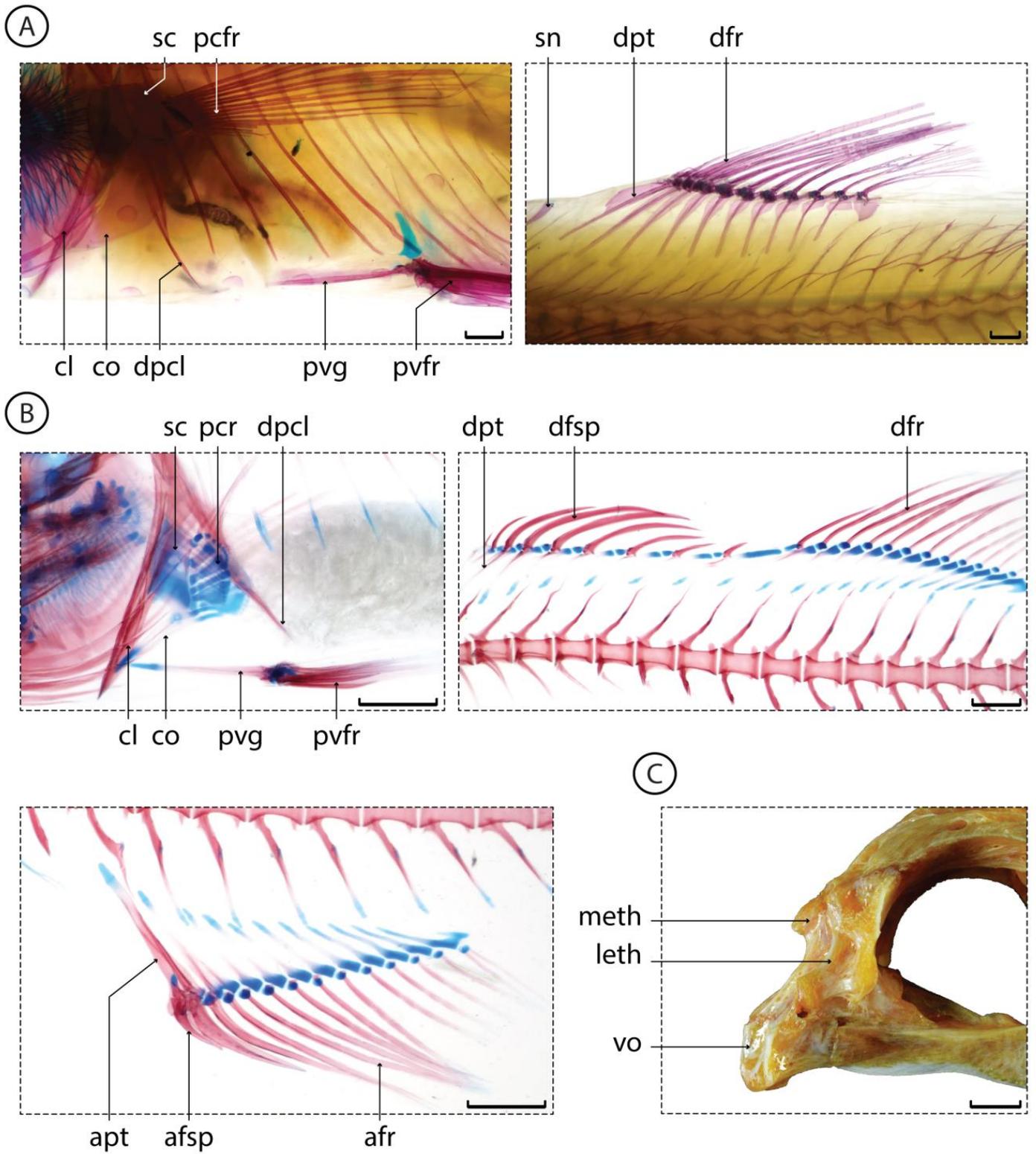
Figure 3.3.5:



A: Strict consensus of the eight parsimonious trees obtained from the second analysis (extant taxa only). Length = 164, CI = 0.49, RI = 0.61.

B: Tree obtained from the third analysis (fossil taxa only). Length = 40, CI = 0.78, RI = 0.61. The clade names on the right correspond to what was found in the first analysis (Fig. 3.3.4).

Figure 3.3.6:



Examples of acanthomorph synapomorphies

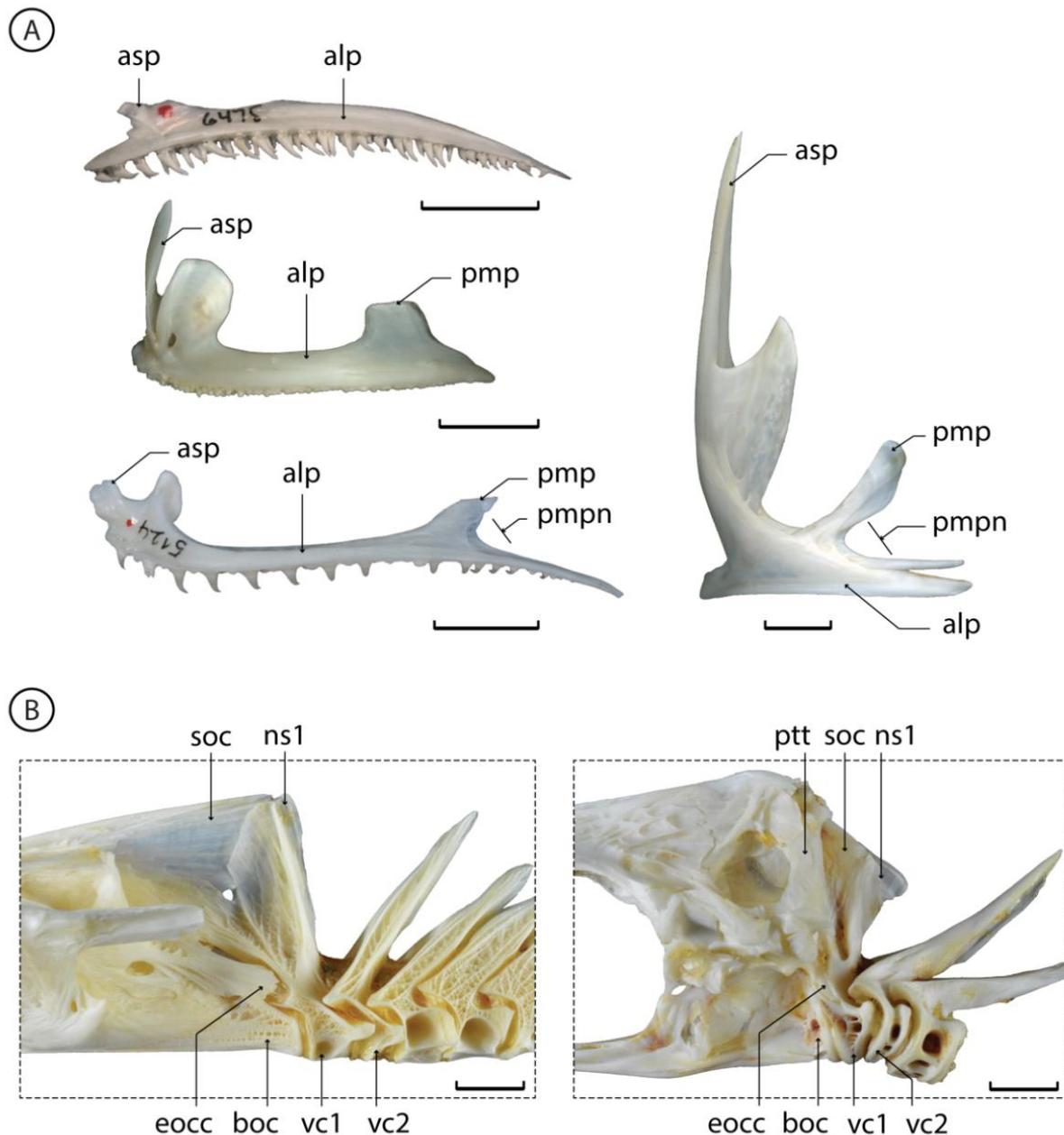
A: Relative positions of the pelvic and pectoral girdle (left), and dorsal fin (right) of a non-acanthomorph, *Myctophum nidulum*, MNHN.IC.1993.2333.

B: Relative positions of the pelvic and pectoral girdle (left), dorsal fins (right) and anal fin (below) of an acanthomorph, *Dicentrarchus labrax*, MNHN uncatalogued.

C: Ethmoid region of an acanthomorph, *Sparus aurata*, MNHN uncatalogued.

Legend: afr = anal fin soft rays, afsp = anal fin spines, apt = anal pterygiophore, cl = cleithrum, co = coracoid, dfr = dorsal fin soft rays, dfsp = dorsal fin spines, dpcl = distal postcleithrum, dpt = dorsal pterygiophores, leth = lateral ethmoid, meth = mesethmoid, pcrf = pectoral fin rays, pcr = pectoral radials, pvg = pelvic girdle, pvfr = pelvic fin rays, sc = scapula, sn = supraneurals, vo = vomer. Scale bar equals 1 mm (A-B), 10 mm (C).

Photos D. Davesne and N. K. Schnell.

Figure 3.3.7:

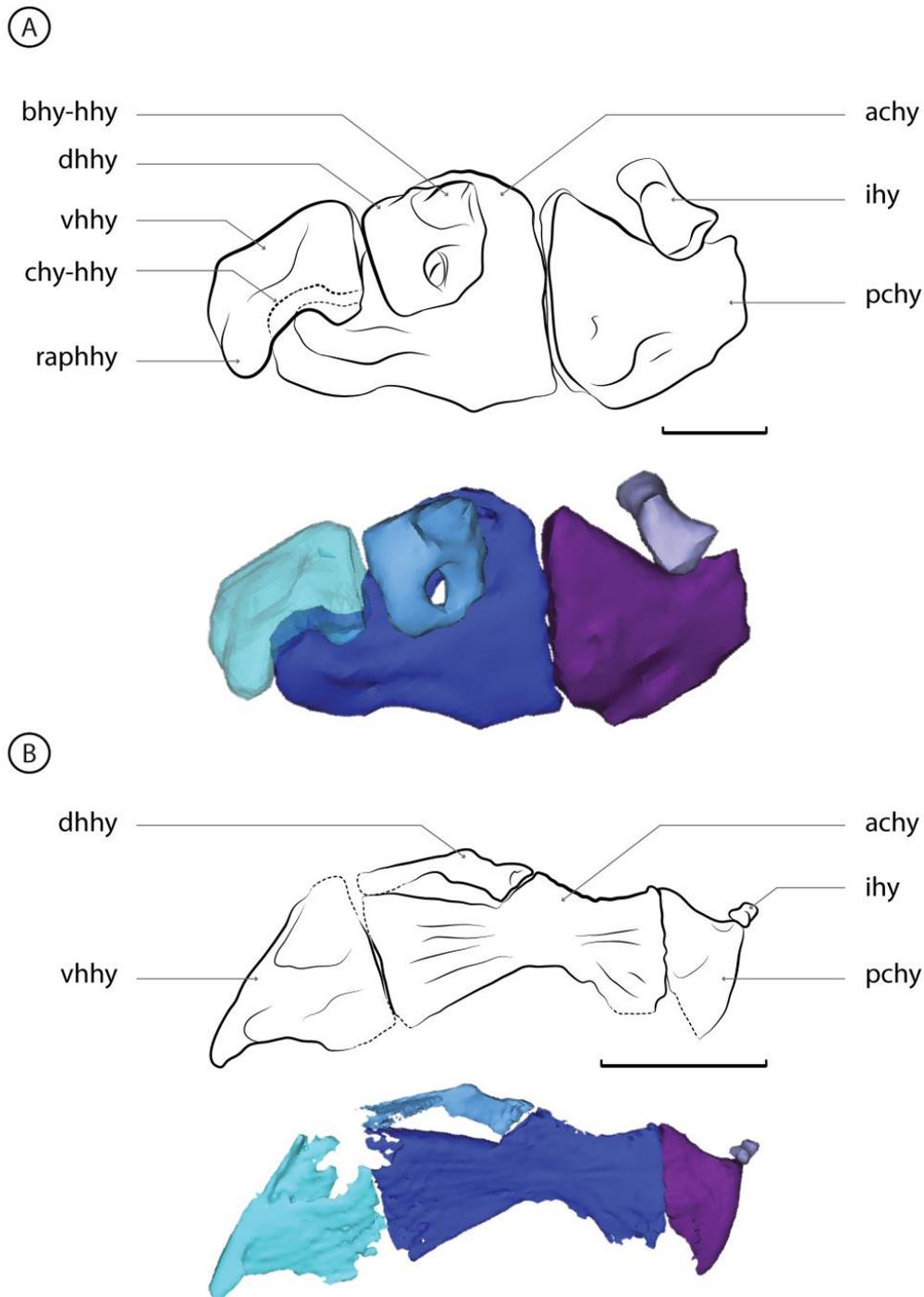
Examples of paracanthomorph synapomorphies.

A: Left premaxillae in lateral view of (from top to bottom and left to right) *Synodus scituliceps*, PB-6475; *Dicentrarchus labrax*, MNHN uncatalogued; *Merluccius gayi*, PB-5124; *Zeus faber*, MNHN uncatalogued.

B: Posterior region of the neurocranium and anteriormost vertebrae in lateral view of *Merluccius merluccius*, MNHN uncatalogued; *Zeus faber*, MNHN uncatalogued.

Legend: alp = alveolar process of the premaxilla; asp = ascending process of the premaxilla; boc = basioccipital; eocc = exoccipital condyle; ns1 = neural spine of the first vertebra; pmp = postmaxillary process of the premaxilla; pmpn = posterior notch on the postmaxillary process of the premaxilla; ptt = posttemporal; soc = supraoccipital; vc = vertebral centrum. Scale bar equals 10 mm. Photos D. Davesne and Osteobase (<http://osteobase.mnhn.fr/>).

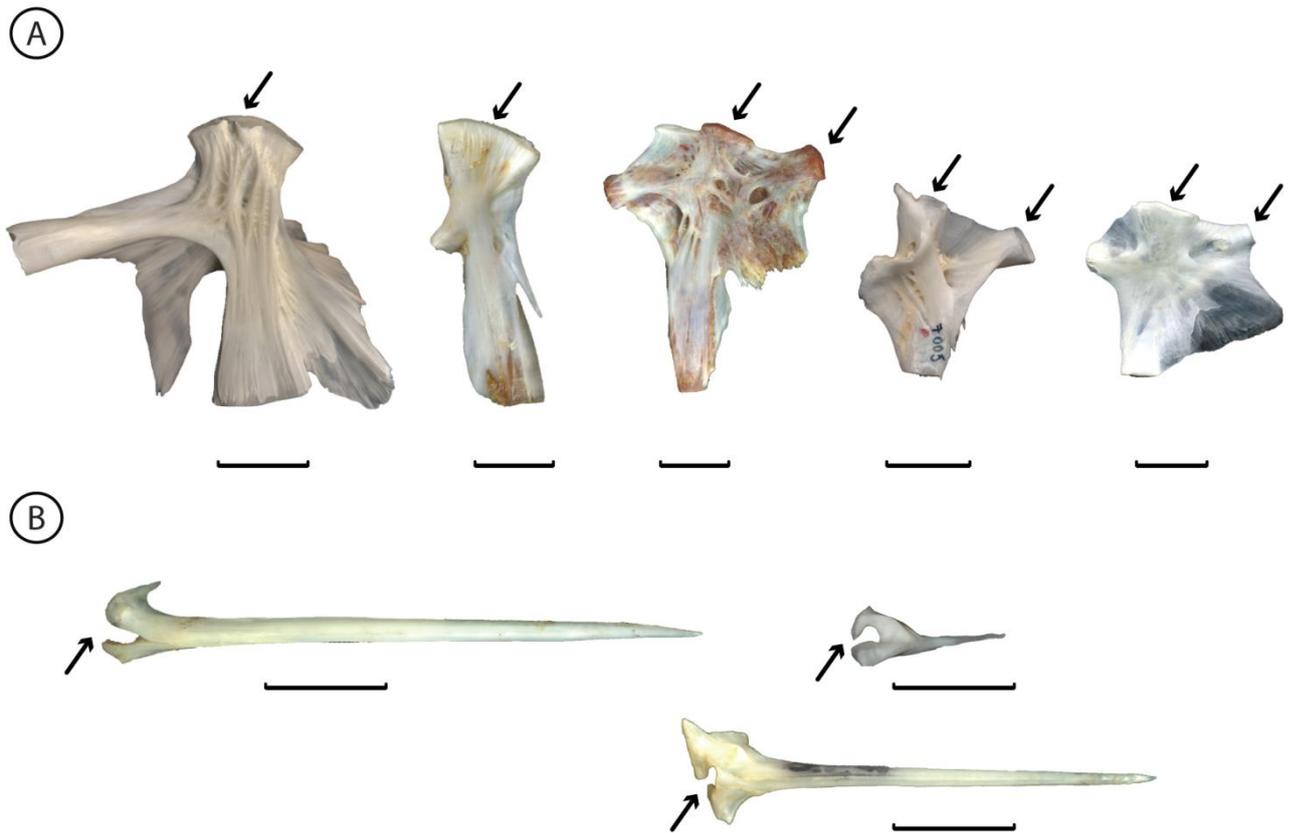
Figure 3.3.8:



A: *Velifer hypselopterus*, MNHN.IC.1982.0025, reconstructed from virtual tomographic data. Ventral portion of the left hyoid arch, in medial view, reversed (anterior faces left).

B: *Stylephorus chordates*, MNHN.IC.2004.1317, reconstructed from virtual tomographic data. Ventral portion of the left hyoid arch, in medial view, reversed (anterior faces left).

Legend: achy = anterior ceratohyal, bhy-hhy = facet of the basihyal-dorsal hypohyal articulation, chy-hhy = condyle of the anterior ceratohyal-ventral hypohyal articulation, dhhy = dorsal hypohyal, ihy = interhyal, pchy = posterior ceratohyal, raphhy = retro-articular process of the ventral hypohyal, vhhhy = ventral hypohyal. Scale bar equals 2 mm.

Figure 3.3.9:

Examples of euacanthopterygian synapomorphies

A: Left hyomandibulae in medial view (anterior faces right) of (from left to right) *Gadus morhua*, PB-A-16; *Zeus faber*, MNHN uncatalogued; *Dicentrarchus labrax*, MNHN uncatalogued; *Batrachoides pacifici*, PB-7005; *Brotula clarkae*, PB-6515. Arrows point to the head(s) of the cranio-hyomandibular articulation.

B: Left pelvic fin spines in anterior view of (from left to right and top to bottom) *Zeus faber*, MNHN uncatalogued; *Batrachoides pacifici*, PB-7005; *Dicentrarchus labrax*, MNHN uncatalogued. Arrows point to the base of the pelvic spine.

Scale bar equals 10 mm.

Photos D. Davesne and Osteobase (<http://osteobase.mnhn.fr/>).

TABLE CAPTIONS

Table 3.3.1:

Specimens used for character coding.

Abbreviations: AMNH = American Museum of Natural History, New York City, USA; AMS = Australian Museum, Sydney, Australia; EY = Hebrew University of Jerusalem, Israel; MNHN = Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France; NHMUK = Natural History Museum, London, UK; PB = Philippe Béarez research collection, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France; ZMUC = Zoological Museum, University of Copenhagen, Denmark.

Aulopiformes		
<i>Synodus intermedius</i>	ZMUC P2394016	dry skeleton
<i>Synodus scituliceps</i>	PB-6475	dry isolated bones
<i>Synodus synodus</i>	MNHN.IC.0000-4106	preserved in fluid, X-ray computed tomography
Myctophiformes		
<i>Gymnoscopelus</i> sp.	MNHN, uncatalogued	fresh specimen, X-ray computed tomography
<i>Myctophum nidulum</i>	MNHN.IC.1993.2333	cleared and stained specimen
†Ctenothrissiformes		
† <i>Ctenothrissa protodorsalis</i>	MNHN.F.HAK22	acid-prepared fossil specimen
† <i>Ctenothrissa signifer</i>	NHMUK PV P47524	unprepared fossil specimen
† <i>Ctenothrissa radians</i>	NHMUK PV P11233	acid-prepared fossil specimen
† <i>Ctenothrissa radians</i>	NHMUK PV P47912	acid-prepared fossil specimen
† <i>Ctenothrissa vexillifer</i>	MNHN.F.HAK39	acid-prepared fossil specimen
† <i>Ctenothrissa vexillifer</i>	MNHN.F.HAK104	acid-prepared fossil specimen
Late Cretaceous acanthomorphs		
† <i>Aipichthys' minor</i>	MNHN.F.HAK94	acid-prepared fossil specimen
† <i>Aipichthys' minor</i>	MNHN.F.HAK1938	unprepared fossil specimen
† <i>Aipichthys' velifer</i>	MNHN.F.HAK57	acid-prepared fossil specimen
† <i>Aipichthys' velifer</i>	NHMUK PV P4743	unprepared fossil specimen
† <i>Aipichthys' velifer</i>	NHMUK PV P4744	unprepared fossil specimen
† <i>Aipichthyoides galeatus</i>	EY 59a	acid-prepared fossil specimen
† <i>Pycnosteroides levispinosus</i>	MNHN.F.HDJ105	acid-prepared fossil specimen
† <i>Pycnosteroides levispinosus</i>	MNHN.F.HDJ106	acid-prepared fossil specimen
† <i>Pycnosteroides levispinosus</i>	NHMUK PV P13901	unprepared fossil specimen
† <i>Sphenocephalus fissicaudus</i>	NHMUK PV P8772	unprepared fossil specimen
† <i>Sphenocephalus fissicaudus</i>	NHMUK PV P8774	unprepared fossil specimen
† <i>Sphenocephalus fissicaudus</i>	NHMUK PV P9059	unprepared fossil specimen
† <i>Omosomopsis simum</i>	MNHN.F.DTS222	unprepared fossil specimen
† <i>Stichocentrus liratus</i>	MNHN.F.HDJ97	acid-prepared fossil specimen
† <i>Stichocentrus spinulosus</i>	MNHN.F.HDJ101	acid-prepared fossil specimen
Lampridiformes		
<i>Velifer hypselopterus</i>	MNHN.IC.1982-0025	preserved in fluid, X-ray computed tomography
<i>Velifer hypselopterus</i>	AMS 21840020	cleared and stained specimen
<i>Lampris guttatus</i>	ZMUC 74	dry skeleton
<i>Lampris guttatus</i>	AMNH 79669 SD	dry skeleton

<i>Lampris guttatus</i>	AMNH 21720 SD	dry skeleton
<i>Lampris guttatus</i>	MNHN.ZA.1883-1795	dry skeleton
<i>Lampris immaculatus</i>	MNHN, uncatalogued	dissection of a fresh specimen
<i>Lampris</i> sp.	AMNH 21766 SD	dry skeleton
<i>Regalecus glesne</i>	AMNH 093518 SD	dry skeleton
Order <i>incertae sedis</i>		
<i>Stylephorus chordatus</i>	MNHN.IC.2004-1316	preserved in fluid, X-ray computed tomography
<i>Stylephorus chordatus</i>	MNHN.IC.2004-1317	preserved in fluid, X-ray computed tomography
Polymixiiformes		
<i>Polymixia cf. nobilis</i>	MNHN.IC.2006-1740	preserved in fluid, X-ray computed tomography
<i>Polymixia nobilis</i>	NHMUK 95.5.28.1	dry skeleton
Percopsiformes		
<i>Aphredoderus sayanus</i>	MNHN.IC.1987-0864	preserved in fluid, X-ray computed tomography
<i>Percopsis omiscomaycus</i>	MNHN.IC.1904-0278	preserved in fluid, X-ray computed tomography
Gadiformes		
<i>Merluccius merluccius</i>	MNHN, uncatalogued	dissection of a fresh specimen
<i>Merluccius merluccius</i>	ZMUC 215	dry skeleton
<i>Merluccius gayi</i>	PB-5124	dry isolated bones
<i>Gadus morhua</i>	PB-A-16	dry isolated bones
Ophidiiformes		
<i>Brotula clarkae</i>	MNHN.IC.2002-1026	preserved in fluid, X-ray computed tomography
<i>Brotula multibarbata</i>	NHMUK 1891.2.9.30	dry skeleton
<i>Brotula clarkae</i>	PB-6515	dry isolated bones
<i>Genypterus maculatus</i>	PB-5232	dry isolated bones
Batrachoidiformes		
<i>Halobatrachus didactylus</i>	MNHN.IC.2005-2431	preserved in fluid, X-ray computed tomography
<i>Halobatrachus didactylus</i>	MNHN.ICOS.1979.26	dry skeleton
<i>Halobatrachus didactylus</i>	MNHN, uncatalogued	dissection of a fresh specimen
<i>Batrachoides pacifici</i>	PB-7005	dry isolated bones
Zeiformes		
<i>Cyttus australis</i>	NHMUK 72.7.1.20	dry isolated bones
<i>Zeus faber</i>	ZMUC P42190	dry skeleton
<i>Zeus faber</i>	MNHN.ICOS.1888-587	dry skeleton
<i>Zeus faber</i>	MNHN, uncatalogued	dissection of two fresh specimens
Beryciformes		
<i>Hoplostethus atlanticus</i>	NHMUK 26.810	dry isolated bones
<i>Hoplostethus cadenati</i>	MNHN.IC.1974-0091	preserved in fluid, X-ray computed tomography
<i>Sargocentron rubrum</i>	MNHN.ICOS.00276	dry isolated bones
<i>Sargocentron</i> sp.	MNHN, uncatalogued	dissection of a fresh specimen
Percomorpha		
<i>Dicentrarchus labrax</i>	MNHN, uncatalogued	cleared and stained specimen
<i>Dicentrarchus labrax</i>	MNHN, uncatalogued	dissection of a fresh specimen

Table 3.3.2:
Taxon-by-character matrix used in the phylogenetic analyses.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	
<i>Synodus</i>	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gymnoscopelus</i>	0	0	-	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
† <i>Ctenothrissa</i>	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	0	?	0	0	0	0	0	1
† <i>Pycnoasteroides</i>	0	?	?	0	1	1	?	0	0	0	?	?	0	0	?	1	0	?	0	?	0	0	1	?	1	0	?	0	?	1	0	2/3	
†'Aipichthys'	0	0	-	1	1	1	?	0	0	0	0	1	0	0	?	1	0	0	0	?	0	0	1	?	0	0	?	0	?	0	1	2	
† <i>Aipichthyoides</i>	0	0	-	0	1	1	?	1	0	0	?	1	1	0	?	1	0	?	?	?	0	0	1	?	?	0	?	0	?	0	1	2	
<i>Velifer</i>	1	0	-	2	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	3	0	1	1	0	0	1	1	3	
<i>Lampris</i>	1	0	-	2	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	2	1	1	0	0	2	1	3	
<i>Regalecus</i>	1	0	-	2	1	1	1	1	0	0	-	1	-	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	?	?	?	1	0	1	3	-	3	
<i>Stylephorus</i>	1	0	-	2	1	1	?	1	1	1	-	1	-	0	1	1	1	-	1	0	0	0	1	?	?	?	-	1	1	3	-	0	
<i>Polymixia</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	
† <i>Omomopsis</i>	0	1	0	1	1	1	?	?	0	1	?	1	0	0	?	1	0	?	0	?	?	1	1	?	1	0	?	0	?	0	0	1	
† <i>Sphenocephalus</i>	0	1	1	1	1	0	?	?	?	?	?	1	0	0	1	1	0	?	0	0	0	0	1	?	?	?	1	0	0	2	0	0/1	
<i>Aphredoderus</i>	0	0	-	2	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	0	0	2	0	0	
<i>Percopsis</i>	0	0	-	2	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	0	0	2	0	0	
<i>Bregmaceros</i>	0	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0	1	?	?	?	?	1	1	3	-	1/2	
<i>Merluccius</i>	0	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	1	3	-	1	
<i>Halobatrachus</i>	1	1	0	2	1	1	1	-	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	0	3	-	1	
<i>Brotula</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	0	1	0	0	1	
<i>Cyttus</i>	1	1	1	2	1	1	0	0	1	0	0	2	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	?	1	?	1	1	2	-	2	
<i>Zeus</i>	1	1	1	2	1	1	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	2	2	1	1	1	1	3	-	2	
<i>Hoplostethus</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	?	1	1	0	0	1	0	1	
<i>Sargocentron</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	2	
† <i>Stichocentrus</i>	0	1	?	0	1	0	?	0	0	0	?	0	0	0	?	0	0	?	0	?	0	0	1	?	?	?	?	0	?	1	0	2	
<i>Dicentrarchus</i>	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	
<i>Lates</i>	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	?	?	1	0	0	0	0	1	

	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	
<i>Synodus</i>	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	
<i>Gymnoscopelus</i>	0	0	-	0	0	0	0	0	2	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	
† <i>Ctenothrissa</i>	0	0	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	?	?	?	?	?	0	0	-	
† <i>Pycnosteroides</i>	0	1	?	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	2	?	?	?	?	?	0	1	?	
† <i>'Aipichthys'</i>	0	1	?	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	?	?	?	0	?	0	0	-		
† <i>Aipichthyoides</i>	0	1	?	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	?	?	?	?	?	0	0	-		
<i>Velifer</i>	0	1	?	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	-		
<i>Lampris</i>	0	0	-	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	0	-	
<i>Regalecus</i>	1	0	-	0	1	1	-	1	1	-	-	3	0	0	1	-	2	-	1	1	1	0	1	2	0	?	1	0	1	1	0	-	
<i>Stylephorus</i>	1	0	-	0/2	1	1	0	1	1	-	-	3	0	1	1	-	2	0	1	1	0	1	1	1	0	?	?	?	1	1	0	-	
<i>Polymixia</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	-	
† <i>Omosomopsis</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	0	0	-	
† <i>Sphenocephalus</i>	0	1	?	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	?	0	1	0	
<i>Aphredoderus</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	-	
<i>Percopsis</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	-
<i>Bregmaceros</i>	1	0	-	2	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	?	0	?	?	?	0	0	-	
<i>Merluccius</i>	0	0	-	2	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	0	?	0	0	?	0	0	-	
<i>Halobatrachus</i>	0	1	2	1	0	1	0	0	1	1	-	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	1	1	1	-	0	0	1	1	1	1	
<i>Brotula</i>	0	0	-	0	0	1	0	0	1	1	-	1	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	3	?	-	-	-	1	1	1	1	
<i>Cyttus</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1	0	2	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	
<i>Zeus</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	0	2	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	
<i>Hoplostethus</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	
<i>Sargocentron</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	
† <i>Stichocentrus</i>	0	1	?	0	0	1	1	0	0	0	0/1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	0	1	?	
<i>Dicentrarchus</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	
<i>Lates</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	2	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	

Table 3.3.3:

Summary of the main studies presented in this article, and associated phylogenetic hypotheses.

	Stiassny & Moore, 1992	Johnson & Patterson, 1993	Patterson & Rosen, 1989	Miya <i>et al.</i>, 2005/2007	Broughton, 2010
Clades tested	morphology (pelvic girdle only)	morphology	morphology	complete mitogenomes	protein-coding mitochondrial genes
Acanthomorpha	yes	yes	<i>outgroups absent</i>	no	yes
Euacanthomorpha	ambiguous	yes	<i>Lampri. absent</i>	yes (Lampri. outside Acantho.)	yes
Lampri. + Paracanthomorpha	no	no	<i>Lampri. absent</i>	no	no
Lampri. + Euacanthopterygii	ambiguous	no	<i>Lampri. absent</i>	no	no
<i>Polymixia</i> + Paracanthomorpha	ambiguous	no	no	yes	yes
<i>Polymixia</i> + Percops.	ambiguous	no	no	yes	no
Percops.+ Gadi. + Zei (Paracanthomorpha)	no - <i>Gadiformes absent</i>	no - <i>Gadiformes absent</i>	<i>Zeiformes absent</i>	no	yes
Percops. + Gadi. + Ophii. + Batra.	assumed yes	assumed yes	yes	no	no
Gadiformes + Zeiformes	<i>Gadiformes absent</i>	<i>Gadiformes absent</i>	<i>Zeiformes absent</i>	yes	yes
<i>Stylephorus</i> in Gadi.+Zei.	<i>Stylephorus and Gadi. absent</i>	<i>Stylephorus and Gadi. absent</i>	<i>Stylephorus and Zei. absent</i>	yes (2007 only)	<i>Stylephorus absent</i>
Euacanthopterygii	no	yes	assumed yes	yes	yes
Zei. + Euacanthopterygii	yes	yes	assumed yes	no	no
Beryciformes	no	yes	<i>absent</i>	yes	yes
Ophidiiformes in Percomorpha	assumed no	assumed no	no	yes	yes
Batracho. in Percomorpha	assumed no	assumed no	no	yes	<i>Batracho. absent</i>

	Li <i>et al.</i>, 2009	Grande <i>et al.</i>, 2013	Near <i>et al.</i>, 2013	Betancur-R. <i>et al.</i>, 2013	Chen <i>et al.</i>, 2014
Clades tested	4 nuclear markers	4 nuclear/3 mitochondrial markers	10 nuclear markers	20 nuclear markers	6 nuclear/3 mitochondrial markers
Acanthomorpha	ambiguous	yes	yes	yes	no with RY-coding / yes without
Euacanthomorpha	no	yes (using parsimony)	no	no	no
Lampri. + Paracanthomorpha	yes + <i>Polymixia</i>	no	no	yes	no with RY-coding / yes without
Lampri. + Euacanthopterygii	no	yes (using likelihood)	yes	no	no
<i>Polymixia</i> + Paracanthomorpha	yes + Lampri.	yes	no	no	yes
<i>Polymixia</i> + Percops.	no	no	yes	no	no
Percops. + Gadi. + Zei (Paracanthomorpha)	no	yes	no	yes	yes
Percops. + Gadi. + Ophii. + Batra.	no	no	no	no	no
Gadiformes+Zeiformes	yes	yes	yes	yes	yes
<i>Stylephorus</i> in Gadi. + Zei.	<i>Stylephorus absent</i>	yes	yes	yes	<i>Stylephorus absent</i>
Euacanthopterygii	yes	yes	yes	yes	yes
Zei. + Euacanthopterygii	no	no	no	no	no
Beryciformes	no	yes	yes	no	no
Ophidiiformes in Percomorpha	yes	yes	yes	yes	yes
Batracho. in Percomorpha	yes	yes	yes	yes	yes

Clades tested	Molecular "consensus"	Present analysis - complete	Present analysis - no fossils
		morphology	morphology
Acanthomorpha	ambiguous	yes	yes
Euacanthomorpha	ambiguous	yes	no
Lampri.+Paracanthomorpha	ambiguous	no	no
Lampri.+Euacanthopterygii	ambiguous	no	no
<i>Polymixia</i> +Paracanthomorpha	ambiguous	yes	no
<i>Polymixia</i> +Percops.	ambiguous	no	ambiguous
Percops.+Gadi.+Zei (Paracanthomorpha)	ambiguous	yes	no
Percops.+Gadi.+Ophii.+Batra.	no	no	no
Gadiformes+Zeiformes	yes	yes	ambiguous
<i>Stylephorus</i> in Gadi.+Zei.	yes	yes	no
Euacanthopterygii	yes	yes	no
Zei. + Euacanthopterygii	no	no	no
Beryciformes	ambiguous	no	no
Ophidiiformes in Percomorpha	yes	yes	no
Batracho. in Percomorpha	yes	yes	no

3.4 : Apport des résultats en morphologie

L'analyse des deux jeux de données morphologiques (3.2 et 3.3) a fourni des résultats significatifs pour la phylogénie de la base de l'arbre des acanthomorphes :

- la position phylogénétique de certains groupes est soutenue par de nouveaux arguments ;
- les résultats majeurs répétés des analyses moléculaires sont corroborés par la morphologie ;
- le positionnement des taxons fossiles dans l'arbre permet de mieux caler dans le temps l'évolution des acanthomorphes et de leurs caractères ;
- le rôle de l'échantillonnage dans la résolution de la phylogénie et la congruence des résultats est discuté.

3.4.1 Position des clades énigmatiques

La position phylogénétique des Lampridiformes, Polymixiiformes et Percopsiformes est peu soutenue par les données moléculaires, qui peinent à retrouver une position similaire d'une étude à l'autre.

Grâce à un jeu de données spécifiquement conçu pour répondre à cette question (3.2) mes résultats soutiennent l'hypothèse que les Lampridiformes constituent le groupe-frère de tous les autres acanthomorphes actuels (Euacanthomorpha). Cette hypothèse reprend des résultats précédents en morphologie (Johnson & Patterson, 1993; Olney *et al.*, 1993) et a été retrouvée également avec le second jeu de données (3.3).

L'analyse de ce dernier (3.3) a quant à elle permis de soutenir une position pour les Percopsiformes et les Polymixiiformes. Les Percopsiformes sont ainsi groupe-frère des Gadiformes-Zeiformes, formant le clade Paracanthomorpha. Les Polymixiiformes sont quant à eux groupe-frère des Paracanthomorpha. Cette position relative des deux taxons n'est pas congruente avec les précédentes hypothèses morphologiques ; d'autre part elle n'est congruente qu'avec une partie des topologies issues des analyses moléculaires (Broughton, 2010; Grande *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2014).

La monophylie des Beryciformes, ambiguë avec la morphologie (Stiassny & Moore, 1992; Johnson & Patterson, 1993; Moore, 1993) aussi bien qu'avec le moléculaire (Betancur-R. *et al.*, 2013; Near *et al.*, 2013), n'est pas soutenue par ce jeu de données : les Holocentridae sont plus proches des Percomorpha que des Trachichthyidae.

3.4.2 Corroboration de clades répétés par le moléculaire

Certains résultats systématiquement retrouvés par les analyses des données moléculaires sont également soutenus par mon analyse des données morphologiques (3.3). Les "Paracanthopterygii" de Rosen & Patterson (1969; 1989) sont éclatés pour la première fois par la morphologie :

- les Percopsiformes et les Gadiformes restent ensemble dans le nouveau clade des Paracanthomorpha ;
- en revanche les Gadiformes sont plus proches des Zeiformes que des Percopsiformes ;
- les Ophidiiformes et les Batrachoidiformes sont des Euacanthopterygii Percomorpha.

La position de *Stylephorus*, hors des Lampridiformes mais groupé avec les Gadiformes-Zeiformes, est un autre résultat moléculaire répété que l'on retrouve ici.

C'est enfin également le cas de la monophylie des Euacanthopterygii, seul clade systématiquement répété aussi bien par les précédentes études morphologiques que moléculaires.

3.4.3 Cas complexes

Pour certains cas, mes résultats sont confrontés à des cas de figure plus complexes.

Par exemple, la monophylie des acanthomorphes est soutenue par la plupart des jeux de données moléculaires à l'exception de certains, basés sur les marqueurs mitochondriaux. Dans ces derniers cas, la non-monophylie est très bien soutenue par les données (indices de soutien optimaux). Il s'agit donc d'un cas douteux dans le cadre de la répétabilité comme critère de fiabilité (Chen *et al.*, 2003), qui sera discuté plus dans le détail à l'issue de l'analyse des données moléculaires (4.3).

Certains résultats de mon analyse contredisent des résultats répétés et robustes en moléculaire. Il s'agit de la position relative des Ophidiiformes et Batrachoidiformes (en groupes-frères) ; et de la position de *Stylephorus* en groupe-frère des Zeiformes, plutôt que des Gadiformes. Dans le premier cas, l'échantillonnage très réduit au niveau des Percomorpha ne permet pas d'accorder beaucoup de crédit à mon résultat – la contradiction est donc faible. La deuxième, en revanche, est soutenue par de nombreux caractères morphologiques. Cela suggère qu'une révision de l'anatomie de *Stylephorus* (qui reste très mal connue) serait pertinente, en s'inscrivant dans le cadre de sa nouvelle position phylogénétique. Elle pourrait permettre de lever l'ambiguïté en décelant des caractères supplémentaires.

3.4.4 Position des taxons fossiles

L'impact de mes résultats sur le registre fossile ancien des acanthomorphes sera discuté plus dans le détail après avoir intégré l'ensemble des données (5.3).

Quelques résultats nouveaux ont néanmoins été apportés par l'inclusion des fossiles dans les jeux de données.

Le groupement des †Pharmacichthyidae et des †"Aipichthyoidea" avec les Lampridiformes actuels, retrouvé dans les deux analyses (3.2, 3.3) m'a poussé à proposer pour cet ensemble le nom Lampridomorpha. Au sein des Lampridomorpha, j'ai également mis en évidence la paraphylie des †"Aipichthyoidea". Ces changements taxonomiques ont été autorisés par la mise en commun des taxons fossiles et actuels dans un même jeu de données.

La position des †Pycnosteroididae est ambiguë car les deux jeux de données proposent des solutions différentes : avec les Lampridomorpha pour le premier (3.2), ou avec les Paracanthomorpha et les Polymixiiformes pour le second (3.3).

†*Stichocentrus* a été conforté comme un "béryciforme" et †*Sphenocephalus* et †*Omosomopsis* comme des paracanthomorphes, à l'instar de ce que suggéraient des analyses antérieures.

3.4.5 Impact de l'échantillonnage

Au-delà des résultats concernant la topologie de l'arbre, l'analyse de mes jeux de données a permis de mettre en évidence l'impact de l'échantillonnage taxonomique sur les résultats.

J'ai utilisé majoritairement des caractères issus de jeux de données antérieurs (Patterson & Rosen, 1989; Stiassny & Moore, 1992; Johnson & Patterson, 1993; Olney *et al.*, 1993; Otero & Gayet, 1996). Mes résultats suggèrent donc que les données anatomiques à disposition de ces auteurs étaient suffisantes pour résoudre les relations phylogénétiques de la base des acanthomorphes tout en produisant des topologies congruentes avec celles des analyses moléculaires ultérieures. En revanche, leur échantillonnage taxonomique incomplet ne le permettait pas. En dotant les jeux de données d'une couverture taxonomique qui tend à se rapprocher de celle des analyses moléculaires, j'ai retrouvé une topologie congruente avec ces dernières. Par exemple, le clade Gadiformes + Zeiformes est retrouvé pour la première fois – mais la présence de ces deux taxons ensemble dans un même jeu de données était également une première. Il est envisageable que sans l'apport des phylogénies moléculaires, les anatomistes n'auraient pas pu retrouver ce clade – une étroite parenté entre les deux taxons n'étant tout simplement pas envisagée !

D'autre part, la partition de mes analyses selon le type de taxons (actuels/fossiles) a mis en évidence le rôle prépondérant des fossiles dans un échantillonnage en morphologie. En effet, sans les fossiles, les topologies obtenues ne sont pas congruentes avec les résultats morphologiques (3.2, 3.3) ou moléculaires (3.3) antérieurs. En revanche, quand le second jeu de données est analysé avec les fossiles uniquement (3.3) la topologie est compatible avec celle de l'analyse totale, suggérant que ce sont les fossiles – et non les actuels – qui structurent la topologie à grande échelle.

La présence chez les taxons fossiles de combinaisons d'états de caractères éteintes dans la nature actuelle, combinée à la grande quantité d'homoplasie constatée chez les taxons actuels d'acanthomorphes est probablement à l'origine de ce phénomène.

Les résultats morphologiques du présent chapitre seront confrontés aux résultats moléculaires présentés ci-après (**chapitre 4**). Par la suite, l'intégration ainsi obtenue permettra de dégager les noeuds consensuels de la phylogénie basale des acanthomorphes et les points qui nécessitent une révision plus poussée (5.1). Enfin, mes résultats nouveaux seront replacés dans le cadre temporel des débuts de l'évolution des acanthomorphes (5.3).

Chapitre 4

-

Analyses des jeux de données moléculaires

Pourquoi faire simple quand on peut faire compliqué ? –

vielle devise Shadock

4.1 Etat des lieux et approche nouvelle

La phylogénie de la base des acanthomorphes a été fortement remise en question avec l'arrivée des données moléculaires. Des clades contredisant la morphologie ont été retrouvés de façon répétée d'une étude à l'autre mais aussi, au sein de certaines études, d'un marqueur à l'autre (Chen *et al.*, 2003; Dettai & Lecointre, 2005; Li *et al.*, 2009).

Cependant, hormis ces quelques clades répétés et donc fiables (Gadiformes – Zeiformes, Percomorpha incluant les Ophidiiformes et Batrachoidiformes), peu de clades à la base des acanthomorphes ont été répétés d'une étude à l'autre, laissant notamment irrésolues les relations de parenté profondes des acanthomorphes.

Différents facteurs peuvent être invoqués pour expliquer ces résultats peu répétés.

- Des différences dans les marqueurs utilisés :

Les diverses études n'utilisent que partiellement les mêmes marqueurs. Parmi les principales ayant couvert la base des acanthomorphes, on peut identifier des équipes utilisant largement les mêmes séries de marqueurs : celle de Masaki Miya et Mutsumi Nishida (Chiba et Tokyo, Japon) utilise le génome mitochondrial (Miya *et al.*, 2001, 2003, 2005, 2007; Simmons & Miya, 2004; Broughton, 2010), celle de Guillaume Lecointre (Paris) utilise un ensemble de marqueurs nucléaires (Chen *et al.*, 2003; Dettai & Lecointre, 2005, 2008; Li *et al.*, 2009) et celle de Guillermo Ortí (Washington) utilisent un autre ensemble de marqueurs nucléaires (Li *et al.*, 2007, 2008; Roa-Varón & Ortí, 2009; Betancur-R. *et al.*, 2013), une partie de ces marqueurs étant repris par l'équipe de Thomas Near à Yale (Near *et al.*, 2012a, 2013).

Ces équipes n'utilisent généralement pas les marqueurs des autres (Tableau 4.1.1), aboutissant à des résultats soutenus très majoritairement par des données différentes. Cette indépendance des jeux de données a un avantage : elle accentue la fiabilité des clades répétés d'une étude à l'autre, puisqu'ils sont produits avec des marqueurs différents. En revanche, chaque jeu de données peut présenter des biais spécifiques qui influencent la reconstruction de l'arbre : il va alors soutenir une topologie différente des autres à la base des acanthomorphes. Une stratégie potentielle serait de combiner l'ensemble de ces marqueurs qui se sont montrés efficaces pour résoudre les relations phylogénétiques : ainsi leurs éventuels biais pourraient se compenser, faisant émerger un signal commun.

- Un échantillonnage limité à la base des acanthomorphes :

Le peu de répétabilité des résultats à la base de l'arbre peut provenir d'un échantillonnage ne couvrant pas suffisamment la diversité phylogénétique de cette zone. En effet, aucune des principales études évoquées plus haut n'était spécifiquement centrée sur la base de l'arbre des acanthomorphes. Il en résulte un échantillonnage couvrant les grands clades, mais peu représentatif au sein de ces grands clades. Pour reprendre l'exemple des Lampridiformes, aucun jeu de données publié n'inclut de représentant de la famille des Veliferidae, pourtant le groupe-frère potentiel des autres membres du groupe. C'est ainsi un large pan de la diversité phylogénétique du groupe qui est ignoré, entraînant de possibles artefacts d'échantillonnage qui peuvent à leur tour influencer la position phylogénétique du groupe (Bergsten, 2005).

- Un grand nombre de données manquantes :

Des marqueurs de plus en plus nombreux ont été analysés en combinaison dans les études successives (Tableau 4.1.1). Cette augmentation a un effet favorable sur la fiabilité des résultats, mais entraîne des difficultés croissantes d'acquisition des données. Ainsi, en se penchant sur les listes de séquences publiées (ou, à défaut, sur les matrices employées pour les analyses) on constate que certains marqueurs ne couvrent que partiellement l'échantillonnage. C'est le cas, par exemple, du marqueur RNF213 chez Li *et al.* (2009) pour les taxons de la base des acanthomorphes, ou encore des marqueurs RAG2, SIDKEY ou SVEP1 chez Betancur-R. *et al.* (2013).

Les données manquantes qui en résultent dans l'alignement concaténé de l'ensemble des marqueurs peuvent avoir un effet sur la reconstruction phylogénétique, qui seront alors plus sensibles aux artefacts phylogénétiques (Roure *et al.*, 2013), même si cet effet se réduit avec une taille croissante du jeu de données (Wiens & Moen, 2008).

Ces facteurs limitant la résolution des relations profondes des acanthomorphes doivent donc être réduits dans les futures analyses, tandis que la quantité considérable de données déjà acquises doit pouvoir être intégrée et valorisée. J'ai mis en place un protocole d'acquisition de nouvelles séquences permettant d'obtenir un jeu de données dont les caractéristiques réduiront au maximum ces effets indésirables (4.2). Parallèlement et en attendant d'obtenir de nouvelles séquences, je propose d'analyser l'ensemble des données déjà produites et analysées séparément par les différentes équipes (4.3).

Marqueurs	Wiley <i>et al.</i> , 2000	Miya <i>et al.</i> , 2001, 2003, 2005	Chen <i>et al.</i> , 2003	Deitari & Lecointre, 2005	Miya <i>et al.</i> , 2007	C. Li <i>et al.</i> , 2008	B. Li <i>et al.</i> , 2009	Broughton, 2010	Near <i>et al.</i> , 2012, 2013	Grande <i>et al.</i> , 2013	Betancur-R. <i>et al.</i> , 2013	Chen <i>et al.</i> , 2014	Présente thèse
12S	x	x ⁽¹⁾	x	x	x ⁽¹⁾					x		x	
16S		x ⁽¹⁾	x	x	x ⁽¹⁾					x	x	x	
tRNA-Val										x			
COI		x ⁽¹⁾			x ⁽¹⁾			x ⁽¹⁾				x	
Mitogénome		x			x			x ⁽²⁾					
28S	x		x	x						x		x	
rhodo			x	x			x				x	x	x
MLL4				x			x						x
MLL2				x									x
IRBP							x						x
RNF213							x						x
RAG1					x				x	x	x	x	x
RAG2											x		x
ENC1						x			x	x	x		x
Glyt						x			x		x		x
MYH6						x			x		x		x
PLAGL2						x			x		x		x
PTR						x			x		x		x
RYR3						x							x
SH3PX3						x			x		x		x
SREB2						x			x		x		x
TBR1						x			x		x		x
ZIC1						x			x		x		x
FICD											x		x
HOXC6A											x		x
KIAA1239											x		x
PANX2											x		x
RIPK4											x		x
SIDKEY											x		x
SVEP1											x		x
VCPIP											x		x
Histone H3										x			
EGR1												x	x ⁽³⁾
EGR2B												x	x ⁽³⁾
EGR3												x	x ⁽³⁾
MC1R													x
PKD1													x
KIAA2022													x
PCDH19													x
ZFHX4													x
Total	2	1	4	7	2	10	4	1	10	7	21	9	33

Tableau 4.1.1 : Récapitulatif des marqueurs utilisés dans les études publiées couvrant la base de l'arbre des acanthomorphes. ⁽¹⁾ Marqueur inclus dans le mitogénome ; ⁽²⁾ gènes codants uniquement ; ⁽³⁾ en synthèse avec le NGS uniquement.

4.2 Acquisition de nouvelles données

Dans mon jeu de données :

- les marqueurs des différentes équipes sont intégrés et mis en commun, permettant leur interaction pour résoudre la topologie (Tableau 4.2.1) ;
- l'échantillonnage taxonomique est conçu afin de couvrir efficacement la diversité intra- et inter-clades et de permettre la comparaison des résultats avec ceux de la morphologie ;
- les données manquantes sont réduites au maximum.

4.2.1 Marqueurs utilisés

Les marqueurs utilisés pour ce travail ont déjà été utilisés, avec succès, pour résoudre la phylogénie à grande échelle des acanthomorphes – à l'exception de trois nouveaux marqueurs.

- Marqueurs mitochondriaux :

Des marqueurs issus du génome mitochondrial ont été utilisés très tôt pour la phylogénie moléculaire des acanthomorphes, notamment les ARN ribosomiques 12S et 16S qui sont faciles à amplifier par PCR (Wiley *et al.*, 1998, 2000; Chen *et al.*, 2003; Dettai & Lecointre, 2005). Ils sont encore couramment utilisés aujourd'hui (Betancur-R. *et al.*, 2013; Grande *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2014) et leurs séquences sont présentes dans les bases de données pour une grande quantité de taxons. C'est également le cas pour la 1^{ère} sous-unité de la cytochrome C oxydase (COI), le gène du Barcode (Hebert *et al.*, 2003; Ivanova *et al.*, 2007).

Néanmoins, les plus importantes contributions des gènes mitochondriaux à la phylogénie profonde proviennent des études de l'équipe de Masaki Miya et Mutsumi Nishida au Japon, qui utilisent un jeu d'une trentaine d'amorces pour séquencer le génome mitochondrial complet. Leurs travaux ont permis d'obtenir les mitogénomes de plus d'une centaine d'espèces d'acanthomorphes, qui ont été analysés en phylogénie, découvrant pour la première fois certaines relations de parentés inattendues (Miya & Nishida, 2014). La plupart de ces mitogénomes sont déposés sur la base de données spécifique MitoFish (Iwasaki *et al.*, 2013).

Le génome mitochondrial des vertébrés est composé de deux ARN ribosomiques (12S, 16S), de 22 ARN de transfert, d'une région de contrôle (d-loop) et de 13 gènes codant pour des protéines (dont le COI). Ces différents marqueurs ont des performances phylogénétiques

variables (Zardoya & Meyer, 1996; Miya & Nishida, 2000; Mueller, 2006; Havird & Santos, 2014).

Des méthodes visant à collecter facilement des mitogénomes pour une variété de taxons simultanément ont été développées au sein de l'équipe dans laquelle j'ai effectué ma thèse (Dettai *et al.*, 2012). Cependant, je n'ai pas inclus les mitogénomes dans mon échantillonnage pour plusieurs raisons : récupérer les marqueurs nucléaires et mitochondriaux en utilisant des techniques différentes aurait constitué un travail trop lourd ; l'obtention de mitogénomes nécessite des ADN très peu dégradés, auxquels je n'avais pas accès pour beaucoup de spécimens ; enfin, les marqueurs mitochondriaux ont des séquences trop divergentes à grande échelle pour fonctionner qu'un protocole d'enrichissement par capture ciblée (voir plus bas) soit efficace. Néanmoins, il n'est pas exclu d'ajouter a posteriori quelques marqueurs mitochondriaux à l'échantillonnage : par exemple COI, disponible dans les bases de données pour une large variété de taxons en raison de son utilisation en barcoding.

- Marqueurs de l'équipe Lecointre :

J'ai repris les différents marqueurs utilisés pour des études à grande échelle des acanthomorphes par mon équipe d'accueil. Les marqueurs concernés sont le rétrogène de la rhodopsine – le premier marqueur développé par l'équipe (Chen *et al.*, 2003), deux des gènes *Mixed-Lineage Leukemia-Like* – MLL4 (autrefois appelé MLL1) et MLL2 (Dettai & Lecointre, 2005), IRBP (Dettai & Lecointre, 2008) et RNF213 (Li *et al.*, 2009). J'ai également inclus deux marqueurs développés à plus petite échelle (clade des Serraniformes, ou Perciformes *sensu stricto*) mais qui s'amplifient bien pour les taxons d'intérêt : MC1R et PKD1 (Lautrédou *et al.*, 2013).

A cela s'ajoutent trois marqueurs nouveaux, spécifiquement développés au sein de l'équipe (dans le cadre du stage de Mathilde Belli, encadrée par Cyril Gallut) pour la phylogénie profonde des acanthomorphes. Ils furent sélectionnés en suivant une procédure informatisée ciblant les exons à copie unique partagés entre quatre génomes complets d'acanthomorphes et un non-acanthomorphe (*Danio rerio*) disponibles dans la base de données ENSEMBL. Cette procédure a permis d'identifier environ 150 marqueurs potentiels. J'en ai conservé trois (KIAA2022, PCDH19 et ZFHX4), qui donnaient des résultats satisfaisants en PCR.

- Autres marqueurs :

J'ai également inclus dans mon échantillonnage les marqueurs RAG1 et RAG2, largement utilisés en phylogénie des acanthomorphes (Holcroft, 2004; Miya *et al.*, 2007; Near *et al.*, 2012a, 2013; Betancur-R. *et al.*, 2013; Grande *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2014), ainsi que trois *Early Growth Factors* (EGR1, 2B et 3), récemment utilisés dans un jeu de données centré sur la base des acanthomorphes (Chen *et al.*, 2014).

Le reste de mon échantillonnage provient d'un ensemble de marqueurs identifiés par Chenhong Li et ses collaborateurs avec une procédure informatisée basée sur la recherche de marqueurs à copie unique partagés entre les génomes de *Danio rerio* et de l'acanthomorphe *Takifugu rubripes*. Cette approche a d'abord fourni 10 marqueurs (Li *et al.*, 2007), puis d'autres ont été testés à diverses échelles par la suite (Li *et al.*, 2010a, 2011; Betancur-R. *et al.*, 2013).

Au total, j'ai donc inclus 33 marqueurs nucléaires dans mon échantillonnage (Tableau 4.2.1). Tous sont à copie unique et tous sont codants sauf l'intron HOXC6A. Cet échantillonnage combine la plupart des marqueurs déjà publiés pour la phylogénie profonde des acanthomorphes, y compris les marqueurs du projet *Euteleost Tree of Life* (<http://www.fishtree.org/>).

Equipe Lecointre		
Rhodo	Rhodopsin retrogen	Chen <i>et al.</i> , 2003
MLL2	Mixed lineage leukemia-like protein 2	Dettaï & Lecointre, 2005
MLL4	Mixed lineage leukemia-like protein 4	Dettaï & Lecointre, 2005
IRBP	Interphotoreceptor retinoid binding protein	Dettaï & Lecointre, 2008
RNF213	Ring finger protein 213	Li <i>et al.</i> , 2009
PKD1	Polycystic kidney disease 1	Lautrédou <i>et al.</i> , 2010
MC1R	Melanocortin type 1 receptor	Lautrédou <i>et al.</i> , 2013
KIAA2022	XLMR-related protein, neurite extension	<i>nouveau</i>
PCDH19	Protocadherin 19	<i>nouveau</i>
ZFHX4	Zinc finger homeobox protein 4	<i>nouveau</i>
Equipe Ortí		
RAG1	Recombination activating gene 1	López <i>et al.</i> , 2004
ENC1	Ectodermal-neural cortex	Li <i>et al.</i> , 2007
Glyt - GTDC2	Glycosyltransferase	Li <i>et al.</i> , 2007
MYH6	Cardiac myosin heavy chain 6 alpha	Li <i>et al.</i> , 2007
PLAGL2	Pleiomorphic adenoma protein-like 2	Li <i>et al.</i> , 2007
PTR - PTCHD4	Patched domain containing 4	Li <i>et al.</i> , 2007
RYR3	Ryanodine receptor 3	Li <i>et al.</i> , 2007
SH3PX3 - SNX33	Sorting nexin 33	Li <i>et al.</i> , 2007
SREB2 - GPR85	G protein-coupled receptor 85	Li <i>et al.</i> , 2007
TBR1b	T-box brain 1b	Li <i>et al.</i> , 2007
ZIC1	Zic family member 1	Li <i>et al.</i> , 2007
SIDKEY	si:dkey-174m14.3	Li <i>et al.</i> , 2010a
FICD	FIC domain-containing protein	Li <i>et al.</i> , 2011
KIAA1239 - NWD2	NACHT and WD repeat domain containing 2	Li <i>et al.</i> , 2011
RIPK4	Receptor-interacting serine-threonine kinase 4	Li <i>et al.</i> , 2011
HOXC6A	intron	Betancur-R. <i>et al.</i> , 2013
PANX2	Pannexin 2	Betancur-R. <i>et al.</i> , 2013
SVEP1	Sushi, von Willebrand factor type A, EGF and pentraxin domain containing 1	Betancur-R. <i>et al.</i> , 2013
VCPIP	Valosin-containing protein / p47 complex interacting protein 1	Betancur-R. <i>et al.</i> , 2013
Autres		
RAG2	Recombination activating gene 2	Lovejoy & Collette, 2001
EGR1	Early growth response gene 1	Chen <i>et al.</i> , 2008
EGR2B	Early growth response gene 2B	Chen <i>et al.</i> , 2008
EGR3	Early growth response gene 3	Chen <i>et al.</i> , 2008

Tableau 4.2.1 : Liste des 33 marqueurs nucléaires utilisés pour la constitution du nouveau jeu de données moléculaire.

4.2.2 Constitution de l'échantillonnage taxonomique

L'échantillonnage taxonomique de cette étude s'est constitué en plusieurs étapes.

Il a été basé au départ sur la collection de recherche de l'équipe d'accueil, au MNHN (tissus conservés au frais et en alcool à 75°), comprenant un large échantillonnage constitué notamment pour les travaux de l'équipe et notablement enrichi par des missions de collecte en Atlantique Nord-Est (campagnes EVOHE) et dans l'Océan Austral (campagnes POKER aux Îles Kerguelen). Cette collection ne présentait cependant pas la couverture recherchée, notamment pour les taxons provenant d'autres régions du monde, mais aussi car les études précédemment menées dans l'équipe n'étaient pas spécifiquement centrées sur la base des acanthomorphes.

J'ai donc complété l'échantillonnage par des dons de tissus provenant d'autres collections :

- la collection de l'Université du Kansas, Etats-Unis (KU),
- la collection du Musée National de la Nature et des Sciences, Tokyo, Japon (NSMT),
- la collection de recherche de Samuel Iglésias (Station de Biologie Marine de Concarneau, MNHN), tendant à l'exhaustivité pour les taxons de l'Atlantique Nord-Est et de la Méditerranée (Iglésias, 2014).

En plus de ces échantillons préservés en alcool, des spécimens "frais" ont été collectés : *in situ* dans la région de Bayeux (Normandie), à Concarneau (Bretagne) et en Méditerranée occidentale (campagne MEDIT). Enfin, j'ai complété mon échantillonnage en récupérant des tissus provenant de spécimens historiques des collections d'ichtyologie du MNHN. Pour ces spécimens parfois récoltés il y a plusieurs siècles, le fluide utilisé pour la conservation a un impact sur la quantité et la qualité de l'ADN extrait. C'est pourquoi j'ai recherché en priorité les plus anciens spécimens, ce qui peut paraître paradoxal : ils ont moins de chances d'avoir été conservés dans le formol, qui dégrade considérablement le matériel génétique (notamment par cassure des brins).

Aussi bien pour la collection du MNHN que pour les autres collections, chaque échantillon de tissu utilisé correspond à un spécimen conservé par ailleurs en collection, le *voucher*. L'identification de l'espèce peut donc être confirmée si besoin. L'échantillonnage actuel est présenté dans le tableau 4.2.2. Il couvre 45 des 47 familles à la base des acanthomorphes (percomorphes exclus), soit 96% (ce chiffre descend à 75% si on ne tient pas compte des spécimens historiques). Si l'objectif de séquencer l'ensemble de ces taxons avec les 33 marqueurs nucléaires est atteint, cet échantillonnage sera le plus large jamais constitué pour la base des acanthomorphes.

Taxonomie			Identifiant	Origine
Argentiniformes	Argentinidae	<i>Argentina sphyraena</i>	BPS-1102	don S. Iglésias
	Bathylagidae	<i>Bathylagus tenuis</i>	9311, 9297	coll. recherche MNHN
Osmeriformes	Osmeridae	<i>Osmerus eperlanus</i>	BPS-1033	don S. Iglésias
Salmoniformes	Salmonidae	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	BPS-1028/1029	don S. Iglésias
	Salmonidae	<i>Salmo trutta</i>	-	don S. Iglésias
Esociformes	Esocidae	<i>Esox cf. lucius</i>	-	don G. Denys
Stomiiformes	Diplophidae	<i>Diplophos rebaini</i>	9537	coll. recherche MNHN
	Gonostomatidae	<i>Cyclothone braueri</i>	BPS-1564	don S. Iglésias
		<i>Gonostoma elongatum</i>	-	don S. Iglésias
	Phosichthyidae	<i>Polymetme thaeocoryla</i>	-	don S. Iglésias
	Sternoptychidae	<i>Argyropelecus hemigymnus</i>	-	MEDIT 2014
		<i>Maurolicus muelleri</i>	BPS-1690	don S. Iglésias
	Stomiidae	<i>Astronesthes psychrolutes</i>	9536	coll. recherche MNHN
		<i>Borostomias antarcticus</i>	BPS-1981	don S. Iglésias
		<i>Chauliodus sloani</i>	9314	coll. recherche MNHN
		<i>Idiacanthus atlanticus</i>	9367, 9434	coll. recherche MNHN
		<i>Leptostomias longibarba</i>	BPS-0636	don S. Iglésias
		<i>Malacosteus niger</i>	9497	coll. recherche MNHN
	Ateleopodiformes	Ateleopodidae	<i>Ateleopus japonicus</i>	2005-1329
<i>Guentherus altivelis</i>			1987-1569	coll. ichtyo. MNHN
<i>Ijimaia loppei</i>			-	don S. Iglésias
Aulopiformes	Alepisauridae	<i>Alepisaurus brevirostris</i>	1154	coll. recherche MNHN
		<i>Alepisaurus ferox</i>	BPS-0152	don S. Iglésias
	Anopteroptidae	<i>Anopteropterus pharao</i>	1938-0008	coll. ichtyo. MNHN
	Aulopidae	<i>Aulopus filamentosus</i>	BPS-1928	don S. Iglésias
	Bathysauridae	<i>Bathysaurus ferox</i>	1885-0149	coll. ichtyo. MNHN
	Bathysauroididae	<i>Bathysauroides gigas</i>	2005-0968	coll. ichtyo. MNHN
	Chlorophthalmidae	<i>Chlorophthalmus agassizi</i>	-	MEDIT 2014
	Evermannellidae	<i>Evermannella balbo</i>	BPS-1972	don S. Iglésias
	Giganturidae	<i>Gigantura chuni</i>	1992-0007	coll. ichtyo. MNHN
	Ipnopidae	<i>Bathypterois dubius</i>	BPS-1019	don S. Iglésias
		<i>Bathysauropsis gracilis</i>	2004-2138	coll. ichtyo. MNHN
	Notosudidae	<i>Luciosudis normani</i>	9351	coll. recherche MNHN
	Omosudidae	<i>Omosudis lowii</i>	1992-1233	coll. ichtyo. MNHN
	Paralepididae	<i>Arctozenus risso</i>	9202	coll. recherche MNHN
		<i>Notolepis coatsi</i>	9333	coll. recherche MNHN
	Paraulopidae	<i>Paraulopus legandi</i>	1978-0468	coll. ichtyo. MNHN
	Scopelarchidae	<i>Benthalbella elongata</i>	1160	coll. recherche MNHN
	Synodontidae	<i>Synodus saurus</i>	BPS-1419, 0483	don S. Iglésias
		<i>Synodus synodus</i>	0000-4106	coll. ichtyo. MNHN
<i>Trachinocephalus myops</i>		913	coll. recherche MNHN	

Myctophiformes	Myctophidae	<i>Benthoosema glaciale</i>	-	don S. Iglésias
		<i>Diaphus cf.rafinesquii</i>	BPS-1979	don S. Iglésias
		<i>Electrona antarctica</i>	9477	coll. recherche MNHN
		<i>Electrona carlsbergi</i>	EC 342	coll. recherche MNHN
		<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	-	don S. Iglésias
		<i>Gymnoscopelus bolini</i>	9300	coll. recherche MNHN
		<i>Gymnoscopelus braueri</i>	9301, 9350	coll. recherche MNHN
		<i>Gymnoscopelus fraseri</i>	9340	coll. recherche MNHN
		<i>Gymnoscopelus hintonoides</i>	9295, 9293, 9292	coll. recherche MNHN
		<i>Gymnoscopelus microlampas</i>	9348	coll. recherche MNHN
		<i>Krefflichthys anderssoni</i>	9335	coll. recherche MNHN
		<i>Lampadena atlantica</i>	BPS-1961	don S. Iglésias
		<i>Lampanyctus crocodilus</i>	-	MEDIT 2014
		<i>Lampanyctus crocodilus</i>	72	coll. recherche MNHN
		<i>Myctophum punctatum</i>	-	don S. Iglésias
		<i>Nannobrachium achirus</i>	9337	coll. recherche MNHN
		<i>Notolychnus valdiviae</i>	-	coll. recherche MNHN
		<i>Notoscopelus cf.kroeyeri</i>	71	coll. recherche MNHN
		<i>Notoscopelus elongatus</i>	-	don S. Iglésias
	<i>Protomyctophum sp.</i>	9538	coll. recherche MNHN	
<i>Symbolophorus veranyi</i>	-	don S. Iglésias		
Neoscopelidae	<i>Neoscopelus microchir</i>	BPS-0608	don S. Iglésias	
	<i>Scopelengys tristis</i>	BPS-2002	don S. Iglésias	
Lampridiformes	Lamprididae	<i>Lampris guttatus</i>	NSMT-P 78933, BPS-0288	don Tokyo Nat. Sci. Mus., don S. Iglésias
		<i>Lampris immaculatus</i>	-	coll. recherche MNHN
	Lophotidae	<i>Lophotus capellei</i>	NSMT-P 79586	don Tokyo Nat. Sci. Mus.
		<i>Lophotus lacepede</i>	-	don Kansas University
	Regalecidae	<i>Regalecus glesne</i>	BPS-1766, I1693	don S. Iglésias, coll. recherche MNHN
		<i>Regalecus russelii</i>	NSMT-P 63945, ICTI 341	Tokyo Nat. Sci. Mus., coll. tissu MNHN
	Trachipteridae	<i>Desmodema polystictum</i>	NSMT-P 65206	don Tokyo Nat. Sci. Mus.
		<i>Trachipterus altivelis</i>	0000-2821	coll. ichtyo. MNHN
		<i>Trachipterus arcticus</i>	1687	coll. recherche MNHN
		<i>Trachipterus trachipterus</i>	NSMT-P 76996	don Tokyo Nat. Sci. Mus.
		<i>Zu cristatus</i>	NSMT-P 63974	don Tokyo Nat. Sci. Mus.
		<i>Zu elongatus</i>	2001-0743	coll. ichtyo. MNHN
	Veliferidae	<i>Metavelifer multiradiatus</i>	2003-1897	coll. ichtyo. MNHN
<i>Velifer hypselopterus</i>		1982-0025	coll. ichtyo. MNHN	

<i>incertae sedis</i>	Stylephoridae	<i>Stylephorus chordatus</i>	2004-1316, 2004-1317	coll. ichtyo.MNHN, don Kansas University
Polymixiiformes	Polymixiidae	<i>Polymixia berndti</i>	1988-1581	coll. ichtyo. MNHN
		<i>Polymixia japonica</i>	1998-0859	coll. ichtyo. MNHN
		<i>Polymixia nobilis</i>	692	coll. recherche MNHN
Percopsiformes	Aphredoderidae	<i>Aphredoderus sayanus</i>	-	don Kansas University
	Amblyopsidae	<i>Amblyopsis spelaea</i>	0000-4184	coll. ichtyo. MNHN
		<i>Chologaster cornuta</i>	1889-0407	coll. ichtyo. MNHN
	Percopsidae	<i>Percopsis omiscomaycus</i>	1904-0278	coll. ichtyo. MNHN
		<i>Percopsis transmontana</i>	-	don Kansas University
Gadiformes	Bregmacerotidae	<i>Bregmaceros japonicus</i>	1992-0329	coll. ichtyo. MNHN
	Euclichthyidae	<i>Euclichthys polynemus</i>	1995-1001	coll. ichtyo. MNHN
	Gadidae	<i>Gadiculus argenteus</i>	-	MEDIT 2014
		<i>Gadus morhua</i>	CE 9503	récolte Concarneau
		<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	784	coll. recherche MNHN
		<i>Merlangius merlangus</i>	217	coll. recherche MNHN
		<i>Micromesistius poutassou</i>	-	MEDIT 2014
		<i>Pollachius virens</i>	BPS-1724	don S. Iglésias
		<i>Pollachius pollachius</i>	787	coll. recherche MNHN
		<i>Trisopterus luscus</i>	224	coll. recherche MNHN
		<i>Trisopterus minutus</i>	-	MEDIT 2014
	Lotidae	<i>Raniceps raninus</i>	-	don S. Iglésias
		<i>Brosme brosme</i>	BPS-0823	don S. Iglésias
		<i>Ciliata mustela</i>	CE 6013	récolte Bayeux 2013
		<i>Enchelyopus cimbrius</i>	-	don S. Iglésias
		<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	BPS-1192	don S. Iglésias
		<i>Gaidropsarus novaezelandiae</i>	1300	coll. recherche MNHN
		<i>Gaidropsarus vulgaris</i>	220	coll. recherche MNHN
		<i>Molva dypterygia</i>	218	coll. recherche MNHN
		<i>Molva macrophthalma</i>	-	MEDIT 2014
	Macrouridae	<i>Molva molva</i>	785	coll. recherche MNHN
		<i>Bathygadus melanobranchus</i>	BPS-0616	don S. Iglésias
		<i>Coelorinchus labiatus</i>	-	MEDIT 2014
		<i>Coryphaenoides armatus</i>	1157	coll. recherche MNHN
		<i>Cynomacrurus piriei</i>	9366	coll. recherche MNHN
		<i>Hymenocephalus italicus</i>	-	MEDIT 2014
		<i>Macrourus carinatus</i>	1141	coll. recherche MNHN
<i>Malacocephalus laevis</i>		120	EVOHE	
<i>Nezumia sclerorhynchus</i>		-	MEDIT 2014	
<i>Trachyrincus scabrus</i>	-	MEDIT 2014		
Melanonidae	<i>Melanonus zugmayeri</i>	BPS-0614/1994	don S. Iglésias	
	<i>Melanonus gracilis</i>	955	coll. recherche MNHN	

	Merlucciidae	<i>Macruronus magellanicus</i>	1990-0981	coll. ichtyo. MNHN
		<i>Merluccius merluccius</i>	CE 9501	récolte Concarneau 2014
	Moridae	<i>Antimora rostrata</i>	1147, 9182	coll. recherche MNHN
		<i>Gadella maraldi</i>	-	MEDIT 2014
		<i>Guttigadus kongi</i>	9399	coll. recherche MNHN
		<i>Halargyreus johnsonii</i>	9181	coll. recherche MNHN
		<i>Lepidion ensiferus</i>	9193	coll. recherche MNHN
		<i>Lepidion lepidion</i>	-	MEDIT 2014
		<i>Mora moro</i>	222	coll. recherche MNHN
	Muraenolepididae	<i>Muraenolepis microps</i>	1288	coll. recherche MNHN
<i>Muraenolepis marmorata</i>		1121	coll. recherche MNHN	
Phycidae	<i>Phycis blennoides</i>	-	MEDIT 2014	
	<i>Phycis phycis</i>	BPS-0122	don S. Iglésias	
Ophidiiformes	Aphyonidae	<i>Aphyonus gelatinosus</i>	1973-0032	coll. ichtyo. MNHN
	Bythitidae	<i>Cataetx laticeps</i>	BPS-0388/0631	don S. Iglésias
		<i>Grammonus ater</i>	BPS-1799	don S. Iglésias
	Carapidae	<i>Carapus acus</i>	BPS-1532	don S. Iglésias
		<i>Echiodon dentatus</i>	BPS-2225	don S. Iglésias
		<i>Echiodon cryomargarites</i>	942, 9185	coll. recherche MNHN
		<i>Encheliophis boraborensis</i>	1614	coll. recherche MNHN
		<i>Encheliophis homei</i>	1613	coll. recherche MNHN
	Ophidiidae	<i>Brotula clarkae</i>	2002-1026	coll. ichtyo. MNHN
		<i>Brotulotaenia crassa</i>	BPS-0131/0155	don S. Iglésias
		<i>Lamprogrammus shcherbachevi</i>	BPS-0510	don S. Iglésias
		<i>Holcomycteronus brucei</i>	1304	coll. recherche MNHN
		<i>Ophidion barbatum</i>	-	MEDIT 2014
	Parabrotulidae	<i>Parabrotula plagiophthalma</i>	BPS-1989	don S. Iglésias
	Batrachoidiformes	Batrachoididae	<i>Batrachoides surinamensis</i>	A-4733
<i>Halobatrachus didactylus</i>			229, 796	coll. recherche MNHN
<i>Halophryne diemensis</i>			1890-0286	coll. ichtyo. MNHN
<i>Opsanus tau</i>			0000-9958	coll. ichtyo. MNHN
<i>Porichthys porosissimus</i>			1965-0627	coll. ichtyo. MNHN
Zeiformes	Cyttidae	<i>Cyttus traversi</i>	1996-0229	coll. ichtyo. MNHN
	Grammicolepididae	<i>Grammicolepis brachiusculus</i>	1686, BPS-0220	coll. recherche MNHN
		<i>Xenolepidichthys dalgleishi</i>	1135	coll. recherche MNHN
	Oreosomatidae	<i>Allocyttus verrucosus</i>	1137	coll. recherche MNHN
		<i>Neocyttus helgae</i>	1130	coll. recherche MNHN
		<i>Pseudocyttus maculatus</i>	BPS-1956	don S. Iglésias
	Parazenidae	<i>Cyttopsis rosea</i>	1138, BPS-0645	coll. recherche MNHN

	Zeidae	<i>Zenopsis conchifer</i>	813, 1132, 1019	coll. recherche MNHN	
		<i>Zeus faber</i>	CE 9502	récolte Concarneau 2014	
	Zenionidae	<i>Zenion japonicus</i>	1131, 1001	coll. recherche MNHN	
Beryciformes	Anomalopidae	<i>Photoblepharon palpebratus</i>	760	coll. recherche MNHN	
	Anoplogastridae	<i>Anoplogaster cornuta</i>	BPS-0635	don S. Iglésias	
	Barbourisiidae	<i>Barbourisia rufa</i>	1000, BPS-0132	coll. recherche MNHN, don S. Iglésias	
			BPS-1171	don S. Iglésias	
	Berycidae	<i>Beryx decadactylus</i>	1031	coll. recherche MNHN	
			BPS-1171	don S. Iglésias	
	Cetomimidae	<i>Cetomimus</i> sp.	1991-0832	coll. ichtyo. MNHN	
	Diretmidae	<i>Diretmoides</i> sp.	998	coll. recherche MNHN	
			BPS-0623	don S. Iglésias	
	Hispidoberycidae	<i>Hispidoberyx ambagiosus</i>	1996-1501	coll. ichtyo. MNHN	
	Holocentridae	<i>Myripristis jacobus</i>	BPS-2514	don S. Iglésias	
			BPS-2521	don S. Iglésias	
	Melamphaidae	<i>Melamphaes suborbitalis</i>	BPS-0613	don S. Iglésias	
			9296, 9190	coll. recherche MNHN	
	Monocentridae	<i>Monocentris japonica</i>	1996-0968	coll. ichtyo. MNHN	
	Rondeletiidae	<i>Rondeletia</i> sp.	999	coll. recherche MNHN	
	Stephanoberycidae	<i>Stephanoberyx monae</i>	1896-0195	coll. ichtyo. MNHN	
Trachichthyidae	<i>Hoplostethus atlanticus</i>	413	coll. recherche MNHN		
		BPS-0052	don S. Iglésias		
		-	MEDIT 2014		
autres Percomorpha	Gobiaria	<i>Apogon quadrifasciatus</i>	1657	coll. recherche MNHN	
		<i>Gobius niger</i>	194	coll. recherche MNHN	
		<i>Pomatoschistus microps</i>	CE 6016	récolte Bayeux 2013	
		<i>Ptereleotris zebra</i>	1105	coll. recherche MNHN	
	Pelagiaria	<i>Aphanopus carbo</i>	694, 698	coll. recherche MNHN	
		<i>Centrolophus niger</i>	357	coll. recherche MNHN	
		<i>Kali macrura</i>	202	coll. recherche MNHN	
		<i>Pampus argenteus</i>	865	coll. recherche MNHN	
		<i>Scomber scombrus</i>	1692	coll. recherche MNHN	
	Syngnatharia	<i>Thunnus albacares</i>	1178	coll. recherche MNHN	
		<i>Callionymus lyra</i>	348, 360	coll. recherche MNHN	
		<i>Dactylopterus volitans</i>	907, 908	coll. recherche MNHN	
		<i>Hippocampus ramulosus</i>	200	coll. recherche MNHN	
		<i>Mullus surmuletus</i>	1644	coll. recherche MNHN	
	Anabantaria	<i>Nerophis lumbricoides</i>	CE 6012	récolte Bayeux 2013	
		<i>Betta splendens</i>	422	coll. recherche MNHN	
		<i>Indostomus paradoxus</i>	1063	coll. recherche MNHN	
		<i>Mastacembelus erythrotaenia</i>	1646	coll. recherche MNHN	
			<i>Monopterus albus</i>	1650	coll. recherche MNHN

	Carangaria	<i>Bothus podas</i>	890, 891	coll. recherche MNHN
		<i>Citharus linguatula</i>	871	coll. recherche MNHN
		<i>Coryphaena equiselis</i>	814	coll. recherche MNHN
		<i>Cynoglossus canariensis</i>	872	coll. recherche MNHN
		<i>Lates calcarifer</i>	1603	coll. recherche MNHN
		<i>Psettodes belcheri</i>	992	coll. recherche MNHN
		<i>Selene bidorsalis</i>	869, 870	coll. recherche MNHN
		<i>Sphyraena sphyraena</i>	905	coll. recherche MNHN
		<i>Trachurus trachurus</i>	416	coll. recherche MNHN
	Ovalentaria	<i>Atherina presbyter</i>	280	coll. recherche MNHN
		<i>Belone belone</i>	748	coll. recherche MNHN
		<i>Cheilopogon heterurus</i>	1685	coll. recherche MNHN
		<i>Chelon labrosus</i>	16	coll. recherche MNHN
		<i>Dascyllus trimaculatus</i>	66	coll. recherche MNHN
		<i>Hemichromis fasciatus</i>	485, 487	coll. recherche MNHN
		<i>Lepadogaster lepadogaster</i>	705	coll. recherche MNHN
		<i>Lipophrys pholis</i>	CE 6017	récolte Bayeux 2013
		<i>Liza ramada</i>	CE 6011	récolte Bayeux 2013
		<i>Tripterygion delaisi</i>	1675	coll. recherche MNHN
	Eupercaria	<i>Acanthurus nigricans</i>	1204	coll. recherche MNHN
		<i>Antennarius striatus</i>	373	coll. recherche MNHN
		<i>Capros asper</i>	16	coll. recherche MNHN
		<i>Chaetodipterus faber</i>	1060	coll. recherche MNHN
		<i>Channichthys rhinoceratus</i>	9329	coll. recherche MNHN
		<i>Cyclopterus lumpus</i>	337	coll. recherche MNHN
		<i>Dicentrarchus labrax</i>	131	coll. recherche MNHN
		<i>Diplodus sargus</i>	1601, 1602	coll. recherche MNHN
		<i>Epinephelus clippertonensis</i>	1163, 1171	coll. recherche MNHN
		<i>Gasterosteus aculeatus</i>	325	coll. recherche MNHN
		<i>Lepomis gibbosus</i>	1628	coll. recherche MNHN
		<i>Lophius budegassa</i>	419	coll. recherche MNHN
		<i>Mola mola</i>	-	coll. recherche MNHN
		<i>Pungitius pungitius</i>	-	récolte Bayeux 2014
<i>Perca fluviatilis</i>		-	don G. Denys	
<i>Prionotus rubio</i>		691	coll. recherche MNHN	
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>		732	coll. recherche MNHN	
<i>Symphodus melops</i>		CE 6020	récolte Bayeux 2013	
<i>Taurulus bubalis</i>	CE 6018	récolte Bayeux 2013		
<i>Trachinus draco</i>	14	coll. recherche MNHN		

Tableau 4.2.2 : Taxons actuellement disponibles. Les taxons en gris sont uniquement obtenus à partir de spécimens de la collection d'ichtyologie du MNHN (le préfixe MNHN.IC. est à ajouter au numéro de spécimen). CE = numéros de collecte ; BPS = collection de recherche de S. Iglésias ; ICTI = collection de tissus du MNHN ; NSMT = Natural Sciences Museum Tokyo.

4.2.3 Extraction de l'ADN

L'ADN était déjà extrait pour une partie des spécimens de la collection de tissus du MNHN, mais j'ai dû réaliser de nouvelles extractions pour les spécimens obtenus par dons, collectes ou provenant des collections historiques. Les extractions sont effectuées à partir d'un fragment de tissu dans une solution de détergent CTAB, de β -mercaptoéthanol et de protéinase K, incubée à 60°C. L'extrait d'ADN est ensuite nettoyé au chloroforme et à l'isopropanol, avant d'être repris dans le tampon TRIS. Les extraits sont ensuite conservés au congélateur à environ -20°C. L'ADN dilué dans les extraits a été quantifié par des PCR en temps réel utilisant un réactif fluorescent (SYBR).

4.2.4 Séquençage de l'ADN

4.2.4.a Séquençage en Sanger

Dans un premier temps, pour obtenir les séquences voulues, j'ai adopté l'approche "classique" d'amplification marqueur par marqueur et taxon par taxon, suivie d'un séquençage en Sanger, qui avait été adoptée pour la plupart des études précédentes.

Cette approche se base sur des *Polymerase Chain Reactions*, ou PCR, un protocole qui repose sur la multiplication cyclique d'un fragment d'ADN bien précis grâce à une ADN polymérase spéciale (Taq polymérase) fonctionnant à température donnée. La zone à amplifier est délimitée et donc définie par des fragments conservés d'ADN déterminés au préalable, les amorces, sur lesquelles se fixe la polymérase. Les amorces testées sont présentées dans le Tableau 4.2.3.

Pour le séquençage (externalisé au Génoscope, à Evry), j'ai utilisé la méthode Sanger. Avec cette méthode, chaque produit de PCR est mélangé avec des amorces, des ADN polymérases, des désoxyribonucléotides isolés et des didésoxyribonucléotides, qui agissent comme des terminateurs de la réplication de l'ADN. Ainsi, on obtient des fragments de différentes longueurs, ce qui permet (après tri des fragments par taille sur gel de polyacrylamide et révélation de la nature du dernier nucléotide synthétisé par des traceurs fluorescents spécifiques) de reconstituer la séquence.

La méthode Sanger a pour inconvénient principal de nécessiter un échantillon pur pour pouvoir fonctionner (sinon, la séquence sera illisible). Il faut donc impérativement séparer les réactions de PCR pour chaque taxon et pour chaque marqueur. Avec plus de 200 taxons et une trentaine de marqueurs, le temps de manipulation en laboratoire pour tout séquencer en Sanger et le coût total de ces manipulations est donc très important.

Après une première série de manipulations, basées sur un nombre restreint de marqueurs (Tableau 4.2.3) et une partie des taxons (uniquement les spécimens de la collection de tissus du MNHN), il s'est avéré qu'il serait impossible de couvrir l'échantillonnage entier avec cette approche pour différentes raisons :

- le temps nécessaire pour produire ces données ;
- le coût associé qui augmente proportionnellement à la taille de l'échantillonnage ;
- le faible taux obtenu de réussite des PCR (Tableau 4.2.3), qui, de fait, augmente encore plus le temps et le coût nécessaires pour obtenir tout l'échantillonnage.

Ce faible taux de réussite peut être expliqué par plusieurs facteurs :

- la faible qualité de préservation de l'ADN de certains spécimens, conservés en alcool depuis plus de 10 ans pour certains, alors que les PCR nécessitent une séquence continue de la région d'intérêt pour fonctionner ;
- le manque de spécificité des amorces pour certains taxons : la plupart de ces amorces ont été conçues à partir des premiers génomes complets d'acanthomorphes séquencés, c'est-à-dire le poisson-coffre *Takifugu rubripes* et l'épinoche *Gasterosteus aculeatus*. Ce sont des Percomorpha Eupercaria et l'efficacité des amorces diminue à mesure que le clade d'intérêt s'élargit. Elle devient donc faible à l'échelle des acanthomorphes. De nouvelles amorces, plus adaptées à l'ensemble de l'échantillonnage, ont été testées pour IRBP mais améliorent peu le taux de réussite, diminuant l'intérêt d'en produire de nombreuses autres pour l'ensemble des marqueurs.

La faible efficacité et le coût de cette méthode de séquençage m'ont donc poussé à adopter une approche différente pour obtenir le reste de mon échantillonnage après ces premiers tests.

Gène	Amorce <i>Forward</i>	Amorce <i>Reverse</i>	T° optimale	Taux de réussite de l'amplification
1 ^{ère} série				
Glyt	F559	R1562	55°C	15%
	F577	R1464	62°C	50%
IRBP	F110	R936	52°C	30%
	F44*	R723*	45°C	20%
	F46*	R723*	45°C	12%
	F147	R2300	52°C	12%
KIAA2022	F2018*	R2632*	52°C	60%
MC1R	F113	R841	58°C	22%
	F51	R832	60°C	25%
MLL 4	U1570	L2080	50°C	30%
	F1499	R2158	50°C	11%
PCDH19	F475*	R1174*	62°C	60%
PKD1	F62	R952	52°C	30%
	F63	R737	54°C	10%
PTR	F463	R1242	62°C	60%
Rhodo	F193	R1039	52°C	6%
RIPK4	F57	R880	55°C	40%
	F65	R766	56°C	2%
RNF213	F114	R828	52°C	40%
SREB2	F10	R1094	55°C	45%
	F27	R1082	62°C	22%
SIDKEY	F116	R1360	62°C	17%
	F247	R1355	58°C	12%
TBR1b	F86	R811	62°C	25%
ZFHX4	F1187*	R1882*	57°C	22%
	F1451*	R1882*	58°C	20%
2 ^e série				
ENC1	F85	R982	55°C	50%
FICD	F166	R965	58°C	25%
HOXC6A	F215	R1129	58°C	62%
KIAA1239	F273	R2079	58°C	45%
MLL2	F100	R930	58°C	25%
MYH6	F459	R1325	55°C	87%
PLAGL2	F9	R930	55°C	50%
RAG1	F2533	R4090	52°C	37%
RAG2	F2	R1453	52°C	25%
RYR3	F22	R931	62°C	75%
SH3PX3	F461	R1303	55°C	50%
SSRP	F34	R600	55°C	12%
SVEP1	F7960	R8889	52°C	12%
VCPIP	F84	R946	52°C	50%
ZIC1	F9	R967	58°C	25%

Tableau 4.2.3 :

Couples d'amorces utilisés pour couvrir tout l'échantillonnage avec l'approche de Sanger (1^{ère} série) et pour obtenir les sondes avec l'approche NGS (1^{ère} et 2^e série). Les amorces marquées d'une étoile sont nouvelles.

4.2.4.b Séquençage en NGS

Avec la popularisation du séquençage de matériel génétique dans tous les domaines de la biologie, la demande s'est faite de plus en plus forte pour le développement de méthodes permettant de séquencer de larges quantités de matériel simultanément, ce que les méthodes comme le Sanger ne permettent pas. Cet ensemble de méthodes de séquençage massif sont regroupées sous le nom de "séquençage de nouvelle-génération" (*Next-Generation Sequencing*, NGS). L'application du NGS à la reconstruction phylogénétique en est encore à ses débuts (McCormack *et al.*, 2013) mais connaît actuellement un développement rapide. Pour suivre ces développements technologiques prometteurs, le Service de Systématique Moléculaire (SSM) du Muséum national d'Histoire naturelle s'est doté d'un séquenceur nouvelle-génération de type *IonTorrent*, qui a été mis en service fin 2013, soit pendant le déroulement de cette thèse.

En séquençant simultanément tous les échantillons, le NGS permet de réduire drastiquement le nombre de manipulations à effectuer, et donc le coût par échantillon. De plus, la présence de ce séquenceur dans les locaux du Muséum permet d'effectuer sur place toutes les étapes de l'extraction au séquençage.

Quatre types d'approches sont couramment employés en NGS pour réduire la quantité de matériel génomique tout en enrichissant l'échantillon en un produit recherché :

- le multiplexage PCR (*amplicon sequencing*) se base sur le séquençage simultané de multiples produits de PCR, produites pour chaque taxon et chaque marqueur ;
- le *RAD-seq* se base sur la réduction du génome par des enzymes de restriction, permettant de récupérer de multiples fragments découpés au même endroit d'un taxon à l'autre sans aucune connaissance préalable du génome ;
- le transcriptome, où seuls les ARN transcrits (et donc, les portions codantes du génome) vont être séquencés ;
- l'enrichissement par capture ciblée (*target enrichment*) se base sur la capture, au sein d'un extrait génomique, de fragments d'ADN correspondant à des séquences choisies (Albert *et al.*, 2007).

C'est cette dernière méthode que j'ai adopté pour obtenir mon échantillonnage. Afin de pouvoir intégrer les données existantes dans l'échantillonnage, j'ai ciblé les mêmes marqueurs que pour le séquençage en Sanger. Ces marqueurs sont tout d'abord amplifiés pour un petit nombre de taxons couvrant l'échantillonnage, produisant des fragments d'ADN de référence : les "sondes". Ces sondes vont ensuite être mélangées avec des extraits génomiques de tous les taxons de l'échantillonnage simultanément, regroupés en banques génomiques. Les sondes

vont alors capturer les séquences qui leur sont très similaires au sein des extraits génomiques, permettant d'enrichir l'ensemble de l'échantillonnage en une seule fois pour l'ensemble des marqueurs tout en évitant l'étape PCR pour chaque taxon et chaque marqueur. Les gains en coût et en temps sont donc importants.

Pour constituer mon échantillonnage en enrichissement ciblé, j'ai suivi le protocole suivant :

- *Sélection des sondes :*

Les sondes de référence doivent être produites pour tous les marqueurs recherchés et couvrir l'échantillonnage de sorte que les divergences entre les taxons ne soient pas trop importantes (ce qui pourrait empêcher l'hybridation). J'ai ainsi sélectionné huit taxons, pour lesquels j'ai amplifié trente de mes marqueurs par PCR : *Notolychnus valdiviae* (Myctophiformes), *Lampris immaculatus* (Lampridiformes), *Polymixia nobilis* (Polymixiiformes), *Gadus morhua*, *Merluccius merluccius* et *Ciliata mustela* (Gadiformes), *Zeus faber* (Zeiformes) et *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteiformes). Ces taxons ont été choisis pour leur couverture de l'échantillonnage et pour la qualité des échantillons dont je disposais. Deux d'entre eux (*Gadus* et *Gasterosteus*) sont séquencés pour le génome complet, permettant d'avoir une idée très précise de la structure de leur génome et de leur séquence pour les marqueurs d'intérêt.

- *Préparation des sondes :*

Les produits de PCR des taxons-sondes sont alors fragmentés par exposition à des ultrasons (sonication), dénaturés en simple-brin en élevant la température, puis biotinylés (on associe de la biotine aux fragments d'ADN par liaison covalente).

- *Conception des banques d'ADN génomique :*

Les NGS permettent de séquencer simultanément de nombreux fragments d'ADN génomiques. Néanmoins, au sein de ce mélange il n'est pas possible de reconnaître à quel taxon appartient chaque fragment. L'approche que j'ai adoptée consiste à ne mettre en commun que des espèces suffisamment éloignées phylogénétiquement. Les espèces de l'échantillonnage sont réparties par grand clade, chacun correspondant à un ou plusieurs taxons-sondes. Au sein d'un grand clade, chaque extrait d'ADN génomique va être attribué à une banque génomique distincte, afin de s'assurer que les taxons trop proches ne seront pas dans la même banque. C'est suivant l'affinité avec les séquences déjà connues (notamment celles des taxons-sondes) que l'on peut déterminer, après le séquençage, à quel grand clade (et donc à quelle espèce) appartient chaque séquence de chaque banque. Au sein d'une banque, il est important que les échantillons soient équimolaires. Une quantité plus ou moins importante d'extrait va donc être incluse dans la banque selon la richesse en ADN de l'échantillon.

- *Préparation des banques :*

L'ADN génomique contenu dans les banques va d'abord être fragmenté par sonication. Puis, les extrémités vont être réparées (*end repair*) afin d'y permettre la ligation des adaptateurs. Les adaptateurs sont des fragments courts d'ADN dont la séquence est connue. Un couple d'adaptateur est lié à chaque fragment génomique : un adaptateur universel qui permet l'amplification de la banque totale grâce à des amorces complémentaires, et un adaptateur spécifique à chaque banque. Ces adaptateurs spécifiques permettent de séparer (démultiplexer) les différentes banques après le séquençage, car l'étape suivante implique de mettre en commun les banques et d'amplifier l'ensemble de l'ADN génomique simultanément par PCR quantitative.

- *Hybridation :*

Les extraits d'ADN génomique sont d'abord dénaturés puis mis en commun avec les sondes biotinylées. En abaissant la température, sondes et extraits vont s'hybrider selon leur affinité. On obtient alors des dimères extraits-sondes biotinylées.

- *Enrichissement des banques :*

L'ADN génomique va être définitivement enrichi en capturant les fragments d'intérêt et en éliminant le reste. Des billes paramagnétiques de streptavidine sont ajoutées à la solution et se fixent par affinité forte à la biotine des sondes, elles mêmes hybridées avec les fragments génomiques recherchés. Le mélange est alors passé dans un banc magnétique, qui va attirer l'ensemble streptavidine-sonde biotinylée-extraits génomiques. Le reste de la solution, incluant tout le reste des ADN génomiques est ensuite élué par rinçages successifs, il ne reste donc plus dans le mélange que les fragments génomiques correspondant aux marqueurs d'intérêt.

- *Obtention d'ADN double-brin :*

Afin d'obtenir de l'ADN double-brin pour ces fragments, il convient de procéder à une étape de *strand displacement*: une ADN-polymérase spéciale (sans fonction exonucléase) va se fixer sur une amorce complémentaire à l'adaptateur universel, puis polymériser le brin complémentaire en "poussant" le complexe sonde biotinylée-streptavidine jusqu'à ce qu'il se décroche et puisse être élué.

- *Séquençage :*

A cette étape, la banque totale d'ADN génomique est enrichie et contient uniquement les fragments correspondant aux marqueurs choisis. Elle doit encore être amplifiée une nouvelle fois par PCR, selon un protocole impliquant une émulsion de l'extrait avec un mélange lipidique. Cette PCR à émulsion permet de lier l'ADN amplifié avec des microbilles : chaque

bulle microscopique formée lors de l'émulsion va abriter une bille et un petit nombre de fragments qui s'amplifient à proximité, ce qui va favoriser l'homogénéité des fragments d'ADN liés à chaque bille. Chacune d'entre elle, avec ses fragments d'ADN, va être insérée dans un puits dans la puce de séquençage.

Le séquençage à proprement parler peut alors débuter. Avec les machines de type *IonTorrent*, les puits vont être arrosés séquentiellement et cycliquement par chaque type d'oligonucléotide pendant que des polymérases répliquent l'ADN fixé dans les puits. Si le type d'oligonucléotide correspond à celui qui vient dans la séquence, il va être incorporé et des ions H^+ vont être libérés pendant la réaction. Ce sont ces ions hydrogène qui sont détectés par le séquenceur, qui va alors déterminer quel type d'oligonucléotide était fourni durant ce cycle et donc, de proche en proche, la séquence. Quand plusieurs nucléotides identiques se suivent ils vont être incorporés durant le même cycle : c'est alors l'intensité de l'émission en ions H^+ qui va permettre à la machine de déterminer combien de nucléotides ont été insérés.

Cette méthode permet de séquencer l'ensemble de la puce en quelques heures. Une fois les *reads* (fragments d'ADN lus par la machine) récupérés informatiquement, ils peuvent être assemblés *in silico* pour reconstituer à quel marqueur chacun correspond et de quelle banque de départ il provient. En disposant de la banque de départ de l'échantillon et en comparant le *read* avec les séquences de référence dont l'on dispose, il est possible de remonter à l'identité du taxon ayant produit l'extrait. Le nombre de *reads* chevauchants à un locus donné donne une idée de la couverture du séquençage. Plus cette couverture est importante, plus la séquence sera fiable car répétée de nombreuses fois.

4.2.5 Résultats de séquençage

4.2.5.a Résultats du séquençage en Sanger

L'approche d'amplification en PCR taxon par taxon et marqueur par marqueur a été relativement peu efficace, avec des taux de réussite des PCR globalement bas (Tableau 4.2.3). La première série d'échantillons était constituée principalement de morceaux de tissus de la collection d'étude de l'équipe MNHN (Tableau 4.2.2) : elle ne couvrait qu'une partie de la diversité phylogénétique, une petite proportion du total des échantillons obtenus au cours de la thèse et la moitié des marqueurs. Avec cette approche pour cette première série d'échantillon, j'ai obtenu 120 séquences nouvelles en Sanger.

4.2.5.b Résultats du séquençage NGS

Une première session de séquençage a été effectuée avec une partie seulement de l'échantillonnage taxonomique car les spécimens issus des collections historiques n'avaient pas été extraits, nécessitant un protocole spécifique (Tableau 4.2.2). Les résultats ne furent pas concluants, aucun *read* obtenu n'ayant pu être identifié de façon sûre.

L'origine du problème est difficile à déterminer en raison du grand nombre d'étapes impliquées dans un tel séquençage. Il semblerait que les sondes produites par PCR soient en grande partie en cause : elles n'étaient pas assez riches en ADN et les échantillons n'étaient pas assez purs. L'hybridation, et donc l'enrichissement, ont donc dû avoir une efficacité limitée, réduisant le matériel disponible pour séquençage.

Pour tenter de remédier à ce problème, une deuxième session de séquençage a été lancée. Cette fois-ci, les sondes ont été directement synthétisées (en faisant appel à un prestataire extérieur) à partir des séquences publiées et des génomes complets : ainsi, les sondes sont pures et présentes en grande quantité. Elles seront testées avec l'ensemble des taxons retenus pour l'étude, y compris les spécimens historiques, et trois marqueurs supplémentaires (EGR1, 2B et 3). La phase de préparation des banques débutera en septembre 2015.

4.2.6 Intérêts et limites de l'approche d'enrichissement ciblé

Parmi toutes les approches disponibles pour le séquençage en NGS, l'enrichissement par capture ciblée semble particulièrement adapté pour le type d'étude de la thèse : la phylogénie à grande échelle incluant un grand nombre de marqueurs (McCormack *et al.*, 2013). En effet, quand le nombre de marqueurs et de taxons augmentent le coût des manipulations de PCR (et pas uniquement du séquençage) devient prohibitif, ce qui rend l'approche de multiplexage de PCR peu attrayante. L'enrichissement par capture est ainsi l'une des méthodes les plus rapides et intéressantes financièrement dont on dispose actuellement (Mamanova *et al.*, 2010; Lemmon & Lemmon, 2013).

Cette méthode permet également de choisir au préalable les zones enrichies, ce que n'autorise pas le RAD-seq, qui va couper aléatoirement le génome selon les sites de restriction disponibles. Pouvoir cibler des marqueurs d'intérêt permet de se limiter aux gènes codants, ou aux orthologues (comme ici) et de manière générale garantit d'obtenir des séquences homologues à des échelles bien plus importantes (une divergence trop importante entre les séquences peut modifier les sites de restriction et rendre problématique l'approche de RAD-

seq). Une approche qui a été appliquée avec succès pour la phylogénie des téléostéens (pour l'instant, avec un échantillonnage taxonomique limité) consiste à cibler et enrichir des éléments ultra-conservés (UCE) d'un génome à l'autre, à grande échelle phylogénétique. Des centaines de marqueurs peuvent ainsi être utilisés simultanément (Faircloth *et al.*, 2012, 2013). Cette approche est prometteuse, mais pose la question de l'identification et de l'homologie de ces régions, qui peuvent correspondre à des éléments répétés ou paralogues. De plus, elle ne permet pas une comparaison avec les résultats précédents puisqu'elle n'utilise pas les mêmes marqueurs.

Un autre avantage de la méthode d'enrichissement ciblé est qu'elle permet d'obtenir des résultats avec des échantillons dont l'ADN est très dégradé (Templeton *et al.*, 2013). En effet, la capture par hybridation peut fonctionner même avec de petits fragments, qui peuvent ensuite être assemblés pour reconstituer la séquence complète. En théorie, les résultats sur ce matériel seront donc meilleurs qu'avec une amplification par PCR, qui nécessite de disposer d'ADN matrice non fragmenté pour le marqueur ciblé.

Cette approche présente néanmoins des limites. Si l'ensemble des taxons et des marqueurs sont mis en commun et séquencés simultanément à l'inverse de la méthode Sanger, l'ensemble du processus comporte beaucoup plus d'étapes. Chacune de ces étapes est cruciale pour obtenir des résultats concluants et il peut donc être nécessaire de tout recommencer, ce qui est arrivé lors de ma première tentative. La multiplication des étapes peut également rendre l'origine du problème difficile à identifier. Cette méthode est néanmoins encore en développement ; il ne fait pas de doute que les protocoles vont encore être améliorés ce qui réduira ces difficultés.

Au moment où le projet de séquençage en NGS a été lancé dans le cadre de ma thèse, il s'agissait de la première étude de ce type chez les acanthomorphes. Depuis, des travaux sur les UCE ont été publiés (Faircloth *et al.*, 2013; Eytan *et al.*, 2015). Un virage méthodologique est en train de s'amorcer dans la communauté des systématiciens moléculaires entre les méthodes "classiques", comme le Sanger, et les NGS. La prise de ce virage permettra aux systématiciens de répondre aux difficultés posées par la diversité considérable des acanthomorphes en couvrant plus efficacement l'échantillonnage et de mettre en lien les travaux des différentes équipes en travaillant sur l'ensemble des marqueurs déjà utilisés. Les spécimens de collections anciennes pourront également être valorisés grâce à l'efficacité de méthodes comme la capture ciblée par hybridation pour obtenir des séquences d'ADN ancien et dégradé. Une autre conséquence du développement des NGS est l'explosion de la quantité de génomes complets qui seront disponibles dans les années à venir. Cette disponibilité des

données génomiques pour de nombreux taxons d'acanthomorphes (Bernardi *et al.*, 2012) rendra de nouvelles données accessibles pour la phylogénie : des séquences plus nombreuses et couvrant toutes les vitesses d'évolution, ainsi que des données plus qualitatives comme la position des gènes dans les chromosomes.

Malgré l'absence de résultats probants à l'heure où ces lignes sont rédigées, lancer ce projet de séquençage en NGS était donc pertinent et nous saurons rapidement si une autre approche doit être imaginée ou si c'est bien l'approche par enrichissement ciblé qui convient aux contraintes de notre étude : taille de l'échantillon, rareté des spécimens, nombre de marqueurs exploités par les différentes équipes.

4.3 Analyse des données existantes

4.3.1 Objectifs

Disposer d'une topologie bien soutenue par les données moléculaires est indispensable pour permettre une discussion avec les résultats issus de la morphologie (**chapitre 3**). Les topologies déjà publiées se contredisent pour les relations à la base des acanthomorphes : une topologie unique n'est donc pas disponible avec les données actuelles.

Les incongruences entre les différents jeux de données peuvent être dues à la nature différente des marqueurs employés, ou à un échantillonnage incomplet et couvrant insuffisamment la base des acanthomorphes (**4.1**). Afin de répondre à ces problèmes potentiels, je propose ici une analyse simultanée des données existantes.

Dans cette analyse simultanée, je vais donc :

- combiner les données issues des différents marqueurs nucléaires d'une part (simulant ainsi partiellement mon jeu de données optimal), ainsi que des marqueurs nucléaires et mitochondriaux d'autre part ;
- apporter un éclairage sur l'impact des différents types de marqueurs sur la reconstruction phylogénétique ;
- combler au maximum les trous dans l'échantillonnage en mettant en commun les données disponibles ;
- élaborer un échantillonnage ciblant la zone phylogénétique d'intérêt : la base des acanthomorphes.

Pour constituer le jeu de données, je me suis basé sur les matrices des trois plus récentes analyses comprenant un large échantillonnage qui couvre à la fois la base des acanthomorphes, la diversité intra-percomorphes et les extra-groupes :

- B13 : la matrice de Betancur-R. *et al.* (2013) qui contient 20 gènes nucléaires ;
- N13 : la matrice de Near *et al.* (2013) qui contient 10 gènes nucléaires (tous présents également dans B13) ;
- M07 : la matrice de Miya *et al.* (2007) qui utilise les mitogénomes presque complets ; la région de contrôle n'est pas incluse, ni non plus le gène codant ND6 considéré comme peu adapté pour la reconstruction phylogénétique (Zardoya & Meyer, 1996; Miya & Nishida, 2000).

Les auteurs des trois études ont été contactés et ont fourni leurs matrices – les deux matrices basées sur les marqueurs nucléaires étaient par ailleurs disponibles sur la base de données Dryad (<http://datadryad.org/>).

Je n'ai pas utilisé la matrice de Li *et al.* (2009) qui aurait pu ajouter des marqueurs nucléaires supplémentaires, car elle couvrait mal la base des acanthomorphes et les extra-groupes.

4.3.2 Echantillonnage

Pour obtenir un échantillonnage comparable d'un jeu de données à l'autre et réduire au maximum les données manquantes des analyses combinées, j'ai conservé préférentiellement les taxons qui étaient communs aux trois jeux de données (Tableau 4.3.1). La taille de l'échantillonnage taxonomique de N13 et surtout B13 surpassant largement celle de M07, quasiment tous les taxons de ce dernier jeu de données sont inclus. Certains taxons n'étaient pas partagés au niveau spécifique, mais au niveau du genre. J'ai donc constitué dans certains cas des chimères de plusieurs espèces d'un même genre (ou de la même famille dans cinq cas). Les divergences potentielles entre les espèces concernées ont peu de chances d'affecter la reconstruction phylogénétique à l'échelle profonde couverte par cet échantillonnage.

Pour certains taxons (notamment au niveau des extra-groupes), le mitogénome n'était pas inclus dans M07, mais était disponible en ligne dans la base de données MitoFish (<http://mitofish.aori.u-tokyo.ac.jp/>). J'ai alors inclus certains de ces mitogénomes pour compléter l'échantillonnage.

L'échantillonnage obtenu inclut 98 taxons. Il couvre tous les "grands clades" répétés de la base des acanthomorphes (voir **chapitre 2**) et les sept clades répétés de percomorphes.

Les marqueurs nucléaires inclus sont au nombre de 19, tous présents dans B13. Dix de ces marqueurs sont inclus dans N13. Ainsi, j'ai pu combler certaines lacunes de l'échantillonnage de B13 par des séquences de N13 pour ces dix marqueurs. Le marqueur RAG2 de B13 (absent de N13) n'a pas été inclus, car il ne couvrait aucun taxon de la base des acanthomorphes et n'était donc pas informatif dans le cadre de cette étude.

Malgré la combinaison des données de B13 et N13, il restait de nombreuses lacunes dans l'échantillonnage pour certains marqueurs (en particulier pour les gènes propres à B13 qui ne pouvaient bénéficier de l'appui de N13). Dans le cas de six d'entre eux (FICD, HOXC6A, Rhodo, SIDKEY, SVEP1 et VCPIP) ce manque d'information concernait tout particulièrement les taxons situés à la base des acanthomorphes. Une matrice nucléaire qui

n'incluait pas ces marqueurs a donc été constituée, pour contourner les potentiels effets négatifs des données manquantes.

Pour les mitogénomes, les marqueurs non-codants (les ARN-t, les ARN-r 12S et 16S) étaient très complexes à aligner avec les nouvelles données provenant de MitoFish, en raison de l'absence de cadre de lecture, mais aussi parce que les auteurs de la publication originale n'ont utilisé que certaines régions non-contiguës de ces marqueurs, sans spécifier précisément lesquelles (Miya *et al.*, 2007). Face à cette difficulté d'alignement et de présomptions concernant le manque d'information à grande échelle de ces marqueurs (Meyer, 1993; Mueller, 2006), j'ai décidé de ne pas les inclure. La publication originale (Miya *et al.*, 2007) proposait quatre analyses différentes (avec et sans les troisièmes positions de codons, avec et sans le codage des troisièmes positions en RY – c'est-à-dire en purines-pyrimidines, et avec et sans les insertions-délétions). J'ai conservé la matrice contenant le plus d'informations (troisièmes positions incluses sans RY et avec les insertions-délétions).

Les séquences provenant de M07, B13, N13 et MitoFish ont été segmentées par marqueurs sous Geneious v.7.1.7 (Drummond *et al.*, 2011), alignées sous MEGA v.6.06 (alignement automatique avec Muscle, suivi d'une vérification visuelle) et re-concaténées sous Geneious.

La matrice complète concaténée comporte 28082 paires de bases, avec 29,6 % de données manquantes et 49,2 % de sites informatifs. Elle inclut le jeu de données nucléaires complet (16947 pb, 47,7 % de données manquantes, 41,4 % de sites informatifs) et le jeu de données mitochondriales (11135 pb, 2,27 % de données manquantes, 61 % de sites informatifs). Le jeu de données nucléaires partiel, qui exclut les marqueurs les plus incomplets, comporte 11413 paires de bases dont 35,4 % de données manquantes.

4.3.3 Méthodes d'analyse

Au total, quatre analyses ont été effectuées :

- une analyse du jeu de données nucléaires complet (19 marqueurs) ;
- une analyse du jeu de données nucléaires partiel (les six marqueurs les moins informatifs à la base de l'arbre en sont exclus) ;
- une analyse du jeu de données mitochondriales ;
- une analyse combinée des jeux de données nucléaires complet et du jeu de données mitochondriales.

Les analyses séparées des données nucléaires et mitochondriales permettent de comprendre comment chaque type de données influe sur la topologie. Elles permettent également de déterminer quels clades sont fiables car répétés, ces deux jeux de données étant indépendants. Il aurait été intéressant d'analyser chaque jeu de données marqueur par marqueur, ce qui aurait autorisé une discussion plus fine sur les performances des différents marqueurs et sur la répétabilité des clades. Je n'ai pas été en mesure d'effectuer ces analyses séparées par manque de temps au vu de la durée des analyses (environ 72 heures en moyenne) et de l'impossibilité de paralléliser trop d'analyses en même temps.

Les quatre jeux de données ont été analysés avec BEAST v.1.8.2 (Drummond & Rambaut, 2007), un programme de phylogénie utilisant l'inférence Bayésienne. Cette méthode de reconstruction est celle qui permet de comparer directement les résultats avec ceux des études originelles : M07 avait été analysé en inférence Bayésienne avec le programme MrBayes ; B13 et N13 avaient été analysés en maximum de vraisemblance avec RaxML, mais dans les deux cas, une estimation des temps de divergence avait été produite avec BEAST, obtenant une topologie identique (Miya *et al.*, 2007; Betancur-R. *et al.*, 2013; Near *et al.*, 2013). En outre, les jeux de données destinés à être analysés par BEAST peuvent être formatés à l'aide du programme BEAUti v.1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012), rendant intuitive et simple la préparation des fichiers et permettant de revoir et modifier en un coup d'œil l'ensemble des paramètres de l'analyse.

BEAST est couramment utilisé pour estimer les temps de divergence entre les taxons et les paramètres à spécifier avant l'analyse incluent les modèles d'horloge moléculaire. J'ai tenu compte de ces paramètres pour ne pas fausser la reconstruction phylogénétique, mais n'ai pas inclus d'âge minimaux pour les clades car :

- cela aurait encore augmenté le temps de calcul ;
- les marqueurs utilisés peuvent ne pas être adaptés pour estimer les temps de divergence – c'est notamment le cas pour les marqueurs mitochondriaux (Dornburg *et al.*, 2014).

Je n'ai donc pas tenu compte de l'estimation des temps de divergence (faussés sans la spécification d'âges minimaux) pour cette étude.

Les quatre jeux de données ont été partitionnés gène par gène pour préciser l'estimation des paramètres. Les trois positions de codons ont été également séparées (sauf pour l'intron non-codant HOXC6A). Le modèle de substitution le plus approprié a été estimé avec jModelTest2, et le modèle GTR+I+ Γ a été utilisé pour toutes les partitions. Le modèle d'horloge moléculaire utilisé était le log-normal non-corrélé, ou UCLN (Drummond *et al.*,

2006). Le modèle de spéciation choisi était "*speciation birth-death with incomplete sampling*", en raison de l'échelle phylogénétique de l'étude (plus de spéciations que de coalescences) et de l'incomplétude du jeu de données due à l'échantillonnage et aux extinctions (Stadler, 2010). La longueur des chaînes de Markov-Monte Carlo (MCMC) a été définie à 20 millions, avec un échantillonnage tous les 10 000 arbres.

Les analyses ont été effectuées sur les serveurs dédiés aux analyses phylogénétiques Cipres (<https://www.phylo.org/>), en lançant quatre répliquats de chaque analyse en parallèle (ce qui permet de réduire le temps de calcul). Les fichiers de sortie ont été analysés avec TRACER v.1.6 (Drummond *et al.*, 2012), un programme inclus dans le package de BEAST, qui permet de vérifier la solidité des analyses produites : visualisation (et élimination) du "*burn-in*", calcul des tailles effectives d'échantillons (ESS) pour chaque paramètre (si elles sont supérieures à 200, les paramètres ne sont pas corrélés entre eux) et convergence des paramètres estimés entre les quatre répliquats. Les quatre répliquats étaient toujours convergents (sauf pour un des répliquats de l'analyse du jeu de données mitochondrial) et leurs paramètres de sortie ont pu être combinés (une fois les *burn-in* éliminés) avec LogCombiner v.1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012). Les ESS étaient largement supérieures à 200 pour tous les paramètres une fois les répliquats combinés. Ensuite, avec TreeAnnotator v.1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012), les fichiers de sortie combinés pour chaque analyse ont été résumés, l'arbre optimal a été extrait et les valeurs de probabilités postérieures pour tous les clades ont été calculées.

Taxonomie		Mito.	ENC1	FICD*	Glyt	HOXC6A*	KIAA1239	MYH6	PANX2	PLAGL2	PTR	RAG1	Rhodo*	RIPK4	SH3PX3	SIDKEY*	SREB2	SVEP1*	TBR1	VCPIP*	ZIC1
Clupeiformes	<i>Alosa pseudoharengus</i>	MF	B13					B13		B13	B13	B13			B13		B13				B13
Gonorynchiformes	<i>Chanos chanos</i>	MF	B13	B13	B13		B13	B13	B13	B13	B13	B13	B13		B13		B13		B13		B13
Gonorynchiformes	<i>Gonorynchus grevi</i>	MF	N13		B13			N13		N13	B13	B13	B13		B13				B13		N13
Cypriniformes	<i>Danio rerio</i>	MF	B13	B13		B13			B13	B13		B13		B13			B13		B13	B13	B13
Esociformes	<i>Esox</i> sp.	MF	N13		N13			N13		B13	B13	B13	B13		B13		B13		N13		B13
Esociformes	<i>Novumbra hubbsi</i>	MF	N13		B13			B13			B13	B13									
Salmoniformes	<i>Coregonus</i> sp.	M07			B13			B13		B13	B13	B13			B13		B13		B13		B13
Salmoniformes	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	M07	B13		B13		B13		B13	B13	B13	B13		B13	B13		B13	B13	B13		B13
Galaxiiformes	<i>Galaxias maculatus</i>	MF			B13							B13					B13		B13		B13
Osmeriformes	<i>Osmerus mordax</i>	MF	N13		B13			B13		B13		B13			B13		B13		B13		B13
Osmeriformes	<i>Plecoglossus altivelis</i>	MF	B13		B13										B13		B13				
Stomiiformes	<i>Chauliodus sloani</i>	M07	N13					N13	B13	N13	N13	B13	B13		N13				N13		N13
Stomiiformes	<i>Diplophos taenia</i>	M07	B13				B13	B13		B13		B13		B13					B13	B13	B13
Ateleopodiformes	<i>Ateleopus japonicus</i>	M07	N13		B13			B13		N13	B13	B13					N13				B13
Ateleopodiformes	<i>Ijimaia</i> sp.	M07	B13	B13	N13			B13		B13	N13	B13		B13			N13				N13
Aulopiformes	<i>Aulopus</i> sp.	M07	B13	B13				B13				B13	B13	B13							B13
Aulopiformes	<i>Chlorophthalmus agassizi</i>	M07	B13									B13	B13								
Aulopiformes	<i>Harpadon microchir</i>	M07	B13							B13		B13									B13
Aulopiformes	<i>Saurida undosquamis</i>	M07	B13					B13	B13			B13		B13							B13
Myctophiformes	<i>Diaphus</i> sp.	M07			N13					N13	N13	N13			N13						N13
Myctophiformes	<i>Myctophum</i> sp.	M07				B13	B13	B13						B13	B13	B13					
Myctophiformes	<i>Neoscopelus</i> sp.	M07	N13		B13	B13		B13		B13	B13	B13		B13	B13		B13	B13	B13	B13	B13
Myctophiformes	<i>Scopelogys tristis</i>	MF	N13		N13			B13			B13								B13		B13
Lampridiformes	<i>Lampris guttatus</i>	M07		B13	B13	B13				B13	B13	B13	B13	B13							N13
Lampridiformes	<i>Trachipterus trachipterus</i>	M07			N13			N13	B13	N13	B13	B13			N13						B13

4.3.4 Résultats et discussion

4.3.4.a Analyses des jeux de données nucléaires

L'analyse des deux jeux de données nucléaires (avec et sans les marqueurs à échantillonnage incomplet) a fourni deux topologies identiques, mais avec des probabilités postérieures plus faibles avec le jeu de données partiel. Cela rejoint le résultat d'études précédentes qui ont suggéré que les données manquantes n'affectent que peu la topologie, du moment que suffisamment de sites informatifs sont représentés par ailleurs (Wiens, 2003, 2006; Wiens & Moen, 2008; Lemmon *et al.*, 2009). Ainsi, il ne m'a pas semblé nécessaire de produire une analyse combinée mitochondrial-nucléaire partiel.

De façon surprenante, les résultats de l'analyse de ce jeu de données (Fig. 4.3.1) diffèrent des résultats issus des deux jeux de données d'origine, N13 et B13. La monophylie des acanthomorphes est retrouvée et les Lampridiformes sont le groupe-frère des Euacanthomorpha, alors qu'avec N13, ils étaient le groupe-frère des Euacanthopterygii et qu'avec B13, ils étaient le groupe-frère des Paracanthomorpha. De plus, les clades Acanthomorpha et Euacanthomorpha jouissent de probabilités postérieures élevées (à comparer avec les indices de soutien relativement bas pour la position des Lampridiformes dans les études publiées).

Les Polymixiiformes sont le groupe-frère des Paracanthomorpha, s'opposant à la topologie soutenue par B13 (où ils sont le groupe-frère des Euacanthopterygii) et N13 (où ils sont le groupe-frère des Percopsiformes et placés à l'extérieur de l'ensemble des autres acanthomorphes). Le clade constitué des Zeiformes, Gadiformes et de *Stylephorus* est retrouvé, comme avec N13 et B13. C'est aussi le cas des Euacanthopterygii et des Percomorpha, avec les Ophidiiformes et les Batrachoidiformes qui émergent en premier. Les Beryciformes ne sont pas monophylétiques, ce qui contredit N13. Les Holocentridae sont groupe-frère des Percomorpha, comme avec B13, mais le reste des Beryciformes est également paraphylétique, avec un clade Berycidae + "Stephanoberyciformes" et un clade incluant les Trachichthyidae et d'autres familles – ce qui contredit B13. La phylogénie des percomorphes est congruente avec celle obtenue par B13 et N13 : les mêmes grands clades sont retrouvés, dont les Ophidiiformes et les Batrachoidiformes.

Les différences entre les topologies de N13, B13 et de la combinaison partielle des deux analysée ici pourraient s'expliquer par :

- l'échantillonnage taxonomique différent des trois études (il est notamment beaucoup plus restreint dans la présente analyse) ;

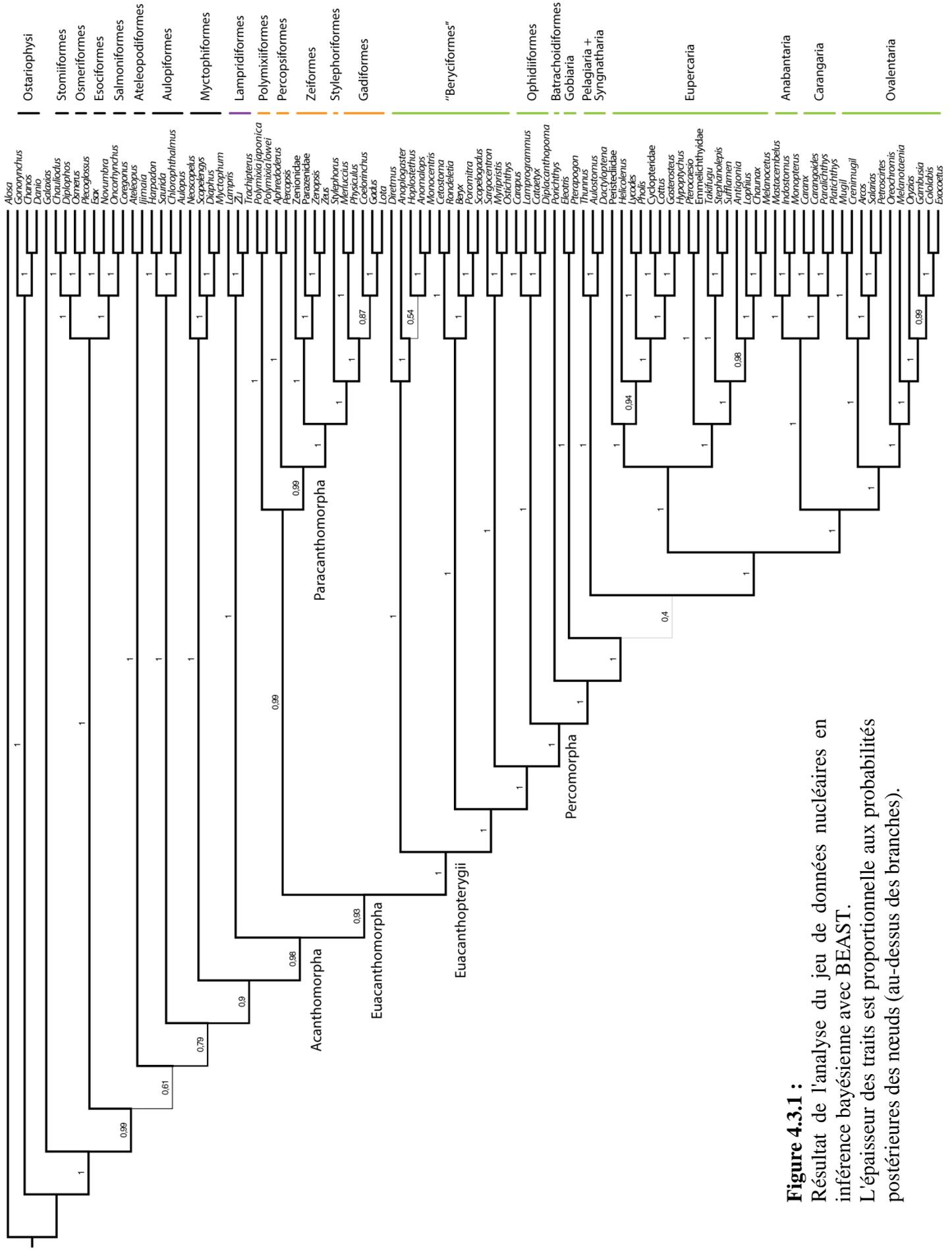


Figure 4.3.1 :
 Résultat de l'analyse du jeu de données nucléaires en inférence bayésienne avec BEAST.
 L'épaisseur des traits est proportionnelle aux probabilités postérieures des nœuds (au-dessus des branches).

- l'alignement, différent également – puisque le présent jeu de données est une combinaison de séquences issues de N13 et B13 elles ont du être réalignées ;
- la réduction de la proportion de données manquantes : il est possible que ces dernières ne biaisent les résultats de l'analyse de B13 et N13. En effet, il y a proportionnellement moins de données manquantes dans le présent jeu de données et sa topologie est plus congruente avec la morphologie. Cependant, le fait que le présent jeu de données complet (qui contient plus de données manquantes) et le jeu de données partiel (qui en contient moins) soutiennent la même topologie relativise cette hypothèse ;
- le peu d'information contenue dans ces marqueurs à cette échelle. En effet, tous les marqueurs ne contiennent pas la même quantité de sites informatifs pour une échelle donnée (Philippe *et al.*, 2011). Si les marqueurs utilisés par B13 et N13 évoluent trop rapidement, toute information phylogénétique sera perdue à grande échelle, rendant les topologies instables. A l'inverse, s'ils évoluent trop lentement, il est possible que trop peu de sites soient informatifs à notre échelle d'intérêt, rendant l'échantillonnage plus sensible à différents artefacts (Roure *et al.*, 2013). Une analyse de saturation pour chaque marqueur, et des analyses séparées gène par gène pourraient aider à tester cette hypothèse.

4.3.4.b Analyse du jeu de données mitochondriales

La topologie retrouvée par l'analyse de ce jeu de données (Fig. 4.3.2) diffère de l'analyse des données nucléaires par :

- la monophylie des Beryciformes ;
- le clade Polymixiiformes-Percopsiformes ;
- les relations intra-percomorphes (notamment, la position des Batrachoidiformes).

Sur ces points, ces résultats reprennent la topologie retrouvée par M07. Il existe néanmoins une différence majeure entre mon analyse et l'analyse originale : la position des Lampridiformes. Ils sont ici le groupe-frère des Euacanthomorpha, rendant les acanthomorphes monophylétiques. En revanche, le clade Acanthomorpha est ici associé à une probabilité postérieure très basse (0,38).

Une seule autre analyse se basant uniquement sur des données mitochondriales a soutenu la monophylie des acanthomorphes (Broughton, 2010). Nos deux analyses suggèrent donc que la monophylie des acanthomorphes peut être retrouvée grâce aux données mitochondriales : l'utilisation de ce type de données n'est donc pas responsable à elle seule de

la non-monophylie parfois observée, ce qui suggère que d'autres facteurs plus subtils sont à l'œuvre.

Cette différence majeure entre nos résultats et ceux de l'équipe Miya pourrait être expliquée par plusieurs facteurs, tous hypothétiques à ce stade :

- une influence des marqueurs mitochondriaux utilisés. Mon analyse est la seule avec celle de Broughton (2010) à n'inclure que les marqueurs mitochondriaux codant pour des protéines. Or, ce sont également les deux seules analyses à retrouver la monophylie des acanthomorphes, tandis que les analyses combinées (marqueurs nucléaires et mitochondriaux) qui ne l'ont pas retrouvée incluent toujours les ARN-r mitochondriaux non-codants 12S et/ou 16S (Chen *et al.*, 2003, 2014). Il est donc tentant d'émettre l'hypothèse que ces marqueurs sont responsables de la non-monophylie, d'autant plus que leur taux d'évolution est très élevé : ils pourraient ne pas être adaptés à la résolution phylogénétique de divergences trop anciennes (Mueller, 2006). Néanmoins, cette hypothèse ne tient pas car les premières analyses du mitogénome complet (Miya *et al.*, 2001, 2003; Simmons & Miya, 2004) n'incluaient pas non plus les ARN-r 12S et 16S (en raison des difficultés d'alignement) et retrouvaient pourtant une polyphylie des acanthomorphes. Les ARN-r 12S et 16S ne peuvent donc pas être considérés comme directement responsables de cette topologie. En revanche, toutes les analyses mitogénomiques de l'équipe Miya incluent les ARN de transfert mitochondriaux (ARN-t), qui manquent également dans mon analyse et celle de Broughton. Ces 22 marqueurs pourraient donc être responsables. Tout comme les ARN-r 12S et 16S, ils ont un taux d'évolution élevé (Mueller, 2006) ; de plus ils ont connu des réarrangements importants au sein du mitogénome des Myctophidae au moins (Poulsen *et al.*, 2013), qui pourraient s'accompagner de changements rapides de leurs séquences. Si les ARN-t mitochondriaux sont responsables de la non-monophylie des acanthomorphes, il resterait à expliquer pourquoi les analyses de Chen *et al.*, (2003, 2014) ne la retrouvent pas alors qu'elles n'incluent pas ces marqueurs. De plus, la petite taille des séquences d'ARN-t incluses dans les analyses mitogénomiques (moins de 1000 paires de bases, les régions à alignement ambigu étant exclues) rend improbable (mais néanmoins pas impossible) qu'ils puissent influencer à eux tout seuls l'ensemble de l'échantillonnage. Là encore, il serait nécessaire d'analyser le même jeu de données avec et sans ces différents marqueurs pour déterminer précisément leur rôle sur la topologie.

- une influence de la stratégie de codage : les troisièmes positions de codons évoluent plus rapidement que les premières et deuxièmes positions, principalement en raison de la dégénérescence du code génétique. A l'échelle des acanthomorphes, elles deviennent saturées, ce qui veut dire qu'il n'y a plus de relation entre la distance phylogénétique inter-taxons et la distance phénétique inter-séquences (Miya & Nishida, 2000; Miya *et al.*, 2003). La plupart des études analysant le mitogénome ont donc ignoré ces troisièmes positions (Miya *et al.*, 2001, 2003, 2005; Simmons & Miya, 2004; Broughton, 2010), ont traduit les gènes codants en protéines – supprimant de fait les 3èmes positions (Poulsen *et al.*, 2013) – ou les ont codé en "RY-coding", les A/T et C/G étant codés de la même façon (Miya *et al.*, 2007). L'influence du codage des troisièmes positions de codons sur la monophylie des acanthomorphes a été mise en évidence par Chen *et al.* (2014) : dans leur étude, quand les troisièmes positions sont incluses, la monophylie est retrouvée ; ce n'est pas le cas avec le RY-coding. Or, dans ma réanalyse, j'ai également inclus les troisièmes positions telles quelles et retrouvé la monophylie des acanthomorphes.
- une influence des méthodes d'analyse : dans son travail sur les mitogénomes, Broughton (2010) a montré que la méthode d'analyse pouvait avoir une influence au moins locale. Dans son analyse en maximum de vraisemblance, les Percopsiformes sont le groupe-frère des Gadiformes-Zeiformes tandis qu'avec l'inférence Bayésienne ils sont le groupe-frère des Polymixiiformes (comme dans mon analyse). Cette hypothèse est cependant peu probable dans ce cas précis, puisque mon jeu de données et M07 ont tous deux été analysés en inférence Bayésienne (quoiqu'en utilisant des programmes différents).
- une influence de l'échantillonnage : la couverture taxonomique de l'échantillonnage est différente entre les analyses. Le présent jeu de données et celui de Broughton (2010) contiennent beaucoup d'extra-groupes couvrant l'ensemble des Euteleostei, ce qui n'est pas le cas dans les jeux de données de Miya *et al.* (2001, 2003, 2005).

La couverture taxonomique peut jouer un rôle, notamment au niveau de la longueur des branches. Or, les longues branches des Lampridiformes et des Myctophiformes ont été évoquées par Poulsen *et al.* (2013) comme une cause possible expliquant la variabilité de la position de ces deux clades. La longue branche des Myctophiformes sera difficilement réduite car la première dichotomie au sein du clade, entre les Neoscopelidae et les Myctophidae (Stiassny, 1996; Poulsen *et al.*, 2013; Denton, 2014) est toujours représentée dans les jeux de données mitochondriaux. En revanche,

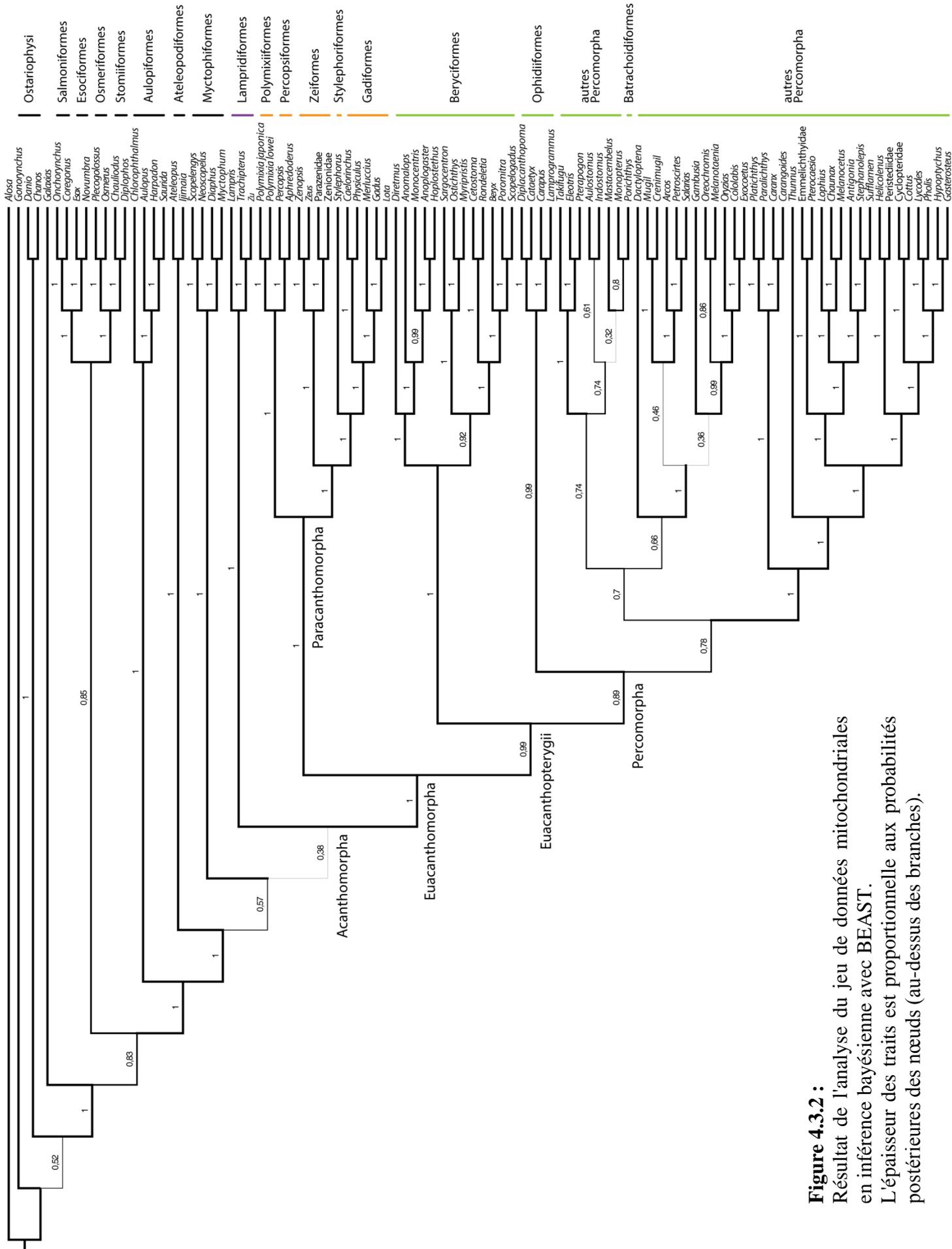


Figure 4.3.2: Résultat de l'analyse du jeu de données mitochondriales en inférence bayésienne avec BEAST. L'épaisseur des traits est proportionnelle aux probabilités postérieures des nœuds (au-dessus des branches).

la première dichotomie des Lampridiformes semble séparer les Veliferidae des autres membres du groupe (Olney *et al.*, 1993; Wiley *et al.*, 1998), mais aucun membre de la famille n'a jamais été inclus dans une analyse de marqueurs mitochondriaux. Il serait donc possible de réduire la longue branche des Lampridiformes en incluant un représentant des Veliferidae. Ce n'est néanmoins pas ce facteur seul qui a joué ici, puisque mon jeu de données n'incluait pas non plus de représentant des Veliferidae.

4.3.4.c Analyse du jeu de données combinées

Pour les nœuds profonds, la topologie issue de l'analyse de ce jeu de données (Fig. 4.3.3) est quasiment identique à celle issue de l'analyse des données mitochondriales, à ceci près que la monophylie des acanthomorphes jouit de probabilités postérieures plus élevées et le clade Polymixiiformes-Percopsiformes de probabilités plus faibles – un possible signe de l'influence des marqueurs nucléaires. Ce sont néanmoins les marqueurs mitochondriaux qui semblent structurer la topologie à la base de l'arbre des acanthomorphes (les relations intra-percomorphes, en revanche, semblent majoritairement structurées par les marqueurs nucléaires). Cette influence prépondérante des données mitochondriales s'observe alors même que la séquence concaténée comporte plus de sites nucléaires (16947) que mitochondriaux (11135). Elle peut s'expliquer par les phénomènes suivants :

- l'interaction entre des marqueurs nucléaires indépendants, qui peuvent soutenir des topologies différentes, pourrait réduire le signal global provenant de l'ensemble de ces marqueurs. D'un autre côté, les gènes mitochondriaux codants interviennent tous dans la même fonction biologique (la chaîne respiratoire), évoluent largement ensemble et sont aussi possiblement porteurs d'un signal commun en raison de leur transmission haploïde.
- à l'échelle de notre échantillonnage, les marqueurs mitochondriaux comportent moins de sites informatifs (6787, contre 7017 pour l'ensemble des marqueurs nucléaires), mais ils représentent une proportion plus importante de l'ensemble des sites (61 %, contre 41 % pour les marqueurs nucléaires). Le jeu de données mitochondriales contient donc peut-être plus d'information influençant la résolution de la phylogénie à cette échelle. Le nombre absolu de sites informatifs ne reflète néanmoins pas directement l'informativité des données : les sites en question peuvent être saturés rapidement quand la divergence entre les taxons augmente et ne plus apporter d'information à grande échelle.

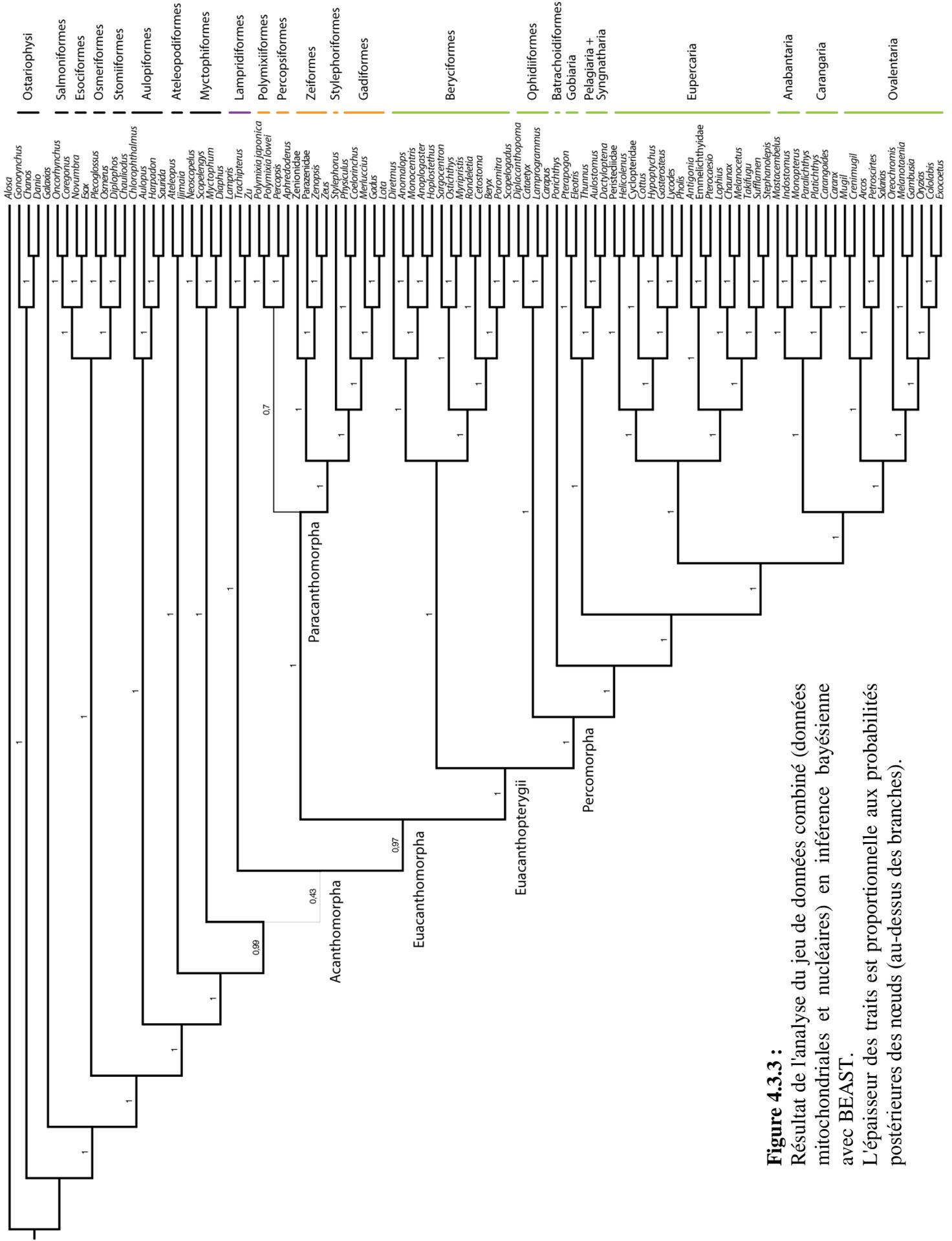


Figure 4.3.3 :
 Résultat de l'analyse du jeu de données combiné (données mitochondriales et nucléaires) en inférence bayésienne avec BEAST.
 L'épaisseur des traits est proportionnelle aux probabilités postérieures des nœuds (au-dessus des branches).

4.3.4.d Apport de ces analyses

Les analyses séparées des jeux de données mitochondriaux et nucléaires soutiennent des topologies remarquablement congruentes. De nombreux clades, à commencer par les acanthomorphes, sont répétés ce qui donne des arguments complémentaires pour considérer leur monophylie comme fiable.

Plus intéressant – et inattendu – ces analyses ont livré des résultats qui différaient parfois sensiblement des résultats originaux. Cela met en évidence une instabilité des topologies soutenues par l'ensemble de ces marqueurs, profondément remises en cause en modifiant l'échantillonnage ou en baissant la quantité de données manquantes. L'analyse combinée a montré que le signal phylogénétique des marqueurs mitochondriaux l'emporte pour ce jeu de données.

Ces analyses ont donc permis de pointer des sources potentielles de biais dans la reconstruction de la phylogénie profonde des acanthomorphes. La quantité croissante de taxons et de marqueurs analysés ne doit pas dissuader les systématiciens de continuer à prêter attention à ces multiples biais, au risque de ne plus pouvoir démêler les résultats issus d'un signal historique de ceux issus d'un signal contradictoire.

Mes analyses ont néanmoins leurs limites. Des analyses séparées, gène par gène auraient du être effectuées pour discuter plus finement des phénomènes à l'œuvre. Cela n'a pas été possible par manque de temps et de ressources de calcul. Le petit nombre de taxons communs à tous les jeux de données rend l'échantillonnage taxonomique de mes analyses assez restreint, ce qui peut également avoir biaisé les résultats (Pollock *et al.*, 2002; Zwickl & Hillis, 2002).

Chapitre 5

-

Synthèse des résultats des analyses des données morphologiques et moléculaires ; discussion

So long, and thanks for all the fish! –

Douglas Adams, *The Hitchhiker's Guide to the Galaxy, Book 4*, 1984

5.1 Approche de synthèse des résultats

L'analyse des jeux de données morphologiques couvrant à une échelle inédite la base des acanthomorphes actuels et fossiles (3.2, 3.3) et l'analyse de jeux de données moléculaires mettant en commun une grande partie des marqueurs disponibles (4.3) ont livré des résultats montrant une congruence remarquable sur de nombreux points. Ces clades, répétés d'une analyse à l'autre avec des jeux de données de natures différentes, disposent ainsi d'une fiabilité augmentée. Dans ce chapitre je fais la synthèse de mes différents résultats en tenant compte de ces clades répétés pour proposer une phylogénie de la base de l'arbre des acanthomorphes corroborée par l'ensemble des données.

En première approche, je discute donc des cas litigieux en fonction de leur répétition d'un jeu de données à l'autre. Pour aller plus loin, j'ai effectué une série d'analyses sous contrainte de mon jeu de données morphologiques, permettant d'évaluer les clades alternatifs *via* leur soutien potentiel par la morphologie.

Pour faciliter la lecture de cette synthèse, j'utiliserai des acronymes pour présenter les résultats issus de l'analyse de mes jeux de données. Pour la morphologie, je me baserai principalement sur mon second jeu de données, qui couvre l'ensemble des acanthomorphes (3.3) ; je l'appelle MORPHO par la suite (Fig. 3.3.4). Je désignerai les jeux de données moléculaires avec les acronymes suivants : NUC pour le jeu de données nucléaires complet (Fig. 4.3.1), MITOCH pour le jeu de données mitochondriales (Fig. 4.3.2) et COMBI pour le jeu de données combiné (Fig. 4.3.3). Je ne prends pas en compte dans la discussion le jeu de données nucléaires partiel qui soutient une topologie identique au jeu nucléaire complet, et j'écarte aussi le premier jeu de données morphologiques car il a été établi pour répondre à la question spécifique des relations des Lampridiformes.

5.1.1 Etude de la répétition des clades

Toutes les relations de parenté proposées par MORPHO sont retrouvés par au moins un des jeux de données moléculaires, à une exception près : la position de *Stylephorus*. Si on ignore cette exception, il n'y a pas d'incongruence majeure entre les résultats de MORPHO et de NUC.

Toutes les autres contradictions existant entre les données morphologiques et moléculaires se font donc entre MORPHO et MITOCH ou entre MORPHO et COMBI (qui inclut les marqueurs mitochondriaux et soutient une topologie très proche). Les hypothèses

topologiques contradictoires opposent donc deux "blocs" : MORPHO et NUC d'un côté, et MITOCH et COMBI de l'autre.

Pour déterminer lesquelles de ces hypothèses contradictoires sont les plus fiables, une première approche est de considérer leur répétition d'un jeu de données à l'autre. D'un côté, MORPHO et NUC sont totalement indépendants. Un clade soutenu par ces deux jeux de données a donc de fortes chances de refléter un signal historique. A l'inverse, COMBI inclut les marqueurs de MITOCH. Ils ne sont donc pas indépendants et les clades retrouvés dans ces deux analyses ne peuvent être considérés comme répétés.

5.1.2 Analyses sous contraintes du jeu de données morphologiques

5.1.2.a Méthodologie

L'objectif de ces analyses est d'évaluer à partir des données morphologiques le coût des clades trouvés uniquement avec les données moléculaires, afin de déterminer si un soutien de ces clades par la morphologie serait néanmoins raisonnable. Pour ces analyses, j'ai repris MORPHO, mon jeu de données morphologiques couvrant l'ensemble des "grands clades" de la base des acanthomorphes (3.3) et l'ai analysé sous l'effet de contraintes topologiques simulant les relations retrouvées par certains jeux de données moléculaires, mais pas par MORPHO.

Les contraintes permettaient de simuler les relations suivantes :

- le clade Polymixiiformes + Percopsiformes, retrouvé par MITOCH et COMBI ;
- le clade *Stylephorus* + Gadiformes, retrouvé par NUC, MITOCH et COMBI ;
- les Beryciformes monophylétiques, retrouvés par MITOCH et COMBI ;
- le clade Myctophiformes + Lampridiformes, qui n'est retrouvé par aucune de mes analyses mais qui est l'hypothèse la plus souvent retrouvée avec les jeux de données mitochondriaux (4.3.4.b).

Les analyses ont été effectuées sous PAUP 4.0 (Swofford, 2001), avec les mêmes paramètres que lors de l'analyse non-contrainte (algorithme heuristique, TBR, 20 réplicats). Les contraintes topologiques se présentent sous la forme d'arbres incluant la relation alternative, mais reprenant la topologie parcimonieuse pour le reste de l'arbre (Fig. 3.3.4). Les taxons fossiles ne sont pas inclus dans les jeux de données moléculaires : leur position n'a pas donc pas été spécifiée dans les topologies contraintes ; et ces dernières ont été chargées en tant que "*backbone constraints*", laissant la liberté aux fossiles de se placer n'importe où dans l'arbre selon la parcimonie.

5.1.2.b Résultats

Les résultats de mes analyses contraintes sont présentés en Figure 5.1.1. Les longueurs des arbres ainsi que les indices associés sont présentés dans le Tableau 5.1.1.

L'analyse sous la contrainte "Myctophiformes + Lampridiformes" a livré quatre arbres équiparcimonieux. Leur nombre de pas est beaucoup plus élevé que sans les contraintes, avec 199 pas contre 193. C'est également ces arbres qui ont les indices les plus bas (Tableau 5.1.1). Le consensus strict présente des polytomies en raison de la variabilité de la position des fossiles †*Ctenothrissa* et †*Pycnosteroides* (Fig. 5.1.1A). Le clade Myctophiformes + Lampridiformes est soutenu par une seule synapomorphie, dont l'optimisation est ambiguë dans deux des quatre arbres.

L'analyse sous la contrainte "Polymixiiformes + Percopsiformes" a livré deux arbres équiparcimonieux, avec une longueur de 197 pas. Le consensus strict (Fig. 5.1.1B) regroupe †*Pycnosteroides* avec les Lampridiformes (comme avec mon premier jeu de données morphologiques, dédié à la résolution des relations de parenté des Lampridiformes), †*Omosomopsis* avec *Polymixia*, et †*Sphenocephalus* au sein du clade Percopsiformes + Polymixiiformes. Ce dernier clade est soutenu par deux à quatre synapomorphies selon la stratégie d'optimisation.

L'analyse sous la contrainte "*Stylephorus* + Gadiformes" et l'analyse sous la contrainte "Beryciformes monophylétiques" ont livré chacune un seul arbre, qui ne diffère de la topologie initiale qu'au niveau du nœud contraint. Avec les deux analyses, l'arbre est légèrement plus long que le non-contraint (195 pas au lieu de 193) et présente des indices légèrement plus faibles (Tableau 5.1.1). Le clade *Stylephorus* + Gadiformes est soutenu par deux à cinq synapomorphies selon la stratégie d'optimisation. Le clade Beryciformes est soutenu par une seule synapomorphie.

Contrainte	Nombre d'arbres	Nombre de pas	Indice de cohérence (CI)	Indice de rétention (RI)
Pas de contrainte	1	193	0,420	0,689
Mycto. + Lampri.	4	199	0,407	0,672
Poly. + Percops.	2	197	0,411	0,678
<i>Stylephorus</i> + Gadi.	1	195	0,415	0,683
Beryciformes	1	195	0,415	0,683

Tableau 5.1.1 : Longueur et indices des arbres obtenus par les analyses contraintes du jeu de données MORPHO.

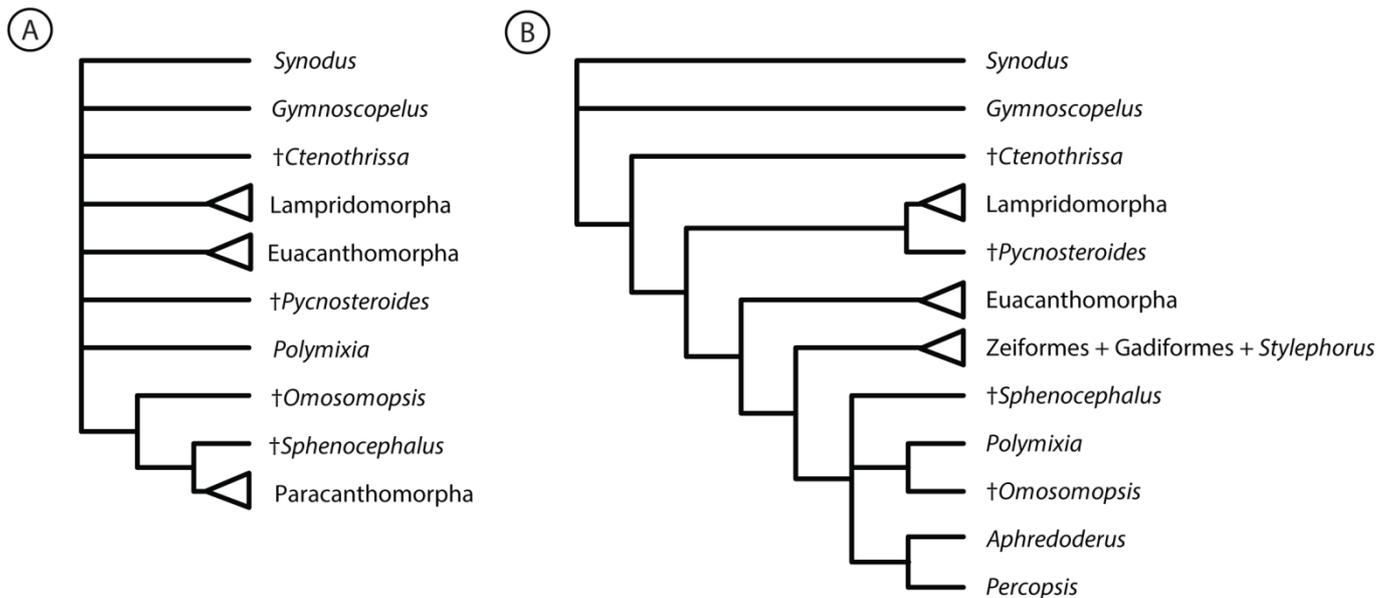


Figure 5.1.1 : Topologies obtenues par les analyses contraintes du jeu de données MORPHO. A = contrainte "Myctophiformes + Lampridiformes", consensus strict des quatre arbres équiparcimonieux ; B = contrainte "Polymixiiformes + Percopsiformes", consensus strict des deux arbres équiparcimonieux. Nb: les topologies obtenues sous les contraintes "Stylephorus + Gadiformes" et "Beryciformes monophylétiques" ne diffèrent de la topologie non-contrainte (Fig. 3.3.4) qu'au niveau du nœud concerné et ne sont donc pas figurées.

5.2 Synthèse et discussion des résultats

Dans cette partie, je traiterai tout d'abord les relations de parenté répétées entre tous mes jeux de données, et que je considère donc comme fiables. Puis, je m'intéresserai aux cas conflictuels.

5.2.1 Relations répétées

5.2.1.a Monophylie des acanthomorphes

Le clade Acanthomorpha est retrouvé par le jeu de données MORPHO et soutenu par sept synapomorphies à optimisation non-ambiguë. Ce jeu de données soutient donc la monophylie des acanthomorphes sans équivoque.

Mes analyses moléculaires soutiennent également la monophylie des acanthomorphes, y compris MITOCH, ce qui est en contradiction avec la plupart des résultats issus des données mitochondriales (Miya *et al.*, 2001, 2003, 2005; Poulsen *et al.*, 2013) et avec ceux-là

uniquement. Les raisons de cette contradiction sont complexes à démêler, ce qui nécessitera des analyses comparées des jeux de données originaux. Le clade bénéficie d'une probabilité postérieure élevée avec NUC, mais très basse avec MITOCH et COMBI.

Dans deux des arbres de mon analyse contrainte (Fig. 5.1.1), le clade Myctophiformes-Lampridiformes (communément retrouvé en cas de non-monophylie des acanthomorphes) a une branche de longueur nulle : il n'est soutenu par aucun caractère à optimisation non-ambiguë. Dans les deux autres arbres, un unique caractère soutient ce clade : l'hypurostégie des rayons de la nageoire caudale (48¹).

5.2.1.b Position des Lampridiformes

A l'instar des précédentes études morphologiques, MORPHO soutient la monophylie des Euacanthomorpha, dont les Lampridiformes sont le groupe-frère, avec deux synapomorphies. Ce clade est également retrouvé avec MITOCH, comme chez Broughton (2010), avec COMBI, et avec NUC, en contradiction avec les deux études originales dont ce jeu de données est issu : les Lampridiformes sont alors soit le groupe-frère des Euacanthopterygii (Near *et al.*, 2013), soit des Paracanthomorpha (Betancur-R. *et al.*, 2013). Là encore, les raisons de cette contradiction entre les analyses publiées et mes propres analyses du même type de données (alignements différents, échantillonnage différent, méthodes de reconstruction différentes...) devront être démêlées ultérieurement. En outre, la topologie alternative avec les Lampridiformes groupe-frère des Paracanthomorpha est retrouvée avec mon autre jeu de données morphologique si les fossiles ne sont pas inclus, ce que j'ai interprété comme une reconstruction biaisée par la grande quantité d'homoplasie caractéristique de ces deux taxons (3.2). De fait, l'inclusion des fossiles dans ce même jeu de données permet de retrouver la monophylie des Euacanthomorpha.

Ainsi, la répétition du clade Euacanthomorpha par mes jeux de données indépendants plaide pour sa probable monophylie, avec les Lampridiformes comme groupe-frère.

5.2.1.c Clade Polymixiiformes + Paracanthomorpha

Si l'on se réfère aux données publiées (qu'elles soient morphologiques ou moléculaires), la position des Polymixiiformes est, avec celle des Lampridiformes, l'une des plus instables à la base des acanthomorphes. Pourtant, tous mes jeux de données les retrouvent au sein d'un clade avec les Percopsiformes, Gadiformes et Zeiformes (autrement dit, les Paracanthomorpha). Comme pour les Lampridiformes, mes analyses moléculaires soutiennent ici une position différente de celles obtenues antérieurement avec ces types de données,

mitochondriales et nucléaires (ce qui sera là encore démêlé par des analyses complémentaires des jeux de données publiées et ceux constitués dans la thèse). Quatre synapomorphies et des probabilités postérieures très élevées soutiennent ce clade Polymixiiformes + Paracanthomorpha, qui regroupe également certains fossiles énigmatiques tels que †*Pycnoasteroides*, †*Omosomopsis* et †*Sphenocephalus*.

5.2.1.d Clade Gadiformes + Zeiformes + Stylephorus

Que ce soit ceux publiés ou ceux de la thèse, tous les jeux de données moléculaires ayant inclus des représentants de ces trois taxons ont retrouvé un clade Gadiformes + Zeiformes + *Stylephorus*. Ce clade est également retrouvé pour la première fois ici par une analyse de données morphologiques. Cette relation est même l'une des plus robustes de mes jeux de données, étant soutenue par au moins neuf synapomorphies et présentant des indices de Bremer plus élevés que la moyenne avec MORPHO, ainsi qu'une probabilité postérieure de 1 avec tous les jeux de données moléculaires. Elle bénéficie donc simultanément de bons soutiens internes à chaque jeu de données et d'une répétabilité d'un jeu de données à l'autre.

5.2.1.e *Euacanthopterygii* et *Percomorpha*

La monophylie des *Euacanthopterygii* est l'une des rares à ne pas avoir été remise en doute, ni par les données morphologiques, ni par les données moléculaires. Je la retrouve également avec mes tous mes jeux de données, soutenu par cinq synapomorphies morphologiques et des probabilités postérieures maximales avec les données moléculaires.

L'inclusion des Ophidiiformes et des Batrachoidiformes dans le clade *Percomorpha* fait consensus d'une étude moléculaire à l'autre, les miennes comprises (sa probabilité postérieure est néanmoins relativement faible avec MITOCH). Je retrouve également ce clade avec mes données morphologiques, soutenu par huit synapomorphies. Les relations intra-*Percomorpha* retrouvées par NUC et COMBI sont congruentes avec celles des publications originales (Betancur-R. *et al.*, 2013; Near *et al.*, 2013) et d'autres utilisant des marqueurs différents (Dettaï & Lecointre, 2005; Li *et al.*, 2009). Ces relations diffèrent cependant de celles obtenues avec MITOCH : quatre des sept grands clades sont alors retrouvés, mais les Batrachoidiformes se nichent au sein des Anabantaria, ce qui contredit NUC, COMBI et la plupart des résultats antérieurs. Cette zone de l'arbre contient cependant des clades présentant des probabilités postérieures faibles avec MITOCH. Les données morphologiques ne présentent pas l'échantillonnage taxonomique nécessaire pour permettre une discussion des relations intra-*Percomorpha* – ce n'était de toute façon pas l'objectif de ce travail.

5.2.2 Cas de conflits entre les jeux de données

5.2.2.a Affinités des Polymixiiformes et Percopsiformes

Si le clade regroupant Polymixiiformes, Percopsiformes et Gadiformes + Zeiformes est répété, les relations entre ces taxons sont différentes selon le type de données utilisées.

Les Percopsiformes sont regroupés avec les Gadiformes + Zeiformes avec les données morphologiques (huit synapomorphies) et avec NUC (probabilité postérieure de 0,99). Cette hypothèse est donc répétée. Avec MITOCH et COMBI, les Percopsiformes forment un clade avec les Polymixiiformes. La probabilité postérieure de ce clade est relativement faible dans les résultats de COMBI. De plus, Broughton (2010) a montré que la position des Percopsiformes changeait selon la méthode d'analyse employée, avec un jeu de données très proche de MITOCH. Le soutien du clade Polymixiiformes + Percopsiformes par les données mitochondriales semble donc relativement faible.

Dans l'analyse contraignant sa monophylie (Fig. 5.1.1B), quatre caractères (le premier et le troisième ont une optimisation ambiguë) soutiennent le clade incluant Polymixiiformes et Percopsiformes : la présence de 18 rayons principaux dans la nageoire caudale (49¹), la perte du contact entre les ceintures pectorales et pelviennes (56⁰), la séparation des ailes médianes de la ceinture pelvienne (59⁰) et le chevauchement des processus médians de cette ceinture (60¹). Ce grand nombre de caractères potentiels suggère que l'analyse du jeu de données morphologiques non contraint ne contredit pas fortement ce clade.

Dans cette zone de l'arbre, les fossiles de mon échantillonnage se situent à des positions-clés, en montrant des combinaisons de caractères intermédiaires entre celles de *Polymixia* et des paracanthomorphes. Or, la position d'†*Omosomopsis* suggère que certains "Polymixiiformes" du Crétacé pourraient en fait ne pas être étroitement apparentés à *Polymixia*. L'inclusion dans la phylogénie de ces fossiles, ainsi que des Percopsiformes du Paléogène (Murray & Wilson, 1999) pourrait apporter de nouvelles informations sur la position relative de ces taxons actuels et renforcer ou infirmer l'hypothèse aujourd'hui la plus probable.

5.2.2.b Position de *Stylephorus*

Stylephorus, depuis qu'il a été inclus dans des jeux de données moléculaires (Miya *et al.*, 2007), a toujours été regroupé avec les Gadiformes. L'analyse de tous mes jeux de données moléculaires soutient cette relation, avec des probabilités postérieures maximales. En

revanche, MORPHO soutient un regroupement de *Stylephorus* avec les Zeiformes, avec quatre synapomorphies.

Si le clade *Stylephorus* + Gadiformes est contraint, il est soutenu par cinq synapomorphies. Seulement deux ont une optimisation non-ambiguë : il s'agit de la perte des épines dorsales (30⁰) et anales (39⁰). Néanmoins, ces synapomorphies ne tiendraient probablement pas avec un jeu de données plus complet : en effet certains Gadiformes ont conservé des épines sur les nageoires impaires, comme les Macrouridae (grenadiers) par exemple. En revanche, certains caractères partagés entre les Zeiformes et *Stylephorus* leurs sont exclusifs, comme la réduction du métaptérygoïde et sa perte de contact avec le carré.

Si sa position au sein des Paracanthomorpha est maintenant corroborée par toutes les données disponibles, le résultat de mon analyse morphologique jette le doute sur l'identité du groupe-frère de *Stylephorus*. Un échantillonnage plus conséquent de Gadiformes et de Zeiformes, tenant compte de la diversité anatomique de ces deux clades, pourrait permettre de trancher entre les deux hypothèses grâce à la morphologie. Une révision complète de l'anatomie de *Stylephorus* pourrait également apporter de nouveaux caractères informatifs.

5.2.2.c Monophylie des Beryciformes

La paraphylie des Beryciformes (et l'existence d'un clade Holocentridae – Percomorpha) est soutenue par MORPHO (trois synapomorphies pour ce clade) et NUC. Ce dernier jeu de données suggère également que les Beryciformes sont triphylétiques. Cette hypothèse ne peut pas être testée avec mon jeu de données morphologiques, qui n'inclut aucun représentant du troisième clade (Berycidae + "Stephanoberyciformes"). D'un autre côté, MITOCH et COMBI soutiennent la monophylie des Beryciformes.

Quand sa monophylie est contrainte, une seule synapomorphie soutient le clade Beryciformes : la présence d'un antorbital (6⁰), impliquant une perte, puis une réacquisition de cette structure présente primitivement chez les téléostéens. Johnson & Patterson (1993) ont proposé une synapomorphie supplémentaire pour les Beryciformes : la présence d'un "organe de Jakubowski", un arrangement particulier des nerfs et canaux dermiques à l'avant du crâne. Néanmoins, ce caractère n'est pas présent chez les "Stephanoberyciformes" de Johnson & Patterson (1993). Plaqué sur mes topologies, il serait soit apparu au moins deux fois séparément, soit acquis chez les Beryciformes puis perdu au moins une fois chez les "Stephanoberyciformes". Il ne permet donc pas de trancher en faveur de la monophylie de l'ordre tant que les "Stephanoberyciformes" sont inclus dans les Beryciformes tel que suggéré

par toutes les analyses moléculaires et par certaines analyses de données anatomiques (Moore, 1993).

Pour avancer sur le statut des Beryciformes, une analyse de leur phylogénie sur la base de caractères morphologiques, incluant des taxons supplémentaires dont des "Stephanoberyciformes" et des fossiles de Beryciformes du Crétacé est nécessaire.

Ainsi, dans les trois cas de conflit entre les topologies obtenues avec mes différents jeux de données, même si à chaque fois une hypothèse est répétée et pas l'autre, les données à ma disposition ne permettent pas d'en favoriser une raisonnablement. Dans chacun des cas, et suivant l'expérience développée dans le cadre de ma thèse, la mise en place de jeux de données morphologiques et moléculaires dédiés, avec un échantillonnage taxonomique ciblé, pourra seul permettre de répondre efficacement à ces questions.

5.3 Proposition de phylogénie synthétique des acanthomorphes

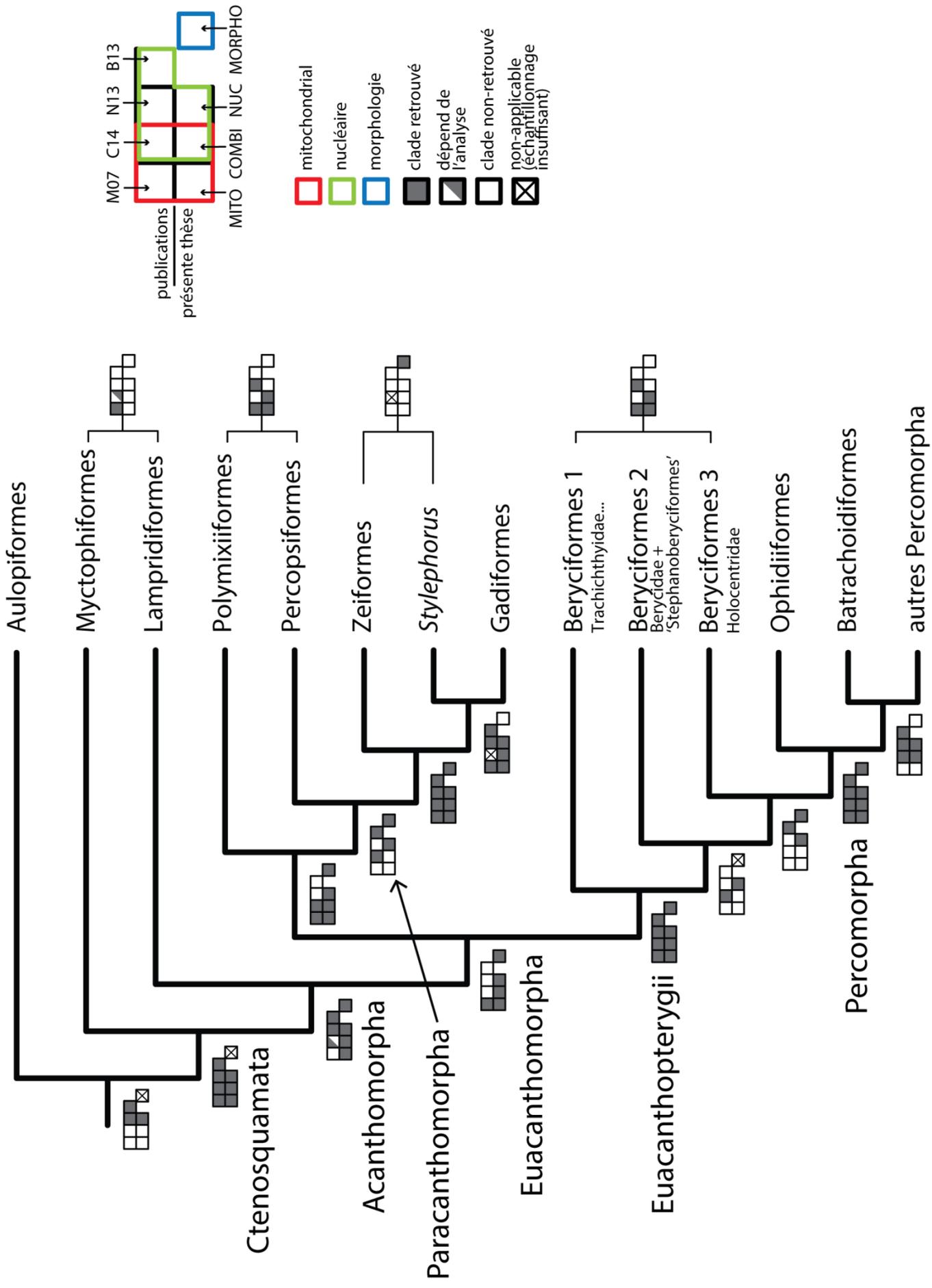
Les résultats de notre analyse MORPHO et des analyses moléculaires MITOCH, NUC et COMBI sont congruents pour la plupart des clades de la base des acanthomorphes. La Figure 5.3.1 résume une proposition de phylogénie synthétique des acanthomorphes, incluant les clades répétés d'un jeu de données à l'autre.

La monophylie du groupe, ainsi que ses deux premières dichotomies sont toujours retrouvés. Ainsi, mes travaux ont permis d'identifier trois clades majeurs qui émergent en premier dans la phylogénie des acanthomorphes : les Lampridomorpha (constitués uniquement des Lampridiformes dans l'actuel), les Paracanthomorpha + Polymixiiformes et les Euacanthopterygii. Outre ces grands clades répétés, mes analyses s'accordent également sur la monophylie des Gadiformes + Zeiformes + *Stylephorus* et sur celle des Percomorpha (incluant les Ophidiiformes et les Batrachoidiformes). D'anciens clades proposés par différents auteurs sur la base des données morphologiques (Fig. 1.2.4; Patterson & Rosen, 1989; Johnson & Patterson, 1993) sont en revanche rejetés par toutes mes analyses : les Paracanthopterygii (répartis entre les Paracanthomorpha et les Percomorpha) et les Acanthopterygii (les Zeiformes sont groupés dans les Paracanthomorpha). *Polymixia* est groupé avec les Paracanthomorpha, rendant les Holacanthopterygii de Johnson & Patterson (1993) synonymes des Euacanthomorpha. Certaines relations proposées par différentes analyses de données moléculaires publiées sont également rejetées par toutes mes analyses : les clades Myctophiformes + Lampridiformes (Miya *et al.*, 2001, 2003, 2005, 2007; Poulsen *et al.*, 2013), Lampridiformes + Paracanthomorpha (Betancur-R. *et al.*, 2013, 2014; Chen *et al.*, 2014), Lampridiformes + Euacanthopterygii (Near *et al.*, 2012a, 2013) et Polymixiiformes + Euacanthopterygii (Betancur-R. *et al.*, 2013, 2014).

Des incongruences sont encore présentes entre les jeux de données dont les analyses proposent des clades conflictuels. Les incongruences principales sont les suivantes :

- Percopsiformes + Gadiformes + Zeiformes (MORPHO et NUC) ou Percopsiformes + Polymixiiformes (MITOCH et COMBI) ;
- *Stylephorus* + Gadiformes (MITOCH, NUC et COMBI) ou *Stylephorus* + Zeiformes (MORPHO) ;
- Beryciformes paraphylétiques (NUC et MORPHO) ou monophylétiques (MITOCH et COMBI).

Dans la figure synthétique (Fig. 5.3.1), ce sont les clades répétés qui sont représentés pour ces cas conflictuels.



(page précédente) **Figure 5.3.1 :**

Topologie synthétique de la base de l'arbre des acanthomorphes, résumant les clades répétés par l'analyse de jeux de données indépendants.

A chaque nœud, des diagrammes montrent quel(s) jeu(x) de données ont retrouvé le clade en question. Les jeux de données concernés incluent quatre études reprises de la littérature : M07 (Miya *et al.*, 2007), C14 (Chen *et al.*, 2014), N13 (Near *et al.*, 2013), B13 (Betancur-R. *et al.*, 2013) ; et les quatre analyses de la présente thèse : MITOCH (marqueurs mitochondriaux), COMBI (analyse combinée), NUC (tous les marqueurs nucléaires), MORPHO (morphologie). Les diagrammes à droite de l'arbre présentent certaines hypothèses alternatives.

Dans la classification synthétique présentée ci-dessous, les clades que je considère comme fiables (car répétés) sont présentés avec des exemples (non-exhaustifs) de synapomorphies. J'ai sélectionné les synapomorphies les plus souvent retrouvées pour le même clade d'une étude à l'autre et/ou présentant le moins d'homoplasie. Les synapomorphies présentées ne tiennent pas compte des fossiles, c'est-à-dire que pour un clade actuel, j'utilise les synapomorphies du groupe total (actuel + éventuels groupes-frères fossiles).

ACANTHOMORPHA Rosen, 1973

- Contact entre l'éthmoïde latéral et le vomer ;
- Liaison étroite entre le posttemporal et l'épioccipital ;
- Facettes d'articulation entre les exoccipitaux et le premier centrum vertébral ;
- Présence d'épines (rayons osseux impairs non-segmentés et non-bifurqués) sur les nageoires paires (dorsale et anale) ;
- Perte de la nageoire adipeuse ;
- Nageoire pelvienne positionnée antérieurement à l'extrémité ventrale du postcleithrum.

Non-inclus dans mes jeux de données ostéologiques, d'autres caractères morphologiques soutiennent la monophylie des acanthomorphes :

- Présence d'un ligament rostro-maxillaire reliant le maxillaire aux faces latérales du cartilage rostral médian (Stiassny, 1986; Johnson & Patterson, 1993) ;
- Séparation des muscles *infracarinalis* antérieur et médian (Johnson & Patterson, 1993; Stiassny, 1993) ;
- Processus pelviens médians ossifiés distalement (Johnson & Patterson, 1993) ;
- Ligne latérale se courbant vers le haut au niveau du tronc et innervée par un nerf collecteur dorsal longitudinal spécifique (Yamanaka *et al.*, 2009) ;
- Absence de cartilages caudaux médians (Fujita, 1989; Johnson & Patterson, 1993) ;

LAMPRIDOMORPHA *sensu* Davesne *et al.*, 2014

LAMPRIDIFORMES Goodrich, 1909

- Perte des supramaxillaires ;
- Processus ascendant du prémaxillaire très long et s'insérant dans une cavité des os frontaux ;
- Mésethmoïde postérieur aux éthmoïdes latéraux ;
- Frontal impliqué dans la crête sagittale ;
- Processus palatain antérieur et ligament palatomaxillaire antérieur absents ;
- Articulation condyalaire entre le cératohyal antérieur et l'hypohyal ventral ;
- Supraneuraux et premier ptérygiophore de la nageoire dorsale s'insérant antérieurement à l'épine neurale de la vertèbre 1 ;
- Centrum ural 2 fusionné aux hypuraux dorsaux ;
- Un seul postcléithrum.

EUACANTHOMORPHA Johnson & Patterson, 1993

- Processus postmaxillaire sur le prémaxillaire ;
- *Spina occipitalis* (expansion ventrale du supraoccipital atteignant le *foramen magnum*) présente.

CLADE NON NOMME (Polymixiiformes + Paracanthomorpha)

Remarque : comme ce clade est répété dans tous les jeux de données, tandis que les Paracanthomorpha au sens strict ne le sont pas, il serait peut-être judicieux d'inclure les Polymixiiformes dans les Paracanthomorpha.

- Epine neurale longue sur la vertèbre préurale 2 ;
- Rayons principaux de la nageoire caudale : 18 ou moins.

POLYMIXIIFORMES Lowe, 1838

- Rayons branchiostèges antérieurs réduits servant de soutien à un barbillon.

PARACANTHOMORPHA *sensu* Betancur-R. *et al.*, 2014

- Perte des supramaxillaires ;
- Perte de l'orbitosphénoïde et du basisphénoïde ;
- Echancrure à l'arrière du processus postmaxillaire du prémaxillaire ("*gadoid notch*") ;
- Un seul supraneural ;

- Deux épuraux au lieu de trois dans le squelette caudal ;
- Centrum ural 2 fusionné aux hypuraux dorsaux ;
- Un seul postcléithrum.

Remarque : L'hypothèse alternative Polymixiiformes + Percopsiformes pourrait notamment présenter comme synapomorphies la perte de contact entre les ceintures pectorales et pelviennes, et le chevauchement des processus pelviens médians.

PERCOPSIFORMES Berg, 1937

Au niveau du squelette, ils présentent peu de caractères uniques qui ne soient pas des réversions, ou très homoplasiques. Au niveau de la musculature branchiale, les muscles *obliquii dorsales* ont une structure unique (Springer & Johnson, 2004).

ZEIOGADARIA Betancur-R. *et al.*, 2014

- Perte des dents palatines ;
- Première épine neurale accolée au neurocrâne ;
- Deuxième centrum vertébral raccourci ;
- Premier uroneural fusionné avec le centrum ural ;
- Rayons principaux de la nageoire caudale : 17 ou moins.

ZEIFORMES Regan, 1909

- Processus ascendant du prémaxillaire allongé ;
- Epioccipital et posttemporal fusionnés ;
- Métaptérygoïde réduit et ne contactant pas le carré ;
- Ligament de Baudelot s'insérant sur les exoccipitaux ;
- Epine pelvienne ;
- Rayons des nageoires dorsale, anale et pectorales non-branchés distalement.

Remarque : la première synapomorphie et les deux dernières soutiennent le clade Zeiformes + *Stylephorus* proposé par mon analyse morphologique.

CLADE NON-NOMME (Gadiformes + *Stylephorus*)

Pas de synapomorphie ostéologique identifiée. Une synapomorphie possible serait la position latérale du muscle *levator arcus palatini*, dans le suspensorium (Endo, 2002; Grande *et al.*, 2013).

GADIFORMES Goodrich, 1909

- Foramen scapulaire inclus entre la scapula et le coracoïde ;
- Os "Y" dans le squelette caudal.

EUACANTHOPTERYGII Johnson & Patterson, 1993

- Ligament de Baudelot s'insérant sur le basioccipital ;
- Articulation "*chain-link*" des épines dorsales ;
- Processus pelvien antéro-médian ;
- Epines pelviennes à base asymétrique.

CLADE NON-NOMME (Holocentridae + Percomorpha)

- Nageoire dorsale subdivisée en deux, la plus antérieure étant entièrement épineuse ;
- Fusion des centrums préural 1, ural 1 et ural 2 avec les hypuraux dorsaux ;
- Cinq hypuraux ou moins.

Remarque : s'ils étaient monophylétiques, les Beryciformes auraient potentiellement l'organe de Jakubowski (Johnson & Patterson, 1993) comme synapomorphie.

PERCOMORPHA Cope, 1871, *sensu* Wiley & Johnson, 2010

- Perte de l'orbitosphénoïde ;
- Cératohyaux antérieur et postérieur suturés ;
- Rayons principaux de la nageoire caudale : 17 ou moins ;
- Perte des radiaux pelviens ;
- Cinq rayons ou moins à la nageoire pelvienne.

5.4 Relecture du registre fossile et des débuts de l'évolution des acanthomorphes

Le registre fossile des acanthomorphes débute au Cénomaniens, le premier étage du Crétacé supérieur. Dès cette époque, un nombre relativement important de taxons sont connus et leur diversité semble déjà importante car ils ont été rattachés à différents taxons de la base des acanthomorphes. La dernière révision du registre fossile des acanthomorphes au Crétacé est vieille de plus de vingt ans (Patterson, 1993a; b) et reposait pour ses interprétations sur les hypothèses phylogénétiques en vigueur à l'époque (Patterson & Rosen, 1989; Johnson & Patterson, 1993).

Dans le cadre de cette thèse, j'ai proposé une phylogénie des acanthomorphes faisant la synthèse des résultats congruents de mes analyses de caractères morphologiques et moléculaires (5.3). Dans cette partie, je propose de me baser sur ce cadre phylogénétique renouvelé et robuste pour reconsidérer le registre fossile des acanthomorphes au moment de leur diversification au Crétacé supérieur.

Les objectifs de cette relecture du registre fossile sont :

- évaluer la diversité (relative et absolue) des grands clades d'acanthomorphes (tels qu'identifiés dans la thèse) au Crétacé ;
- caler dans le temps l'apparition des nœuds de ma phylogénie, de façon d'autant plus solide que des taxons fossiles ont été inclus dans mes analyses de caractères morphologiques ;
- discuter de la position de taxons énigmatiques dans ce cadre renouvelé.

Les conséquences de cette réévaluation de la diversité des groupes et de leur âge d'apparition seront brièvement mises en perspective pour discuter de l'âge d'origine du clade Acanthomorpha et de la pertinence du registre fossile connu par rapport aux âges estimés par les données moléculaires.

5.4.1 Diversité des acanthomorphes au Crétacé

La diversité des acanthomorphes crétacés a été évaluée par Patterson (1993), mais la grande quantité de données nouvelles, ainsi que le cadre phylogénétique renouvelé imposent sa révision.

5.4.1.a *Lampridomorpha*

Le clade *Lampridomorpha* inclut les Lampridiformes actuels et tous les fossiles qui leur sont plus étroitement apparentés qu'à aucun autre acanthomorphe actuel. Il a été identifié dans le cadre de cette thèse (3.2) grâce à une analyse phylogénétique incluant des taxons du Crétacé et actuels. Par la suite, une étude à laquelle j'ai participé (Delbarre *et al.*, 2015) a repris cette analyse en y incluant des taxons fossiles supplémentaires, révisant la phylogénie interne du clade (elle sera désignée par l'acronyme D15 dans la suite du texte).

Les lampridomorphes formaient un ensemble diversifié au Crétacé. Dès le Cénomaniens, au moins 14 espèces étaient présentes. La famille des †Pharmacichthyidae comprend trois espèces, toutes connues au Cénomaniens et au Proche-Orient (Palestine et Liban). Leur proximité avec les Lampridiformes avait été évoquée dans la littérature (Patterson, 1993a) et a été confirmée par mon analyse. D'après la réanalyse de D15, les †Pharmacichthyidae sont le groupe-frère de l'ensemble des autres *Lampridomorpha* (†Pycnosteroididae exceptés).

La super-famille des †Aipichthyoidea constitue la majeure partie des lampridomorphes du Crétacé. Définie par Otero & Gayet (1995, 1996) suite à une analyse phylogénétique, elle a été réévaluée par la phylogénie (3.2 et D15), ce qui a entraîné les changements taxonomiques suivants :

- les †Aipichthyoidea sont en fait paraphylétiques. Quand les Lampridiformes actuels sont inclus dans l'analyse, la famille des †Aipichthyoididae forme un clade avec eux qui exclut les †Aipichthyidae (3.2).
- †*Paraipichthys lusitanicus*, du Cénomaniens du Portugal (Gaudant, 1978a), est considéré comme appartenant à la famille des †Aipichthyidae par Otero & Gayet (1996). Il a été exclu de cette famille par mon analyse (3.2). Ultérieurement, j'ai eu accès aux deux uniques spécimens connus de ce taxon, conservés à Lisbonne. Mes observations montrent qu'il est impossible de démontrer que l'holotype et le paratype appartiennent à la même espèce. L'espèce qui a été codée dans les analyses successives (Otero & Gayet, 1996; Alvarado-Ortega & Than-Marchese, 2012; 3.2) est donc une chimère de deux taxons potentiels. En conséquence, nous n'avons pas inclus ce taxon dans l'analyse de D15.
- l'analyse de D15 inclus pour la première fois †*Aipichthys pretiosus*, l'espèce-type du genre. La topologie obtenue montre que cette espèce est plus proche des †Aipichthyoididae (et des Lampridiformes) que des quatre autres espèces du genre

†*Aipichthys*. Le genre est donc polyphylétique et il faudra trouver un nouvel épithète générique pour les quatre autres espèces (provisoirement dénommées †"*Aipichthys*"). Les †Pycnosteroididae, se limitant également au Cénomaniens du Proche-Orient et peut-être du Maroc (Murray & Wilson, 2014), ont été placés dans les Lampridomorpha par mon analyse (3.2). L'analyse de D15 a montré que le genre †*Gigapteryx* devait être inclus dans cette famille et l'a placée en groupe-frère de tous les autres Lampridomorpha. Cependant, l'analyse de mon second jeu de données morphologiques comprenant un échantillonnage plus large, MORPHO, suggère que †*Pycnosteroides* est plus proche des Paracanthomorpha que des Lampridiformes (3.3). La position phylogénétique de la famille toute entière est donc ambiguë pour le moment.

Aucun représentant des Lampridiformes n'est connu au Crétacé supérieur. †*Nardovelifer*, du Campanien d'Italie (Sorbini & Sorbini, 1999) a été décrit initialement comme un Veliferidae. L'analyse de D15 a montré qu'il s'agissait du groupe-frère fossile des Lampridiformes. †*Veronavelifer*, de l'Eocène d'Italie pourrait être le plus ancien Veliferidae (Bannikov, 1990, 1999). Les Lamprididae pourraient être représentés dès le Paléocène par †*Danatinia* et †*Turkmene* du Thanétien du Turkménistan (Near *et al.*, 2012a, 2013) ; des données préliminaires que j'ai collecté durant ma thèse (en collaboration avec M. Friedman et D.J. Delbarre) suggèrent également que †*Whitehippus*, de l'Yprésien (Eocène) d'Angleterre pourrait être un Lamprididae, alors qu'il a été décrit comme un Ephippidae (Casier, 1966), une famille placée dans les Percomorpha Eupercaria par les données moléculaires (Betancur-R. *et al.*, 2013; Near *et al.*, 2013).

5.4.1.b Polymixiiformes

Une grande diversité de Polymixiiformes est documentée au Crétacé supérieur, dès le Cénomaniens au Maroc et en Angleterre. Patterson (1964, 1993a) a proposé de grouper les genres suivants dans la famille des Polymixiidae : †*Berycopsia* du Turonien de Croatie (Radovčić, 1975), †*Berycopsis* du Turonien-Campanien d'Angleterre et d'Allemagne, †*Homonotichthys* du Cénomaniens-Turonien d'Angleterre, †*Omosoma* du Cénomaniens-Campanien et †*Pycnosterinx* du Santonien du Liban. †*Omosomopsis* du Cénomaniens du Maroc en fait également partie, mais Gaudant (1978b), puis Otero & Gayet (1996) ont proposé que ce taxon était plus probablement apparenté aux "paracanthoptérygiens". Différents auteurs ont proposé d'ajouter les familles †Dalmaticthyidae (Radovčić, 1975), †Boreiohydriidae (Murray & Cumbaa, 2013) et même les †Pycnosteroididae (Murray & Wilson, 2014) aux Polymixiiformes. †*Homonotichthys* a été utilisé comme point de

calibration de la divergence entre les Polymixiiformes et leur groupe-frère (Near *et al.*, 2012a, 2013).

L'inclusion de ces taxons dans les Polymixiiformes n'a pas fait l'objet d'analyses phylogénétiques. L'analyse de mon jeu de données MORPHO inclut †*Omosomopsis* et soutient l'hypothèse d'Otero & Gayet (1996) : il est plus proche des Paracanthomorpha que de *Polymixia*. Cette analyse jette le doute sur l'identification de tous ces taxons créacés en tant que Polymixiiformes :

- les caractères utilisés pour justifier ce groupement, comme l'épine neurale longue sur le centrum préural 2, les 17 rayons principaux de la caudale ou la présence d'épipleuraux (Taverne, 2011; Murray & Wilson, 2014) sont communs à *Polymixia* et aux Paracanthomorpha. Ce sont des caractères à l'état plésiomorphe pour *Polymixia* et ils ne peuvent donc pas être utilisés comme arguments pour former un taxon qui l'inclurait aux côtés de ces taxons fossiles.
- un autre caractère, la réduction des rayons branchiostèges antérieurs pour porter un barbillon (Patterson, 1993a) est en revanche propre à *Polymixia* dans l'actuel. Néanmoins mon analyse du jeu de données MORPHO soutient que ce caractère est soit apparu parallèlement chez *Polymixia* et †*Omosomopsis*, soit qu'il est lui-aussi à l'état plésiomorphe pour les deux taxons.

Je considère donc que le soutien par les données anatomiques existantes est trop faible pour rattacher ces taxons aux Polymixiiformes. Au moins †*Omosomopsis* est plus proche des paracanthomorphes, ce qui pourrait aussi être le cas d'autres "Polymixiiformes" du Crétacé si une analyse phylogénétique plus complète voit le jour.

5.4.1.c *Paracanthomorpha*

Les espèces du genre †*Sphenocephalus* du Campanien d'Allemagne sont depuis longtemps considérées comme les plus anciens "paracanthoptérygiens" (Patterson, 1964, 1968; Rosen & Patterson, 1969; Patterson & Rosen, 1989; Murray & Wilson, 1999). Néanmoins, cette hypothèse repose sur une classification qui est rejetée par l'ensemble des données disponibles actuellement (5.3).

L'analyse MORPHO regroupe deux taxons fossiles avec les Paracanthomorpha : †*Omosomopsis* et †*Sphenocephalus*. †*Omosomopsis* date du Cénomaniens et †*Sphenocephalus* est plus récent, mais le genre †*Xenyllion*, de la limite Albien-Cénomaniens d'Amérique du Nord, semble être étroitement apparenté à †*Sphenocephalus*, avec qui il partage des caractères exclusifs comme par exemple une échancrure sur le bord dorsal postérieur de l'os operculaire

(Stewart, 1996; Wilson & Murray, 1996; Newbrey *et al.*, 2013). Les Paracanthomorpha étaient donc déjà présents au Cénomanién.

Les Percopsiformes n'ont pas de représentant fossile au Crétacé. Le plus ancien représentant connu du groupe est †*Mcconichthys*, du Danien (Paléocène) du Montana (Grande, 1988). Les Percopsidae †*Massamorichthys* et †*Lateopisciculus* sont d'âge thanétien (Murray, 1996; Murray & Wilson, 1996) et le plus ancien Aphredoderidae est †*Trichophanes* de l'Oligocène du Colorado (Rosen & Patterson, 1969). Tous ces taxons ont été placés au sein des Percopsiformes par une analyse phylogénétique (Murray & Wilson, 1999) qui se basait sur un échantillonnage constitué uniquement de "paracanthoptérygiens". Il est donc souhaitable de réviser cette phylogénie en tenant compte des hypothèses phylogénétiques actuelles.

Il n'y a pas non plus de Gadiformes avant le Cénozoïque : le plus ancien est †"*Protocodus*", du Danien (Paléocène) du Groenland (Rosen & Patterson, 1969; Cohen, 1984) et des spécimens bien conservés du genre †*Rhinocephalus* sont connus dans le Thanétien du Danemark et l'Yprésien d'Angleterre (Casier, 1966; Rosen & Patterson, 1969).

Les Zeiformes sont, en revanche, documentés au Crétacé, par †*Cretazeus* du Campanien d'Italie (Tyler *et al.*, 2000), sa position ayant été soutenue par une analyse phylogénétique (Tyler & Santini, 2005). Cette analyse l'a retrouvé à l'intérieur du clade des Zeiformes actuels (groupe-frère des Parazenidae), mais ce résultat est à prendre avec précaution, car l'extra-groupe de l'analyse (constitué de Beryciformes, Tetraodontiformes et Caproidae) n'est pas adapté en regard de l'hypothèse phylogénétique défendue dans cette thèse. J'ai pu examiner l'unique spécimen de †*Palaeocyttus*, du Cénomanién du Portugal, qui a été décrit également comme un zéiforme (Gaudant, 1978a). Néanmoins, je n'ai été en mesure d'observer aucun des caractères du clade sur ce spécimen et considère cette attribution comme douteuse en attendant une révision du spécimen.

D'après le registre fossile de ses représentants (*Stylephorus* n'a pas de fossiles connus), les Paracanthomorpha sont donc apparus dès le début du Crétacé supérieur, mais les clades actuels ne se sont différenciés que plus tard, au minimum au Campanien.

5.4.1.d Beryciformes

Les Beryciformes sont les acanthomorphes les plus représentés dans le registre fossile au Crétacé, avec une cinquantaine d'espèces. Je ne me suis pas penché dans le détail sur cette diversité durant cette thèse puisqu'elle dépassait le cadre de ma problématique.

Les Beryciformes sont présents dans le registre fossile dès le Cénomaniens et se retrouvent dans quasiment tous les gisements. Les études systématiques sur ces taxons se sont globalement limitées à subdiviser les Beryciformes crétacés en "Trachichthyoidei" d'un côté, et "Holocentroidei" de l'autre (Patterson, 1967, 1993a; Gayet, 1980a, 1982). Dans mon jeu de données MORPHO, le seul béryciforme du Crétacé inclus dans l'analyse (†*Stichocentrus*) a été retrouvé groupe-frère du Trachichthyidae *Hoplostethus*, alors qu'il était auparavant classé comme un "Holocentroidei" (Johnson & Patterson, 1993). Cette remise en cause de la classification pour le seul taxon à ma disposition, ainsi que la probable paraphylie des Beryciformes suggèrent qu'il sera impossible d'aller plus loin dans la description de leur diversité crétacée sans une analyse phylogénétique incluant un grand nombre de ces taxons au côté des actuels.

5.4.1.e Percomorpha

Les Percomorpha sont les plus répandus des acanthomorphes dans la nature actuelle, mais ce n'était pas le cas au Crétacé. Un petit nombre de taxons de la fin du Crétacé peuvent être rattachés à ce groupe : †*Nardoichthys* (Sorbini & Bannikov, 1991), †*Bannikovperca*, †*Johnsonperca* et †*Zorzinperca* (Taverne, 2010), du Campanien d'Italie et †*Saldenioichthys* (López-Arbarello *et al.*, 2003) du Maastrichtien d'Argentine. Ces fossiles n'ont pas été inclus dans des analyses phylogénétiques et aucune tentative n'a été menée pour tenter de les placer précisément dans l'arbre des percomorphes, probablement à raison car tant que le cadre phylogénétique proposé par les données moléculaires récentes ne s'accompagnera pas de synapomorphies morphologiques, il est illusoire d'espérer pouvoir résoudre la position de ces fossiles.

En plus de ces taxons, des fossiles plus énigmatiques complètent potentiellement le registre fossile des percomorphes au Crétacé. †*Gasterorhamphosus*, du Campanien d'Italie a été décrit comme un Gasterosteiformes au sens traditionnel (Sorbini, 1981). Ses caractères pourraient être cohérents avec une position au sein du clade Syngnatharia, principalement constitué d'anciens Gasterosteiformes (Friedman, 2009). †*Microcapros*, du Cénomaniens du Liban, a été décrit comme un Caproidae (Gayet, 1980b), une famille de Percomorpha Eupercaria d'après les données moléculaires. Néanmoins, quasiment aucune des synapomorphies des Caproidae n'est visible sur le spécimen, qui pourrait alternativement être un béryciforme (Baciu *et al.*, 2005). †*Bacchiaichthys*, du Campanien-Maastrichtien d'Italie (Bannikov & Sorbini, 2000) présente des similitudes avec les Batrachoidiformes au niveau du squelette caudal. En dehors de ce taxon dont l'identité n'est pas encore déterminée, le plus

ancien représentant connu des Batrachoidiformes est †*Zappaichthys*, du Miocène d'Autriche (Carnevale & Collette, 2014).

Quatre taxons crétacés ont été décrits comme des Tetraodontiformes : †*Plectocretacicus* du Cénomaniens du Liban, †*Protriacanthus* du Cénomaniens-Turonien de Slovénie, †*Slovenitriacanthus* du Santonien-Campanien de Slovénie (Tyler & Križnar, 2013) et †*Cretatriacanthus* du Campanien d'Italie (Tyler & Sorbini, 1996). Cette hypothèse a été corroborée par une analyse phylogénétique (Santini & Tyler, 2003), mais a été contestée par certains auteurs en raison de la position phylogénétique des Tetraodontiformes : s'ils étaient présents au Crétacé, cela impliquerait que l'ensemble des grands clades actuels de percomorphes, ainsi que de nombreuses lignées au sein des Eupercaria devraient l'être également (ce que le registre fossile connu actuellement ne soutient pas du tout). Il a été proposé que ces taxons ne soient pas des Tetraodontiformes, mais des taxons ayant acquis indépendamment une carapace dermique, un argument renforcé par leur forte dissimilarité entre eux (Friedman *et al.*, 2013b), la présence au début du Crétacé supérieur de taxons énigmatiques de non-tétraodontiformes présentant une ossification dermique développée (González-Rodríguez *et al.*, 2013; Dornburg *et al.*, 2014) et l'utilisation d'extra-groupes non-appropriés dans l'analyse phylogénétique (Santini *et al.*, 2013). Cependant, ils ont quand même été utilisés pour calibrer des estimations de temps de divergence (Arcila *et al.*, 2015). De mon côté, je considère que ces arguments sont suffisants pour au moins ne pas utiliser ces fossiles comme des points de calibration pour les temps de divergence, en raison de la différence importante d'âge entre ces taxons et les plus anciens Tetraodontiformes avérés.

5.4.1.f *Acanthomorpha incertae sedis*

Les travaux présentés dans cette thèse ont attribué une position à plusieurs taxons *incertae sedis* comme les †Pharmacichthyidae et les †"Aipichthyoidea". De nombreux autres taxons crétacés ont soit une attribution aux acanthomorphes douteuse, soit une position inconnue au sein des acanthomorphes. La place manque ici pour tous les décrire, je présente donc des cas emblématique.

Les †Ferrifronsidae et les †Araripichthyidae, de l'Aptien-Santonien des Amériques ont été proposés comme de possibles acanthomorphes (Maisey & Blum, 1991; Arratia & Chorn, 1998), mais une analyse phylogénétique a démontré qu'ils étaient plus proches d'eutéléostéens non-acanthomorphes tel *Esox* (Cavin, 2001b).

Les †Ctenothrissiformes et les †Pattersonichthyiformes sont des téléostéens du Crétacé supérieur pour lesquels une étroite proximité avec les acanthomorphes a été évoquée

très tôt (Patterson, 1964). Une position à l'extérieur des Ctenosquamates a également été envisagée (Gaudant, 1978c, 1979; Gayet, 1980d) et il est possible que ces taxons ne soient pas monophylétiques. Mes deux analyses morphologiques incluent †*Ctenothrissa* et l'ont toutes deux retrouvé à une position différente. Mon échantillonnage n'est cependant pas adapté pour évaluer efficacement leur position phylogénétique. Dans tous les cas, analyser les relations de ces taxons avec un échantillonnage adapté d'Acanthomorphes et de Myctophiformes permettrait d'apporter un éclairage nouveau sur la monophylie et les synapomorphies de ces clades.

†*Spinocaudichthys*, du Cénomaniens du Maroc, est clairement un acanthomorphe, cependant il présente une combinaison d'états de caractères originale rendant sa position phylogénétique difficile à déterminer (Filleul & Dutheil, 2001). Alors que tous les autres acanthomorphes créacés proviennent d'un milieu marin et que le clade en est très probablement originaire (Betancur-R. *et al.*, 2015), †*Spinocaudichthys* est le plus ancien acanthomorphe connu à avoir conquis les eaux continentales.

5.4.2 Âge des nœuds et proposition de points de calibration nouveaux

L'utilisation de méthodes d'horloge moléculaire pour estimer l'âge des nœuds d'une phylogénie est devenue répandue, rendant nécessaire la proposition de points de calibration, c'est-à-dire de taxons fossiles dont la position phylogénétique et l'âge sont connus, et qui vont fournir un âge minimal pour un nœud donné (Benton & Donoghue, 2007; Benton *et al.*, 2015). La multiplication de ces points de calibration est nécessaire pour améliorer la fiabilité des dates estimées – même si d'autres facteurs, comme les marqueurs employés, ont une importance capitale (Dornburg *et al.*, 2014) – mais ne doit pas se faire au détriment de la qualité des hypothèses initiales soutenant ces points de calibration. Ainsi, un point de calibration est considéré comme justifié s'il respecte un certain nombre de critères (Parham *et al.*, 2012) : la stratigraphie fournie doit être la plus précise possible, des âges radiométriques doivent être fournis, la position du taxon doit être soutenue par une analyse phylogénétique ou au moins par des apomorphies, et la réconciliation des résultats morphologique et moléculaire doit être effective.

La phylogénie synthétique des acanthomorphes proposée dans la présente thèse (5.3) permet de respecter ces deux derniers critères : ma topologie réconcilie dans une large mesure les résultats anatomiques et moléculaires, et des taxons fossiles sont directement inclus dans la phylogénie. Je propose donc d'utiliser certains des taxons analysés (ainsi que des taxons

supplémentaires dont la position est raisonnablement résolue) dans le cadre de ma thèse en tant que points de calibration pour les relations à la base de l'arbre des acanthomorphes. Ces taxons de référence sont présentés nœud par nœud (les publications ayant déjà utilisé certains de ces points de calibration sont entre crochets) :

Point 1 – Acanthomorpha : ce nœud date au moins du Cénomaniens (93-100 Ma), comme le montrent les multiples Lampridomorphes inclus dans mes analyses et datés de cet étage. Je propose plus spécifiquement d'utiliser †*Aipichthys pretiosus* (Komen, Slovénie) dont la taxonomie est stable (en tant qu'espèce-type) et qui présente suffisamment de synapomorphies pour que sa position dans les Lampridomorphes soit largement soutenue.

Point 2 – Lampridiformes : daté au Thanétien (56-59 Ma), *Turkmene finitimus* (Formation Danata, Turkménistan) est un probable Lamprididae (dont il présente plusieurs apomorphies), il est donc inclus dans le clade des Lampridiformes actuels. [Near *et al.*, 2012a, 2013]

Point 3 – Euacanthomorpha : tous deux datés du Cénomaniens, l'Euacanthopterygii †*Stichocentrus liratus* [Benton 2015] ou le Paracanthomorpha †*Omosomopsis simum* peuvent être utilisés.

Point 4 – Polymixiiformes + Paracanthomorpha : ce nœud date également du Cénomaniens au moins. Je propose d'utiliser †*Omosomopsis simum* (Jbel Tselfat, Maroc), que l'analyse de MORPHO soutient comme étant plus proche des Paracanthomorpha que des Polymixiiformes. Je recommande de ne pas utiliser †*Homonotichthys* [Near *et al.*, 2012a, 2013], car les arguments morphologiques en faveur de son placement dans les Polymixiiformes sont limités.

Point 5 – Paracanthomorpha : daté du Campanien (72-84 Ma) de Nardo, en Italie, †*Cretazeus rinaldii* est le plus ancien représentant connu du clade apical des Paracanthomorpha. Sa position (au sein des Zeiformes) est soutenue par l'analyse phylogénétique (Tyler & Santini, 2005). [Near *et al.*, 2012a, 2013]

Point 6 – Percopsiformes : ce nœud date au moins du Thanétien, avec †*Massamorichthys wilsoni* (Formation Paskapoo, Alberta, Canada), placé dans la famille Percopsidae par une analyse phylogénétique (Murray & Wilson, 1999). †*Mcconichthys longipinnis* est plus ancien (Danien, 61-66 Ma) mais tombe à l'extérieur des Percopsiformes actuels ; il ne peut donc pas être utilisé pour calibrer ce nœud. [Near *et al.*, 2012a, 2013]

Point 7 – Gadiformes + Zeiformes : †Cretazeus rinaldii (Campanien, Nardo, Italie) [Near *et al.*, 2012a, 2013]

Point 8 - Gadiformes + Stylephorus : le plus ancien Gadiformes qui présente clairement des caractères dérivés du groupe (Eastman & Grande, 1991) date de l'Yprésien (49- 56 Ma). Il s'agit de †*Rhinocephalus planiceps* (London Clay, Angleterre). †*Rhinocephalus* sp. (Thanétien, Fur, Danemark) et †"*Protocodus*" sp. (Danien, Groenland) sont plus anciens, mais il leur manque une description appropriée.

Point 9 – Euacanthopterygii : †*Stichocentrus liratus* (Cénomaniens, Hadjula, Liban) s'apparente aux Trachichthyidae actuels d'après l'analyse de MORPHO. Ce point de calibration peut aussi servir pour les Beryciformes s'ils s'avèrent monophylétiques. [Benton *et al.*, 2015]

Percomorpha : je ne propose pas de point de calibration utilisant un taxon du Crétacé pour ce nœud, car la position phylogénétique des fossiles est incertaine et impossible à évaluer précisément avec les données actuelles. De nombreux points de calibration existent au Cénozoïque, pour des sous-ensembles bien définis de percomorphes (Near *et al.*, 2012a, 2013; Betancur-R. *et al.*, 2013; Benton *et al.*, 2015).

5.4.3 Tempo de la diversification des acanthomorphes

La combinaison de la topologie synthétique des acanthomorphes obtenus à partir de mes données anatomiques et moléculaires (Fig. 5.3.1) et des âges minimaux de chacun des clades (5.4.2) permet d'obtenir une topologie – grossièrement – calibrée dans le temps, qui donne des informations sur le tempo des premières étapes de l'évolution des acanthomorphes.

Il apparaît que la diversification des acanthomorphes semble s'être effectuée en trois temps :

- une première phase au tout début du Crétacé supérieur (Cénomaniens), qui a vu l'arbre se diviser en trois grands clades retrouvés dans tous mes analyses : Lampridomorpha (†*Aipichthys*...), Paracanthomorpha + Polymixiiformes (†*Omosomopsis*) et Euacanthopterygii (†*Stichocentrus*) ;
- la fin du Crétacé supérieur (autour du Campanien) a vu ces grands clades se diversifier, avec la divergence entre les clades actuels de Paracanthomorpha

(†*Cretazeus* en étant le témoin) et la probable divergence entre les "béryciformes" et les Percomorpha (les plus anciens percomorphes bien identifiés datant de cette époque) ;

- une troisième étape, peu de temps après la crise Crétacé-Paléogène (Friedman, 2010), où les clades actuels de rang familial ont divergé les uns des autres : diversification des Lampridiformes et des Percopsiformes au Paléocène, et diversification des Percomorpha au plus tard à l'Eocène, comme en témoigne la diversité des familles retrouvées dans le gisement Yprésien de Monte Bolca, en Italie (Blot, 1980; Bannikov, 2014) – une diversité équivalente à celle que l'on trouve aujourd'hui dans les milieux récifaux (Bellwood, 1996; Price *et al.*, 2014).

Le positionnement des taxons fossiles dans la phylogénie nous donne une image imparfaite (car le registre fossile est forcément incomplet) de la diversification du groupe. Cette image semble suivre une structure arborescente, plutôt que pectinée. Les taxons anciens sont tous inclus dans les trois grands clades actuels au lieu de former des lignées isolées qui ont disparu par la suite. Ce patron de diversification hypothétique suggère un mécanisme de radiation évolutive, qui aurait spécifiquement affecté certains clades (Guinot & Cavin, 2015).

5.4.4 *Quel est l'âge des acanthomorphes ?*

Le registre fossile nous apprend que les plus anciens acanthomorphes connus sont vieux d'entre 94 et 100 millions d'années (Cénomaniens). L'âge d'origine et l'âge de diversification du clade se confondent, car le groupe-frère probable des acanthomorphes, les Myctophiformes, a également un registre fossile qui commence au Cénomaniens (Prokofiev, 2006).

Une autre méthode pour dater le clade est d'estimer l'âge du nœuds par des méthodes d'horloge moléculaire, calibrées dans le temps par des taxons fossiles (Tableau 5.4.1). Ces méthodes ont permis de proposer des dates probables pour l'âge de diversification des acanthomorphes. Les premières estimations, effectuées à l'aide de marqueurs mitochondriaux (Azuma *et al.*, 2008) ont suggéré une origine très ancienne des acanthomorphes, au Jurassique inférieur. Cet âge est fortement incompatible avec le registre fossile connu. Les datations ultérieures, basées sur des marqueurs nucléaires, se rapprochent de l'âge des plus anciens acanthomorphes connus, en estimant une divergence à la fin du Jurassique (Betancur-R. *et al.*, 2013; Broughton *et al.*, 2013) ou au Crétacé inférieur (Alfaro *et al.*, 2009; Near *et al.*, 2013; Dornburg *et al.*, 2014). Je considère un âge Crétacé inférieur comme le plus probable, tout d'abord car il s'accommode mieux avec le registre fossile, mais également car les modèles

basés sur l'exclusion des partitions de données saturées et donc non-informatives (Dornburg *et al.*, 2014) ont tendance à proposer des âges plus jeunes. Ces études ont montré que les points de calibration (quantité et position dans l'arbre), les marqueurs utilisés, mais aussi la structure de l'arbre (la fiabilité des datations se réduit quand les nœuds datés sont profonds) ont une influence considérable sur les âges estimés.

Publication	Marqueurs	Âge moyen	95% inf.	95% sup.
Azuma <i>et al.</i> , 2008	mitogénome	191 (Jurass. inf.)	166 (Jurass. moy.)	216 (Trias)
Alfaro <i>et al.</i> , 2009	RAG1	141 (Berriasien)	123 (Aptien)	159 (Jurass. sup.)
Near <i>et al.</i> , 2013	10 marqueurs nuc.	142 (Berriasien)	133 (Valanginien)	152 (Jurass. sup.)
Broughton <i>et al.</i> , 2013	21 marqueurs nuc. + mito.	158 (Jurass. sup.)	128 (Barrémien)	188 (Jurass. inf.)
Betancur.-R. <i>et al.</i> , 2013	21 marqueurs nuc. + mito.	164 (Jurass. moyen)	-	-
Dornburg <i>et al.</i> , 2014	Mitogénome, non-saturé	145 (limite Jur.-Crétacé)	112 (Albien)	179 (Jurass. inf.)
Dornburg <i>et al.</i> , 2014	9 marqueurs nuc., non-saturé	122 (Aptien)	108 (Albien)	135 (Valanginien)

Tableau 5.4.1 : Estimation de l'âge de diversification des acanthomorphes selon différentes études moléculaires. Les bornes inférieures et supérieures des estimations correspondent à l'intervalle de confiance à 95%. Les âges sont fournis en millions d'années.

Néanmoins, même les estimations les plus "jeunes" proposent un âge Crétacé inférieur pour l'apparition des acanthomorphes, ce qui reste plus ancien qu'avec le registre fossile. D'un côté, le clade semble absent au Crétacé inférieur et des analyses du registre fossile plaident pour une diversification à la base du Crétacé supérieur :

- on ne retrouve pas de fossiles d'acanthomorphes dans les gisements marins de la fin du Crétacé inférieur, comme le Gault Clay (Albien, Angleterre) ou la Formation Crato (Albien, Brésil) alors que ces gisements ont livré une faune diversifiée de téléostéens (Benton *et al.*, 2015) ;
- leur groupe-frère est également absent de ces gisements ;
- il a été proposé que la structuration phylogénétique du registre fossile, avec peu de "lignées fantômes", ne suggère que les taux de diversification des téléostéens au début du Crétacé supérieur étaient élevés, ce qui correspondrait à un événement de radiation rapide (Cavin & Forey, 2007).

Cependant, plusieurs éléments laissent possible une mésestimation à partir du registre fossile :

- les gisements à préservation exceptionnelle sont beaucoup plus nombreux au début du Crétacé supérieur (Cénomaniens et Turoniens) qu'à la fin du Crétacé inférieur : un "effet Lagerstätten" pourrait donc affecter le registre fossile ; il présente un échantillon plus représentatif de la diversité réelle au Crétacé supérieur alors que la fin du Crétacé inférieur est comparativement sous-documentée (Benton *et al.*, 2015) ;
- des otolithes fossiles âgés de l'Albien d'Espagne (†*Acanthomorphum*) ont été identifiés comme appartenant potentiellement à des acanthomorphes (Nolf, 2004) ;

Ainsi, les trois clades d'acanthomorphes émergent en premier dans la phylogénie (Lampridomorpha, Euacanthopterygii, Paracanthomorpha + Polymixiiformes) ont tous des représentants dès le Cénomaniens et sont tous diversifiés et représentés par plusieurs espèces, de morphologies assez différentes pour avoir été attribuées au moins à des genres différents. Cette structuration phylogénétique peut être expliquée par une radiation très rapide ayant permis à ces trois clades de se différencier et de se diversifier en quelques millions d'années. Néanmoins, une évolution plus ancienne, au Crétacé inférieur, non-documentée dans le fossile, semble plus raisonnable compte-tenu de la phylogénie, du registre fossile et des âges estimés par les outils moléculaires. Elle ne peut en tout cas pas être exclue.

Le cadre phylogénétique proposé dans cette thèse, qui présente le double avantage d'être soutenu par les données anatomiques et moléculaires et d'inclure directement les taxons fossiles, propose des points de calibration nouveaux et justifiés par la phylogénie (5.4.2) qui pourront permettre d'affiner les estimations de l'âge de diversification des acanthomorphes.

Conclusion

Le cœur de l'approche adoptée dans cette thèse était d'intégrer l'ensemble des types de données et une réflexion sur l'échantillonnage. L'hypothèse que j'ai posée est que seule l'analyse de corpus cohérents et complémentaires de données peut permettre de proposer un consensus pour les relations de parenté profondes en général et celles des acanthomorphes en particulier. Mon hypothèse et mon approche ont été validées par mon étude.

Mon pari de départ était qu'en faisant converger la couverture des différents jeux de données on tendrait à améliorer la congruence des résultats **(2.1)** a déjà été validé par mon analyse de caractères morphologiques **(3.3)**. Effectivement, les résultats des analyses moléculaires ont guidé la constitution de mon échantillonnage morphologique afin qu'il permette de tester les principales hypothèses évoquées dans la littérature. Ainsi, des taxons qui n'avaient jamais été mis en commun dans une même analyse (par exemple, les Gadiformes et les Zeiformes) ont pu être regroupés phylogénétiquement. En retour, ces résultats morphologiques corroborent les clades soutenus par le moléculaire et améliorent leur fiabilité. Il s'agit donc bel et bien d'un éclairage réciproque des différents jeux de données.

Ensuite, les taxons fossiles n'avaient jamais été intégrés dans une analyse ayant pour but de résoudre les relations phylogénétiques profondes des grands clades acanthomorphes. Leur intégration s'est avérée avoir une influence positive sur la topologie de par l'apport d'états de caractère inédits dans la nature actuelle. Les nouvelles topologies produites sont plus congruente avec les phylogénies moléculaires que les précédentes.

Enfin, au niveau des données moléculaires elles-mêmes, intégrer différents jeux de données nucléaires, puis les intégrer avec un jeu de données mitochondrial s'est avéré efficace pour faire converger, dans une large part, les résultats **(4.3)**.

De nombreuses questions nouvelles se sont posées au cours de ce travail de thèse et certaines sont assez difficiles à résoudre. Par exemple : "la non-monophylie des acanthomorphes dans les analyses de gènes mitochondriaux est-elle due à un signal historique ou à un biais ?". Le moyen le plus efficace pour y répondre est de se pencher sur le comportement des autres données avec un échantillonnage identique. Les clades retrouvés par l'analyse de ces autres données peuvent alors être comparés avec ceux qui nous intéressent, permettant de distinguer le signal historique des biais de différents types.

La production de phylogénies robuste implique une nécessaire réflexion sur l'échantillonnage taxonomique et s'appuie sur la congruence de jeux de données indépendants qui apportent en outre des informations complémentaires originales :

- comparés entre eux, les résultats des analyses moléculaires séparées par type et combinées, permettent de mettre en évidence les biais et les limites liées à la quantité d'informations et la complétude des jeux de données. En outre, les analyses moléculaires permettent un échantillonnage taxonomique extensif, qui a permis de reconsidérer en profondeur les relations phylogénétiques au cours des 15 dernières années ;
- l'utilisation de la morphologie est pertinente pour la phylogénie à grande échelle. Alors que les phylogénies "historiques" qu'elle avait produites ont été largement remises en cause par les travaux moléculaires, elle produit de la congruence si elle est réinterprétée avec un échantillonnage constitué sur la base de ces travaux moléculaires et intégrant actuels et fossiles. En outre, cela permet d'identifier des caractères anatomiques pour les clades ;
- les données issues des fossiles ont montré leur rôle crucial. Elles interviennent dans les analyses en faisant émerger le signal morphologique éteint, indispensable pour comprendre des cladogenèses anciennes. Ces résultats invitent aussi à une relecture du registre fossile et informent sur le cadre temporel de l'évolution du groupe (5.4).

Dans le cadre de ma thèse, l'objectif se limitait à la recherche de relations phylogénétiques congruentes à la base des acanthomorphes. Cette congruence étant obtenue pour une large part (5.2, 5.3), une étape complémentaire sera d'intégrer les données de différents types entre elles – ce qui est permis car leur signal n'est globalement pas contradictoire.

Aujourd'hui, la systématique entre dans l'ère de la génomique (Giribet, 2015; Richards, 2015), donnant accès, non seulement à un volume accru de données de séquences, mais également à des informations qualitatives : une vérification directe des orthologies, des informations structurales qui peuvent être utilisées comme des caractères en phylogénie, ou encore un lien entre le génome et les fonctions, avec la transcriptomique comparée. L'ère de la génomique sera-t-elle toujours une ère d'analyse phylogénétique de séquences alignées ? La question peut être posée, car l'apport d'une quantité accrue d'information (allant parfois jusqu'à des milliers de marqueurs) ne semble pas changer fondamentalement les topologies reconstruites (Faircloth *et al.*, 2013; Eytan *et al.*, 2015). Une approche judicieuse serait donc

de mettre à profit le potentiel phénoménal des données génomiques au côté de technologies analytiques nouvelles pour intégrer la génomique et la morphologie, fossile comme actuelle.

Pour que les données morphologiques soient mieux prises en compte et jouent un rôle accru dans l'analyse phylogénétique mais aussi dans l'étude de l'évolution phénotypique, elles doivent d'une part pouvoir être collectées plus efficacement et d'autre part être mises en lien plus directement avec le génotype. Les développements actuels dans le domaine des ontologies et de la constitution de méga-bases de données (Mabee *et al.*, 2007; Ramírez *et al.*, 2007; Dahdul *et al.*, 2012; Deans *et al.*, 2015) permettent de remplir ce cahier des charges : d'une part, elles permettent de standardiser les descriptions de caractères anatomiques, facilitant le stockage, la comparaison et la mise en commun des données ; d'autre part, elles relient les caractères à leur origine développementale et donc, indirectement, au génotype.

Les avancées dans les techniques analytiques permettent maintenant d'intégrer les données moléculaires et morphologiques, pour des taxons actuels et fossiles, dans un cadre phylogénétique calibré dans le temps. Par exemple, les méthodes dites de "*tip dating*" reconstituent les temps et taux de divergence entre les taxons en utilisant les fossiles, non pas comme points de calibration fixes, mais en les intégrant directement à une analyse phylogénétique combinant morphologie et moléculaire (Pyron, 2011; Arcila *et al.*, 2015). Ces approches semblent prometteuses dans la mesure où les informations temporelles et phénotypiques apportées par les fossiles améliorent considérablement les estimations des taux de spéciation et d'extinction (Paradis, 2004) ou encore la robustesse des analyses se basant sur les méthodes phylogénétiques comparatives (Albert *et al.*, 2009; Betancur-R. *et al.*, 2015).

Les données paléontologiques et moléculaires peuvent – et doivent – être intégrées pour pouvoir répondre à des questions biologiques diverses (Peterson *et al.*, 2007; Benton, 2015) telles que le tempo d'évolution des caractères morphologiques, le lien entre la spéciation et l'évolution moléculaire (Ezard *et al.*, 2013), l'évolution du génome dans le temps (Organ *et al.*, 2007; Organ, 2012) ou encore le lien entre les duplications génomiques et la diversification phylogénétique (Donoghue & Purnell, 2005; Santini *et al.*, 2009).

Les approches intégratives utilisant de multiples types de données sont donc plus que jamais d'actualité (Giribet, 2015; Pyron, 2015). Elles impliquent la mise en lien de diverses communautés utilisant des méthodes propres et surtout étudiant des objets différents (ou les mêmes objets avec des approches différentes), mais permettent certainement d'apporter des réponses robustes parfois nouvelles à des questions de phylogénie et – au-delà – d'évolution.

Bibliographie

- ALBERT, J.S., JOHNSON, D.M. & KNOUFT, J.H. (2009) Fossils provide better estimates of ancestral body size than do extant taxa in fishes. *Acta Zoologica* **90**, 357–384.
- ALBERT, T.J., MOLLA, M.N., MUZNY, D.M., NAZARETH, L., WHEELER, D., SONG, X., RICHMOND, T.A., MIDDLE, C.M., RODESCH, M.J., PACKARD, C.J., WEINSTOCK, G.M. & GIBBS, R.A. (2007) Direct selection of human genomic loci by microarray hybridization. *Nature Methods* **4**, 903–905.
- ALFARO, M.E., SANTINI, F., BROCK, C., ALAMILLO, H., DORNBURG, A., RABOSKY, D.L., CARNEVALE, G. & HARMON, L.J. (2009) Nine exceptional radiations plus high turnover explain species diversity in jawed vertebrates. *PNAS* **106**, 13410–13414.
- ALVARADO-ORTEGA, J. & BRITO, P.M. (2011) A new species of *Araripichthys* (Teleostei, Elopoccephala) from the Tlayúa Formation (Cretaceous, Albion), Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* **31**, 1376–1381.
- ALVARADO-ORTEGA, J. & THAN-MARCHESE, B.A. (2012) A Cenomanian aipichthyoid fish (Teleostei, Acanthomorpha) from America, *Zoqueichthys carolinae* gen. and sp. nov. from El Chango quarry (Cintalapa Member, Sierra Madre Formation), Chiapas, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* **29**, 735–748.
- ARCILA, D., ALEXANDER PYRON, R., TYLER, J.C., ORTÍ, G. & BETANCUR-R., R. (2015) An evaluation of fossil tip-dating versus node-age calibrations in tetraodontiform fishes (Teleostei: Percomorphaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **82**, 131–145.
- ARNASON, U., GULLBERG, A., JANKE, A., JOSS, J. & ELMEROT, C. (2004) Mitogenomic analyses of deep gnathostome divergences: a fish is a fish. *Gene* **333**, 61–70.
- ARRATIA, G. (1997) Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeo Ichthyologica* **7**, 5–168.
- ARRATIA, G. (2010) Critical analysis of the impact of fossils on teleostean phylogenies, especially that of basal teleosts. In *Morphology, Phylogeny and Paleobiogeography of Fossil Fishes* (eds D.K. ELLIOTT, J.G. MAISEY, X. YU & D. MIAO), pp. 247–274. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- ARRATIA, G. & CHORN, J. (1998) A new primitive acanthomorph fish from the Greenhorn Formation (Late Cretaceous) of Nebraska. *Journal of Vertebrate Paleontology* **18**, 301–314.
- ASHER, R.J., GEISLER, J.H. & SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R. (2008) Morphology, paleontology, and placental mammal phylogeny. *Systematic Biology* **57**, 311–317.
- AZUMA, Y., KUMAZAWA, Y., MIYA, M., MABUCHI, K. & NISHIDA, M. (2008) Mitogenomic evaluation of the historical biogeography of cichlids toward reliable dating of teleostean divergences. *BMC Evolutionary Biology* **8**, 215.
- BACIU, D.-S., BANNIKOV, A.F. & TYLER, J.C. (2005) Revision of the fossil fishes of the family Caproidae (Acanthomorpha). *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca* **11**, 7–74.
- BANNIKOV, A.F. (1990) An Eocene veliferoid (Teleostei, Lampridiformes) from Bolca. *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca* **6**, 161–174.

- BANNIKOV, A.F. (1999) A review of fossil Lampridiformes (Teleostei) finds with a description of a new Lophotidae genus and species from the Oligocene of the Northern Caucasus. *Paleontological Journal* **33**, 68–76.
- BANNIKOV, A.F. (2014) The systematic composition of the Eocene actinopterygian fish fauna from Monte Bolca, northern Italy, as known to date. *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca* **12**, 23–34.
- BANNIKOV, A.F. & SORBINI, C. (2000) Preliminary note on a Lower Paleocene fish fauna from Trebiciano (Trieste - North-Eastern Italy). *Atti del Museo Civico di Storia Naturale di Trieste* **48**, 15–30.
- BELLWOOD, D.R. (1996) The Eocene fishes of Monte Bolca: the earliest coral reef fish assemblage. *Coral Reefs* **15**, 11–19.
- BEMIS, W.E., HILTON, E.J., BROWN, B., ARRINDELL, R., RICHMOND, A.M., LITTLE, C.D., GRANDE, L., FOREY, P.L. & NELSON, G.J. (2004) Methods for preparing dry, partially articulated skeletons of osteichthyans, with notes on making Ridewood dissections of the cranial skeleton. *Copeia* **2004**, 603–609.
- BENTON, M.J. (2015) Exploring macroevolution using modern and fossil data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **282**, 20150569.
- BENTON, M.J. & DONOGHUE, P.C.J. (2007) Paleontological evidence to date the tree of life. *Molecular Biology and Evolution* **24**, 26–53.
- BENTON, M.J., DONOGHUE, P.C.J., ASHER, R.J., FRIEDMAN, M., NEAR, T.J. & VINTHER, J. (2015) Constraints on the timescale of animal evolutionary history. *Palaeontologia Electronica* **18.1.1FC**, 1–106.
- BERGSTEN, J. (2005) A review of long-branch attraction. *Cladistics* **21**, 163–193.
- BERNARDI, G., WILEY, E.O., MANSOUR, H., MILLER, M.R., ORTÍ, G., HAUSSLER, D., O'BRIEN, S.J., RYDER, O.A. & VENKATESH, B. (2012) The fishes of Genome 10K. *Marine Genomics* **7**, 3–6.
- BERTIN, L. & ARAMBOURG, C. (1958) Super-ordre des téléostéens (Teleostei). In *Traité de Zoologie Tome XIII : Agnathes et Poissons vol. 3* (ed P.-P. GRASSE), pp. 2204–2500. Masson, Paris.
- BETANCUR-R., R. & ORTÍ, G. (2014) Molecular evidence for the monophyly of flatfishes (Carangimorpharia: Pleuronectiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **73**, 18–22.
- BETANCUR-R., R., BROUGHTON, R.E., WILEY, E.O., CARPENTER, K., LÓPEZ, J.A., LI, C., ET AL. (2013) The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS Currents Tree of Life* **2013 Apr 1**.
- BETANCUR-R., R., ORTÍ, G. & PYRON, R.A. (2015) Fossil-based comparative analyses reveal ancient marine ancestry erased by extinction in ray-finned fishes. *Ecology Letters* **18**, 441–450.
- BETANCUR-R., R., WILEY, E.O., BAILLY, N., MIYA, M., LECOINTRE, G. & ORTÍ, G. (2014) Phylogenetic Classification of Bony Fishes - version 3. http://www.deepfin.org/Classification_v3.htm
- BLOT, J. (1980) La faune ichthyologique des gisements du Monte Bolca (Province de Vérone, Italie). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris* **2C**, 339–396.

- BORDEN, W.C., GRANDE, T. & SMITH, W.L. (2013) Comparative osteology and myology of the caudal fin in the Paracanthopterygii (Teleostei: Acanthomorpha). In *Mesozoic Fishes 5 - Global Diversity and Evolution* (eds G. ARRATIA, H.-P. SCHULTZE & M.V.H. WILSON), pp. 419–455. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- BRINKMANN, H., VAN DER GIEZEN, M., ZHOU, Y., PONCELIN DE RAUCOURT, G. & PHILIPPE, H. (2005) An empirical assessment of long-branch attraction artefacts in deep eukaryotic phylogenomics. *Systematic Biology* **54**, 743–757.
- BROUGHTON, R.E. (2010) Phylogeny of teleosts based on mitochondrial genome sequences. In *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts* (eds J.S. NELSON, H.-P. SCHULTZE & M.V.H. WILSON), pp. 61–76. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- BROUGHTON, R.E., BETANCUR-R., R., LI, C., ARRATIA, G. & ORTÍ, G. (2013) Multi-locus phylogenetic analysis reveals the pattern and tempo of bony fish evolution. *PLoS Currents Tree of Life* **2013 Apr 1**.
- BULL, J.J., HUELSENBECK, J.P., CUNNINGHAM, C.W., SWOFFORD, D.L. & WADDELL, P.J. (1992) Partitioning and combining data in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* **42**, 384–397.
- CAMPBELL, M.A., CHEN, W.-J. & ANDRÉS LÓPEZ, J. (2013a) Are flatfishes (Pleuronectiformes) monophyletic? *Molecular Phylogenetics and Evolution* **69**, 664–673.
- CAMPBELL, M.A., LÓPEZ, J.A., SADO, T. & MIYA, M. (2013b) Pike and salmon as sister taxa: detailed intraclade resolution and divergence time estimation of Esociformes+Salmoniformes based on whole mitochondrial genome sequences. *Gene* **530**, 57–65.
- CARNEVALE, G. (2004) The first fossil ribbonfish (Teleostei, Lampridiformes, Trachipteridae). *Geological Magazine* **141**, 573–582.
- CARNEVALE, G. & COLLETTE, B.B. (2014) †*Zappaichthys harzhauseri*, gen. et sp. nov., a new Miocene toadfish (Teleostei, Batrachoidiformes) from the Paratethys (St. Margarethen in Burgenland, Austria), with comments on the fossil record of batrachoidiform fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology* **34**, 1005–1017.
- CASIER, E. (1966) *Faune ichthyologique du London Clay*. British Museum (Natural History), London.
- CAVIN, L. (2001a) Effects of the Cretaceous-Tertiary boundary event on bony fishes. In *Geological and Biological Effects of Impact Events* (eds E. BUFFETAUT & C. KOEBERL), pp. 141–158. Springer, Berlin.
- CAVIN, L. (2001b) Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulimimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. *Eclogae Geologicae Helvetiae* **94**, 509–535.
- CAVIN, L. & FOREY, P.L. (2007) Using ghost lineages to identify diversification events in the fossil record. *Biology Letters* **3**, 201–204.
- CHANET, B. & MEUNIER, F.J. (2014) The anatomy of the thyroid gland among ‘fishes’: phylogenetic implications for the Vertebrata. *Cybium* **38**, 89–116.

- CHANET, B., GUINTARD, C., BETTI, E., GALLUT, C., DETTAÏ, A. & LECOINTRE, G. (2013) Evidence for a close phylogenetic relationship between the teleost orders Tetraodontiformes and Lophiiformes based on an analysis of soft anatomy. *Cybium* **37**, 179–198.
- CHANET, B., GUINTARD, C., BOISGARD, T., FUSELLIER, M., TAVERNIER, C., BETTI, E., MADEC, S., RICHAUDEAU, Y., RAPHAËL, C., DETTAÏ, A. & LECOINTRE, G. (2012) Visceral anatomy of ocean sunfish (*Mola mola* (L., 1758), Molidae, Tetraodontiformes) and angler (*Lophius piscatorius* (L., 1758), Lophiidae, Lophiiformes) investigated by non-invasive imaging techniques. *Comptes Rendus Biologies* **335**, 744–752.
- CHANET, B., GUINTARD, C. & LECOINTRE, G. (2014) The gas bladder of puffers and porcupinefishes (Acanthomorpha: Tetraodontiformes): phylogenetic interpretations. *Journal of Morphology* **275**, 894–901.
- CHEN, W.-J., BONILLO, C. & LECOINTRE, G. (2003) Repeatability of clades as a criterion of reliability: a case study for molecular phylogeny of Acanthomorpha (Teleostei) with larger number of taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **26**, 262–288.
- CHEN, W.-J., MIYA, M., SAITOH, K. & MAYDEN, R.L. (2008) Phylogenetic utility of two existing and four novel nuclear gene loci in reconstructing Tree of Life of ray-finned fishes: The order Cypriniformes (Ostariophysi) as a case study. *Gene* **423**, 125–134.
- CHEN, W.J., ORTÍ, G. & MEYER, A. (2004) Novel evolutionary relationship among four fish model systems. *Trends in Genetics* **20**, 424–431.
- CHEN, W.-J., SANTINI, F., CARNEVALE, G., CHEN, J.-N., LIU, S.-H., LAVOUÉ, S. & MAYDEN, R.L. (2014) New insights on early evolution of spiny-rayed fishes (Teleostei: Acanthomorpha). *Frontiers in Marine Science* **1**, 53.
- CLOUTIER, R. & ARRATIA, G. (2004) Early diversification of actinopterygians. In *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates* (eds G. ARRATIA, M.V.H. WILSON & R. CLOUTIER), pp. 217–270. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- COBBETT, A., WILKINSON, M. & WILLS, M.A. (2007) Fossils impact as hard as living taxa in parsimony analyses of morphology. *Systematic Biology* **56**, 753–766.
- COHEN, D.M. (1984) Gadiformes: overview. In *Ontogeny and Systematics of Fishes* (ed H.G. MOSER), pp. 259–265. American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication.
- COLGAN, D.J., ZHANG, C.-G. & PAXTON, J.R. (2000) Phylogenetic investigations of the stephanoberyciformes and beryciformes, particularly whalefishes (Euteleostei: Cetomimidae), based on partial 12S rDNA and 16S rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **17**, 15–25.
- CONRAD, J.L. (2008) Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **310**, 1–182.
- CRAWFORD, N.G., FAIRCLOTH, B.C., MCCORMACK, J.E., BRUMFIELD, R.T., WINKER, K. & GLENN, T.C. (2012) More than 1000 ultraconserved elements provide evidence that turtles are the sister group of archosaurs. *Biology Letters* **8**, 783–786.
- DAHDUL, W.M., BALHOFF, J.P., BLACKBURN, D.C., DIEHL, A.D., HAENDEL, M.A., HALL, B.K., LAPP, H., LUNDBERG, J.G., MUNGALL, C.J., RINGWALD, M., SEGERDELL, E., VAN SLYKE, C.E.,

- VICKARYOUS, M.K., WESTERFIELD, M. & MABEE, P.M. (2012) A unified anatomy ontology of the vertebrate skeletal system. *PLoS ONE* **7**, e51070.
- LE DANOIS, Y. (1955) Sur la musculature des nageoires pectorales et pelviennes de l'opah (*Lampris luna* Duhamel). *Bulletin de la Société Zoologique de France* **53**, 8–17.
- DANOS, N. & WARD, A.B. (2012) The homology and origins of intermuscular bones in fishes: phylogenetic or biomechanical determinants? *Biological Journal of the Linnean Society* **106**, 607–622.
- DARWIN, C. (1859) *On the Origin of Species*. Murray, London.
- DATOVO, A., DE PINNA, M.C.C. & JOHNSON, G.D. (2014) The infrabranchial musculature and its bearing on the phylogeny of percomorph fishes (Osteichthyes: Teleostei). *PLoS ONE* **9**, e110129.
- DATOVO, A. & VARI, R.P. (2013) The jaw adductor muscle complex in teleostean fishes: evolution, homologies and revised nomenclature (Osteichthyes: Actinopterygii). *PLoS ONE* **8**, e60846.
- DAVESNE, D., FRIEDMAN, M., BARRIEL, V., LECOINTRE, G., JANVIER, P., GALLUT, C. & OTERO, O. (2014) Early fossils illuminate character evolution and interrelationships of Lampridiformes (Teleostei, Acanthomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society* **172**, 475–498.
- DEANS, A.R., LEWIS, S.E., HUALA, E., ANZALDO, S.S., ASHBURNER, M., BALHOFF, J.P., ET AL. (2015) Finding our way through phenotypes. *PLoS Biology* **13**, e1002033.
- DELBARRE, D.J., DAVESNE, D. & FRIEDMAN, M. (2015) Anatomy and relationships of †*Aipichthys pretiosus* and †*Aipichthys nuchalis* (Acanthomorpha: Lampridomorpha), early Late Cretaceous relatives of oarfishes and their allies. *Journal of Systematic Palaeontology* **sous presse**.
- DENTON, J.S.S. (2014) Seven-locus molecular phylogeny of Myctophiformes (Teleostei; Scopelomorpha) highlights the utility of the order for studies of deep-sea evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **76**, 270–292.
- DETTAÏ, A. & LECOINTRE, G. (2004) In search of notothenioid (Teleostei) relatives. *Antarctic Science* **16**, 71–85.
- DETTAÏ, A. & LECOINTRE, G. (2005) Further support for the clades obtained by multiple molecular phylogenies in the acanthomorph bush. *Comptes Rendus Biologies* **328**, 674–689.
- DETTAÏ, A. & LECOINTRE, G. (2008) New insights into the organization and evolution of vertebrate IRBP genes and utility of IRBP gene sequences for the phylogenetic study of the Acanthomorpha (Actinopterygii: Teleostei). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **48**, 258–269.
- DETTAÏ, A., GALLUT, C., BROUILLET, S., POTHIER, J., LECOINTRE, G. & DEBRUYNE, R. (2012) Conveniently pre-tagged and pre-packaged: extended molecular identification and metagenomics using complete metazoan mitochondrial genomes. *PLoS ONE* **7**, e51263.
- DILLMAN, C.B., BERGSTROM, D.E., NOLTIE, D.B., HOLTSFORD, T.P. & MAYDEN, R.L. (2011) Regressive progression, progressive regression or neither? Phylogeny and evolution of the Percopsiformes (Teleostei, Paracanthopterygii). *Zoologica Scripta* **40**, 45–60.

- DINGERKUS, G. & UHLER, L.D. (1977) Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Biotechnic & Histochemistry* **52**, 229–232.
- DONOGHUE, M.J., DOYLE, J.A., GAUTHIER, J., KLUGE, A.G. & ROWE, T. (1989) The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**, 431–460.
- DONOGHUE, P.C.J. & PURNELL, M.A. (2005) Genome duplication, extinction and vertebrate evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **20**, 312–319.
- DORNBURG, A., TOWNSEND, J.P., FRIEDMAN, M. & NEAR, T.J. (2014) Phylogenetic informativeness reconciles ray-finned fish molecular divergence times. *BMC Evolutionary Biology* **14**, 169.
- DRUMMOND, A.J. & RAMBAUT, A. (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* **7**, 214.
- DRUMMOND, A.J., ASHTON, B., CHEUNG, M., HELED, J., KEARSE, M., MOIR, R., STONES-HAVAS, S., THIÉREN, T. & WILSON, A. (2011) Geneious. <http://www.geneious.com>.
- DRUMMOND, A.J., HO, S.Y.W., PHILLIPS, M.J. & RAMBAUT, A. (2006) Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* **4**, 699–710.
- DRUMMOND, A.J., SUCHARD, M.A., XIE, D. & RAMBAUT, A. (2012) Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* **29**, 1969–1973.
- EASTMAN, J.T. & GRANDE, L. (1991) Late Eocene gadiform (Teleostei) skull from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Antarctic Science* **3**, 87–95.
- ENDO, H. (2002) Phylogeny of the order Gadiformes (Teleostei, Paracanthopterygii). *Memoirs of the Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University* **49**, 75–149.
- EYTAN, R.I., EVANS, B.R., DORNBURG, A., LEMMON, A.R., LEMMON, E.M., WAINWRIGHT, P.C. & NEAR, T.J. (2015) Are 100 enough? Inferring acanthomorph teleost phylogeny using Anchored Hybrid Enrichment. *BMC Evolutionary Biology* **15**, 113.
- EZARD, T.H.G., THOMAS, G.H. & PURVIS, A. (2013) Inclusion of a near-complete fossil record reveals speciation-related molecular evolution. *Methods in Ecology and Evolution* **4**, 745–753.
- FAIRCLOTH, B.C., MCCORMACK, J.E., CRAWFORD, N.G., HARVEY, M.G., BRUMFIELD, R.T. & GLENN, T.C. (2012) Ultraconserved elements anchor thousands of genetic markers spanning multiple evolutionary timescales. *Systematic Biology* **61**, 717–726.
- FAIRCLOTH, B.C., SORENSON, L., SANTINI, F. & ALFARO, M.E. (2013) A phylogenomic perspective on the radiation of ray-finned fishes based upon targeted sequencing of ultraconserved elements (UCEs). *PLoS ONE* **8**, e65923.
- FARINA, S.C., NEAR, T.J. & BEMIS, W.E. (2015) Evolution of the branchiostegal membrane and restricted gill openings in actinopterygian fishes. *Journal of Morphology* **276**, 681–694.
- FELSENSTEIN, J. (1985) Confidence limits on phylogenies: using the bootstrap. *Evolution* **39**, 783–791.
- FILLEUL, A. & DUTHEIL, D.B. (2001) *Spinocaudichthys oumtkoutensis*, a freshwater acanthomorph from the Cenomanian of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* **21**, 774–780.

- FILLEUL, A. & LAVOUÉ, S. (2001) Basal teleosts and the question of elopomorph monophyly. Morphological and molecular approaches. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série III, Sciences de la vie* **324**, 393–399.
- FINK, S. V. & FINK, W.L. (1981) Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zoological Journal of the Linnean Society* **72**, 297–353.
- FITCH, W.M. & MARGOLIASH, E. (1967) Construction of Phylogenetic Trees. *Science* **155**, 279–284.
- FRASER, T.H. (1972) Some thoughts about the teleostean fish concept - the Paracanthopterygii. *Japanese Journal of Ichthyology* **19**, 232–242.
- FRIEDMAN, M. (2008) The evolutionary origin of flatfish asymmetry. *Nature* **454**, 209–212.
- FRIEDMAN, M. (2009) Ecomorphological selectivity among marine teleost fishes during the end-Cretaceous extinction. *PNAS* **106**, 5218–5223.
- FRIEDMAN, M. (2010) Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**, 1675–1683.
- FRIEDMAN, M. (2012) Osteology of †*Heteronectes chaneti* (Acanthomorpha, Pleuronectiformes), an Eocene stem flatfish, with a discussion of flatfish sister-group relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* **32**, 735–756.
- FRIEDMAN, M., JOHANSON, Z., HARRINGTON, R.C., NEAR, T.J. & GRAHAM, M.R. (2013) An early fossil remora (Echeneoidea) reveals the evolutionary assembly of the adhesion disc. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**, 20131200.
- FRIEDMAN, M., KECK, B.P., DORNBURG, A., EYTAN, R.I., MARTIN, C.H., HULSEY, C.D., WAINWRIGHT, P.C. & NEAR, T.J. (2013) Molecular and fossil evidence place the origin of cichlid fishes long after Gondwanan rifting. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**, 20131733.
- FUJITA, K. (1989) Nomenclature of cartilaginous elements in the caudal skeleton of teleostean fishes. *Japanese Journal of Ichthyology* **36**, 22–29.
- FUJITA, K. (1990) *The caudal skeleton of teleostean fishes*. Tokai University Press.
- GAUDANT, M. (1978a) Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomaniennne du Portugal. Première partie: les 'acanthoptérygiens'. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* **63**, 105–149.
- GAUDANT, M. (1978b) Contribution à une révision des poissons crétacés du Jbel Tselfat (Rides préférales, Maroc). *Notes du Service Géologique du Maroc* **39**, 79–124.
- GAUDANT, M. (1978c) Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrisiformes et des Pattersonichthyiformes (poissons téléostéens) du Cénomanienn du Liban. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Série C, Sciences de la Terre* **41**.
- GAUDANT, M. (1979) Recherches sur les relations phylogénétiques de certains poissons Eurypterygii du Crétacé de la Méditerranée occidentale. *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Paris, Série D* **288**, 1047–1050.

- GAUTHIER, J., KLUGE, A.G. & ROWE, T. (1988) Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* **4**, 105–209.
- GAYET, M. (1980a) Contribution à l'étude anatomique et systématique des poissons cénomamiens du Liban, anciennement placés dans les acanthoptérygiens. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Série C, Sciences de la Terre* **44**, 1–149.
- GAYET, M. (1980b) Découverte dans le Crétacé de Hadjula (Liban) du plus ancien Caproidae connu. Etude anatomique et phylogénétique. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris* **2C**, 259–269.
- GAYET, M. (1980c) Recherches sur l'ichthyofaune cénomanienne des Monts de Judée: les 'acanthoptérygiens'. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* **66**, 75–128.
- GAYET, M. (1980d) Relations phylogénétiques des poissons Eurypterygii non Acanthomorpha. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris* **2C**, 321–337.
- GAYET, M. (1982) Essai de définition des relations phylogénétiques des Holocentroidea nov. et des Trachichthyoidea nov. (Pisces, Acanthopterygii, Béréciformes). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris* **4C**, 21–41.
- GEMBALLA, S. & BRITZ, R. (1998) Homology of intermuscular bones in acanthomorph fishes. *American Museum Novitates*, 1–25.
- GILL, A.C. (1996) Comments on an intercalary path for the glossopharyngeal (cranial IX) nerve as a synapomorphy of the Paracanthopterygii and on the phylogenetic position of the Gobiesocidae (Teleostei: Acanthomorpha). *Copeia*, 1022–1029.
- GILL, T. (1903) On the relations of the fishes of the family Lamprididae or opahs. *Proceedings of the United States National Museum* **26**, 915–924.
- GIRIBET, G. (2015) Morphology should not be forgotten in the era of genomics—a phylogenetic perspective. *Zoologischer Anzeiger* **256**, 96–103.
- GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, K.A., SCHULTZE, H.-P. & ARRATIA, G. (2013) Miniature armored acanthomorph teleosts from the Albian/Cenomanian (Cretaceous) of Mexico. In *Mesozoic Fishes 5 - Global Diversity and Evolution* (eds G. ARRATIA, H.-P. SCHULTZE & M.V.H. WILSON), pp. 457–487. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- GOSLINE, W.A. (1965) Teleostean phylogeny. *Copeia* **1965**, 186–194.
- GOSLINE, W.A. (1968) The suborders of Perciform fishes. *Proceedings of the United States National Museum* **124**.
- GOTTFRIED, M.D. (1989) Homology and terminology of higher teleost postcleithral elements. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* **21**, 283–290.
- GRAND, A., ZARAGÜETA-BAGILS, R., VÉLEZ, L.M. & UNG, V. (2014) A cladistic re-analysis of the Gadiformes (Teleostei, Paracanthopterygii) using three-item analysis. *Zootaxa* **3889**, 525–552.
- GRANDE, L. (1985) Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **181**, 231–372.

- GRANDE, L. (1988) A well preserved paracanthopterygian fish (Teleostei) from freshwater Lower Paleocene deposits of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* **8**, 117–130.
- GRANDE, L. (1994) Repeating patterns in nature, predictability, and ‘impact’ in science. In *Interpreting the Hierarchy of Nature* (eds L. GRANDE & O. RIEPPEL), pp. 61–84. Academic Press, New York.
- GRANDE, L. (2010) An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy. The resurrection of Holostei. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication* **6**, 1–871.
- GRANDE, T., BORDEN, W.C. & SMITH, W.L. (2013) Limits and relationships of Paracanthopterygii: A molecular framework for evaluating past morphological hypotheses. In *Mesozoic Fishes 5 - Global Diversity and Evolution* (eds G. ARRATIA, H.-P. SCHULTZE & M.V.H. WILSON), pp. 385–418. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- GREENWOOD, P.H., ROSEN, D.E., WEITZMAN, S.H. & MYERS, G.S. (1966) Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **131**, 341–455.
- GUINOT, G. & CAVIN, L. (2015) ‘Fish’ (Actinopterygii and Elasmobranchii) diversification patterns through deep time. *Biological Reviews* **sous presse**.
- HACKETT, S.J., KIMBALL, R.T., REDDY, S., BOWIE, R.C.K., BRAUN, E.L., BRAUN, M.J., CHOJNOWSKI, J.L., COX, W.A., HAN, K.-L., HARSHMAN, J., HUDDLESTON, C.J., MARKS, B.D., MIGLIA, K.J., MOORE, W.S., SHELDON, F.H., STEADMAN, D.W., WITT, C.C. & YURI, T. (2008) A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* **320**, 1763–1768.
- HAVIRD, J.C. & SANTOS, S.R. (2014) Performance of single and concatenated sets of mitochondrial genes at inferring metazoan relationships relative to full mitogenome data. *PLoS ONE* **9**, e84080.
- HEBERT, P.D.N., CYWINSKA, A., BALL, S.L. & DEWAARD, J.R. (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **270**, 313–321.
- HEIMBERG, A.M., COWPER-SALLARI, R., SÉMON, M., DONOGHUE, P.C.J. & PETERSON, K.J. (2010) microRNAs reveal the interrelationships of hagfish, lampreys, and gnathostomes and the nature of the ancestral vertebrate. *PNAS* **107**, 19379–19383.
- HENNIG, W. (1966) *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Chicago.
- HERMSEN, E.J. & HENDRICKS, J.R. (2008) W(h)ither fossils? Studying morphological character evolution in the age of molecular sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **95**, 72–100.
- HILLIS, D.M. (1987) Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**, 23–42.
- HILLIS, D.M. (2004) The Tree of Life and the Grand Synthesis of biology. In *Assembling the Tree of Life* (eds J. CRACRAFT & M.J. DONOGHUE), pp. 545–547. Oxford University Press, New York.
- HOLCROFT, N.I. (2004) A molecular test of alternative hypotheses of tetraodontiform (Acanthomorpha: Tetraodontiformes) sister group relationships using data from the RAG1 gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **32**, 749–760.

- HOLCROFT, N.I. & WILEY, E.O. (2008) Acanthuroid relationships revisited: a new nuclear gene-based analysis that incorporates tetraodontiform representatives. *Ichthyological Research* **55**, 274–283.
- HONMA, Y., USHIKI, T. & TAKEDA, M. (1999) Histology of the ink tube and its associated organs in a unicornfish, *Eumecichthys fiskii* (Lampridiformes). *Ichthyological Research* **46**, 19–25.
- HUELSENBECK, J.P. (1991) When are fossils better than extant taxa in phylogenetic analysis? *Systematic Zoology* **40**, 458–469.
- HUELSENBECK, J.P., BULL, J.J. & CUNNINGHAM, C.W. (1996) Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 152–158.
- HURLEY, I.A., MUELLER, R.L., DUNN, K.A., SCHMIDT, E.J., FRIEDMAN, M., HO, R.K., PRINCE, V.E., YANG, Z., THOMAS, M.G. & COATES, M.I. (2007) A new time-scale for ray-finned fish evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**, 489–498.
- IGLÉSIAS, S.P. (2014) Handbook of the marine fishes of Europe and adjacent waters (a natural classification based on collection specimens, with DNA barcodes and standardized photographs) - Volume II (Actinopterygians) - Provisional version 10. <http://iccanam.mnhn.fr/index.htm>
- INOUE, J.G., MIYA, M., TSUKAMOTO, K. & NISHIDA, M. (2003) Basal actinopterygian relationships: a mitogenomic perspective on the phylogeny of the ‘ancient fish’. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **26**, 110–120.
- ISHIGURO, N.B., MIYA, M. & NISHIDA, M. (2003) Basal euteleostean relationships: a mitogenomic perspective on the phylogenetic reality of the ‘Protacanthopterygii’. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **27**, 476–488.
- IVANOVA, N. V., ZEMLAK, T.S., HANNER, R.H. & HEBERT, P.D.N. (2007) Universal primer cocktails for fish DNA barcoding. *Molecular Ecology Notes* **7**, 544–548.
- IWASAKI, W., FUKUNAGA, T., ISAGOZAWA, R., YAMADA, K., MAEDA, Y., SATOH, T.P., SADO, T., MABUCHI, K., TAKESHIMA, H., MIYA, M. & NISHIDA, M. (2013) MitoFish and MitoAnnotator: a mitochondrial genome database of fish with an accurate and automatic annotation pipeline. *Molecular Biology and Evolution* **30**, 2531–2540.
- JANVIER, P. (2008) Early jawless vertebrates and cyclostome origins. *Zoological Science* **25**, 1045–1056.
- JANVIER, P. (2010) microRNAs revive old views about jawless vertebrate divergence and evolution. *PNAS* **107**, 19137–19138.
- JOHNSON, G.D. (1984) Percoidei: development and relationships. In *Ontogeny and Systematics of Fishes* pp. 464–498. American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication.
- JOHNSON, G.D. (1992) Monophyly of the euteleostean clades: Neoteleostei, Eurypterygii, and Ctenosquamata. *Copeia* **1992**, 8–25.
- JOHNSON, G.D. (1993) Percomorph phylogeny: progress and problems. *Bulletin of Marine Science* **52**, 3–28.
- JOHNSON, G.D. & PATTERSON, C. (1993) Percomorph phylogeny: a survey of acanthomorphs and a new proposal. *Bulletin of Marine Science* **52**, 554–626.

- JOHNSON, G.D. & PATTERSON, C. (1996) Relationships of lower euteleostean fishes. In *Interrelationships of Fishes* (eds M.L.J. STIASSNY, L.R. PARENTI & G.D. JOHNSON), pp. 251–317. Academic Press, San Diego.
- JOHNSON, G.D., PAXTON, J.R., SUTTON, T.T., SATOH, T.P., SADO, T., NISHIDA, M. & MIYA, M. (2009) Deep-sea mystery solved: astonishing larval transformations and extreme sexual dimorphism unite three fish families. *Biology Letters* **5**, 235–239.
- KASUMYAN, A.O. (2008) Sounds and sound production in fishes. *Journal of Ichthyology* **48**, 981–1030.
- KAWAGUCHI, A., MIYA, M. & NISHIDA, M. (2001) Complete mitochondrial DNA sequence of *Aulopus japonicus* (Teleostei: Aulopiformes), a basal Eurypterygii: longer DNA sequences and higher-level relationships. *Ichthyological Research* **48**, 213–223.
- KAWAHARA, R., MIYA, M., MABUCHI, K., LAVOUÉ, S., INOUE, J.G., SATOH, T.P., KAWAGUCHI, A. & NISHIDA, M. (2008) Interrelationships of the 11 gasterosteiform families (sticklebacks, pipefishes, and their relatives): a new perspective based on whole mitogenome sequences from 75 higher teleosts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **46**, 224–236.
- KLUGE, A.G. (1989) A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* **38**, 7–25.
- VAN DER LAAN, R., ESCHMEYER, W.N. & FRICKE, R. (2014) Family-group names of Recent fishes. *Zootaxa* **3882**, 1–230.
- LAUDER, G. V. & LIEM, K.F. (1983) The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* **150**, 95–197.
- LAURIN, M. & REISZ, R.R. (1995) A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* **113**, 165–223.
- LAUTRÉDOU, A.-C., BONILLO, C., DENYS, G.P.J., CRUAUD, C., OZOUF-COSTAZ, C., LECOINTRE, G. & DETTAÏ, A. (2010) Molecular taxonomy and identification within the Antarctic genus *Trematomus* (Notothenioidei, Teleostei): How valuable is barcoding with COI? *Polar Science* **4**, 333–352.
- LAUTRÉDOU, A.-C., MOTOMURA, H., GALLUT, C., OZOUF-COSTAZ, C., CRUAUD, C., LECOINTRE, G. & DETTAÏ, A. (2013) New nuclear markers and exploration of the relationships among Serraniformes (Acanthomorpha, Teleostei): the importance of working at multiple scales. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **67**, 140–155.
- LAVOUÉ, S., MIYA, M., POULSEN, J.Y., MØLLER, P.R. & NISHIDA, M. (2008) Monophyly, phylogenetic position and inter-familial relationships of the Alepocephaliformes (Teleostei) based on whole mitogenome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **47**, 1111–1121.
- LAVOUÉ, S., NAKAYAMA, K., JERRY, D.R., YAMANOUÉ, Y., YAGISHITA, N., SUZUKI, N., NISHIDA, M. & MIYA, M. (2014) Mitogenomic phylogeny of the Percichthyidae and Centrarchiformes (Percomorphaceae): comparison with recent nuclear gene-based studies and simultaneous analysis. *Gene*.

- LÊ, H.L.V., LECOINTRE, G. & PERASSO, R. (1993) A 28S rRNA-based phylogeny of the gnathostomes: first steps in the analysis of conflict and congruence with morphologically based cladograms. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **2**, 31–51.
- LECOINTRE, G. (2010) Gonorhynchiformes in the teleostean phylogeny: molecules and morphology used to investigate interrelationships of the Ostariophysi. In *Gonorhynchiformes and Ostariophysan Relationships: A Comprehensive Review* (eds T. GRANDE, F.J. POYATO-ARIZA & R. DIOGO), pp. 356–400. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- LECOINTRE, G. & NELSON, G.J. (1996) Clupeomorpha, sister-group of Ostariophysi. In *Interrelationships of Fishes* (eds M.L.J. STIASSNY, L.R. PARENTI & G.D. JOHNSON), pp. 193–208. Academic Press, San Diego.
- LECOINTRE, G., PHILIPPE, H., LÊ, H.L.V. & LE GUYADER, H. (1993) Species sampling has a major impact on phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **2**, 205–224.
- LEGG, D.A., SUTTON, M.D. & EDGEcombe, G.D. (2013) Arthropod fossil data increase congruence of morphological and molecular phylogenies. *Nature Communications* **4**, 2485.
- LEMMON, A.R., BROWN, J.M., STANGER-HALL, K. & LEMMON, E.M. (2009) The effect of ambiguous data on phylogenetic estimates obtained by maximum likelihood and bayesian inference. *Systematic Biology* **58**, 130–145.
- LEMMON, E.M. & LEMMON, A.R. (2013) High-throughput genomic data in systematics and phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **44**, 99–121.
- LEUNG, T.L.F. (2014) Fish as parasites: an insight into evolutionary convergence in adaptations for parasitism. *Journal of Zoology* **294**, 1–12.
- LI, B., DETTAÏ, A., CRUAUD, C., COULOUX, A., DESOUTTER-MENIGER, M. & LECOINTRE, G. (2009) RNF213, a new nuclear marker for acanthomorph phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **50**, 345–363.
- LI, B. & LECOINTRE, G. (2009) Formalizing reliability in the taxonomic congruence approach. *Zoologica Scripta* **38**, 101–112.
- LI, C., BETANCUR-R., R., SMITH, W.L. & ORTÍ, G. (2011) Monophyly and interrelationships of Snook and Barramundi (Centropomidae sensu Greenwood) and five new markers for fish phylogenetics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **60**, 463–471.
- LI, C., LU, G. & ORTÍ, G. (2008) Optimal data partitioning and a test case for ray-finned fishes (Actinopterygii) based on ten nuclear loci. *Systematic Biology* **57**, 519–539.
- LI, C., ORTÍ, G., ZHANG, G. & LU, G. (2007) A practical approach to phylogenomics: the phylogeny of ray-finned fish (Actinopterygii) as a case study. *BMC Evolutionary Biology* **7**, 44.
- LI, C., ORTÍ, G. & ZHAO, J. (2010) The phylogenetic placement of siniperacid fishes ('Perciformes') revealed by 11 nuclear loci. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **56**, 1096–1104.
- LI, J., XIA, R., MCDOWALL, R.M., LÓPEZ, J.A., LEI, G. & FU, C. (2010) Phylogenetic position of the enigmatic *Lepidogalaxias salamandroides* with comment on the orders of lower euteleostean fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **57**, 932–936.

- LIVEZEY, B.C. & ZUSI, R.L. (2007) Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society* **149**, 1–95.
- LÓPEZ, J.A., CHEN, W.-J. & ORTÍ, G. (2004) Esociform phylogeny. *Copeia* **2004**, 449–464.
- LÓPEZ-ARBARELLO, A., ARRATIA, G. & TUNIK, M.A. (2003) *Saldenioichthys remotus* gen. et sp. nov. (Teleostei, Perciformes) and other acanthomorph remains from the Maastrichtian Saldeño Formation (Mendoza, Argentina). *Mitteilungen aus der Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe* **6**, 161–172.
- LOVEJOY, N.R. & COLLETTE, B.B. (2001) Phylogenetic relationships of New World needlefishes (Teleostei: Belontiidae) and the biogeography of transitions between marine and freshwater habitats. *Copeia* **2001**, 324–338.
- MABEE, P.M., ASHBURNER, M., CRONK, Q., GKOUTOS, G. V., HAENDEL, M., SEGERDELL, E., MUNGALL, C. & WESTERFIELD, M. (2007) Phenotype ontologies: the bridge between genomics and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **22**, 345–350.
- MAISEY, J.G. & BLUM, S. (1991) *Araripichthys*. In *Santana Fossils: an Illustrated Atlas* (ed J.G. MAISEY), pp. 208–217. TFH Publications, Neptune, New Jersey.
- MAISEY, J.G. & MOODY, J.M. (2001) A review of the problematic extinct teleost fish *Araripichthys*, with a description of a new species from the Lower Cretaceous of Venezuela. *American Museum Novitates* **3324**, 1–27.
- MAMANOVA, L., COFFEY, A.J., SCOTT, C.E., KOZAREWA, I., TURNER, E.H., KUMAR, A., HOWARD, E., SHENDURE, J. & TURNER, D.J. (2010) Target-enrichment strategies for next-generation sequencing. *Nature Methods* **7**, 111–118.
- MARKLE, D.F. (1989) Aspects of character homology and phylogeny of the Gadiformes. *Science Series of the Natural History Museum of Los Angeles County* **32**, 59–88.
- MAYR, G. (2011) Metaves, Mirandornithes, Strisores and other novelties - a critical review of the higher-level phylogeny of neornithine birds. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **49**, 58–76.
- MCCORMACK, J.E., HIRD, S.M., ZELLMER, A.J., CARSTENS, B.C. & BRUMFIELD, R.T. (2013) Applications of next-generation sequencing to phylogeography and phylogenetics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **66**, 526–538.
- MCCUNE, A.R. & CARLSON, R.L. (2004) Twenty ways to lose your bladder: common natural mutants in zebrafish and widespread convergence of swim bladder loss among teleost fishes. *Evolution & Development* **6**, 246–259.
- MEYER, A. (1993) Evolution of mitochondrial DNA in fishes. In *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes* (eds HOCHACHKA & MOMMSEN), pp. 1–38.
- MEYER, A. & ZARDOYA, R. (2003) Recent advances in the (molecular) phylogeny of vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**, 311–338.

- MIYA, M. & NISHIDA, M. (2000) Use of mitogenomic information in teleostean molecular phylogenetics: a tree-based exploration under the maximum-parsimony optimality criterion. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **17**, 437–455.
- MIYA, M. & NISHIDA, M. (2014) The mitogenomic contributions to molecular phylogenetics and evolution of fishes: a 15-year retrospect. *Ichthyological Research* **62**, 29–71.
- MIYA, M., FRIEDMAN, M., SATOH, T.P., TAKESHIMA, H., SADO, T., IWASAKI, W., YAMANOUÉ, Y., NAKATANI, M., MABUCHI, K., INOUE, J.G., POULSEN, J.Y., FUKUNAGA, T., SATO, Y. & NISHIDA, M. (2013) Evolutionary origin of the Scombridae (tunas and mackerels): members of a Paleogene adaptive radiation with 14 other pelagic fish families. *PLoS ONE* **8**, e73535.
- MIYA, M., HOLCROFT, N.I., SATOH, T.P., YAMAGUCHI, M., NISHIDA, M. & WILEY, E.O. (2007) Mitochondrial genome and a nuclear gene indicate a novel phylogenetic position of deep-sea tube-eye fish (Stylephoridae). *Ichthyological Research* **54**, 323–332.
- MIYA, M., KAWAGUCHI, A. & NISHIDA, M. (2001) Mitogenomic exploration of higher teleostean phylogenies: a case study for moderate-scale evolutionary genomics with 38 newly determined complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Biology and Evolution* **18**, 1993–2009.
- MIYA, M., SATOH, T.P. & NISHIDA, M. (2005) The phylogenetic position of toadfishes (order Batrachoidiformes) in the higher ray-finned fish as inferred from partitioned Bayesian analysis of 102 whole mitochondrial genome sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* **85**, 289–306.
- MIYA, M., TAKESHIMA, H., ENDO, H., ISHIGURO, N.B., INOUE, J.G., MUKAI, T., SATOH, T.P., YAMAGUCHI, M., KAWAGUCHI, A., MABUCHI, K., SHIRAI, S.M. & NISHIDA, M. (2003) Major patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **26**, 121–138.
- MIYAMOTO, M.M. & FITCH, W.M. (1995) Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology* **44**, 64–76.
- MOK, H. & CHANG, H. (1986) Articulation of the pelvic spine in acanthopterygian fishes, with notes on its phylogenetic implications. *Japanese Journal of Ichthyology* **33**, 145–150.
- MONOD, T. (1968) Le complexe urophore des poissons téléostéens. *Mémoires de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire* **81**.
- MOORE, J.A. (1993) Phylogeny of the Trachichthyiformes (Teleostei: Percomorpha). *Bulletin of Marine Science* **52**, 114–136.
- MUELLER, R.L. (2006) Evolutionary rates, divergence dates, and the performance of mitochondrial genes in Bayesian phylogenetic analysis. *Systematic Biology* **55**, 289–300.
- MURRAY, A.M. (1996) A new Paleocene genus and species of percopsid, †*Massamorichthys wilsoni* (Paracanthopterygii) from Joffre Bridge, Alberta, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* **16**, 642–652.
- MURRAY, A.M. & CUMBAA, S.L. (2013) Early Turonian acanthomorphs from Lac des Bois, Northwest Territories, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* **33**, 293–300.

- MURRAY, A.M. & WILSON, M.V.H. (1996) A new Palaeocene genus and species of percopsiform (Teleostei: Paracanthopterygii) from the Paskapoo Formation, Smoky Tower, Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences* **33**, 429–438.
- MURRAY, A.M. & WILSON, M.V.H. (1999) Contributions of fossils to the phylogenetic relationships of the percopsiform fishes (Teleostei: Paracanthopterygii): order restored. In *Mesozoic Fishes 2 - Systematics and Fossil Record* (eds G. ARRATIA & H.-P. SCHULTZE), pp. 397–411. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- MURRAY, A.M. & WILSON, M.V.H. (2014) Four new basal acanthomorph fishes from the Late Cretaceous of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* **34**, 34–48.
- NABHAN, A.R. & SARKAR, I.N. (2012) The impact of taxon sampling on phylogenetic inference: A review of two decades of controversy. *Briefings in Bioinformatics* **13**, 122–134.
- NAYLOR, G.J.P. & ADAMS, D.C. (2001) Are the fossil data really at odds with the molecular data? Morphological evidence for Cetartiodactyla phylogeny reexamined. *Systematic Biology* **50**, 444–453.
- NEAR, T.J. (2009) Conflict and resolution between phylogenies inferred from molecular and phenotypic data sets for hagfish, lampreys, and gnathostomes. *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution* **312**, 749–761.
- NEAR, T.J., DORNBURG, A., EYTAN, R.I., KECK, B.P., SMITH, W.L., KUHN, K.L., MOORE, J.A., PRICE, S.A., BURBRINK, F.T., FRIEDMAN, M. & WAINWRIGHT, P.C. (2013) Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes. *PNAS* **110**, 12738–12743.
- NEAR, T.J., DORNBURG, A., HARRINGTON, R.C., OLIVEIRA, C., PIETSCH, T.W., THACKER, C.E., SATOH, T.P., KATAYAMA, E., WAINWRIGHT, P.C., EASTMAN, J.T. & BEAULIEU, J.M. (2015) Identification of the notothenioid sister lineage illuminates the biogeographic history of an Antarctic adaptive radiation. *BMC Evolutionary Biology* **15**, 109. BMC Evolutionary Biology.
- NEAR, T.J., EYTAN, R.I., DORNBURG, A., KUHN, K.L., MOORE, J.A., DAVIS, M.P., WAINWRIGHT, P.C., FRIEDMAN, M. & SMITH, W.L. (2012) Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification. *PNAS* **109**, 13698–13703.
- NEAR, T.J., SANDEL, M., KUHN, K.L., UNMACK, P.J., WAINWRIGHT, P.C. & SMITH, W.L. (2012) Nuclear gene-inferred phylogenies resolve the relationships of the enigmatic pygmy sunfishes, *Elassoma* (Teleostei: Percomorpha). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **63**, 388–395.
- NELSON, G.J. (1969a) Origin and diversification of teleostean fishes. *Annals of the New York Academy of Sciences* **167**, 18–30.
- NELSON, G.J. (1969b) Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **141**.
- NELSON, G.J. (1989) Phylogeny of major fish groups. In *The Hierarchy of Life* (eds B. FERNHOLM, K. BREMER, L. BRUNDIN, H. JÖRNVALL, L. RUTBERG & E. WANNTORP), pp. 325–336. Elsevier, Amsterdam.
- NELSON, J.S. (2006) *Fishes of the World*. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.

- NEWBREY, M.G., MURRAY, A.M., WILSON, M.V.H., BRINKMAN, D.B. & NEUMAN, A.G. (2013) A new species of the paracanthopterygian *Xenyllion* from the Mowry Formation (Cenomanian) of Utah, USA. In *Mesozoic Fishes 5 - Global Diversity and Evolution* (eds G. ARRATIA, H.-P. SCHULTZE & M.V.H. WILSON), pp. 363–384. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- NIEMILLER, M.L., HIGGS, D.M. & SOARES, D. (2013) Evidence for hearing loss in amblyopsid cavefishes. *Biology Letters* **9**, 20130104.
- NIXON, K.C. & CARPENTER, J.M. (1996) On simultaneous analysis. *Cladistics* **12**, 221–241.
- NOLF, D. (2004) Otolithes de poissons aptiens du Maestrazgo (province de Catellon, Espagne orientale). *Bulletin de l'Institut Royal de Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* **74**, 101–120.
- O'LEARY, M.A., BLOCH, J.I., FLYNN, J.J., GAUDIN, T.J., GIALLOMBARDO, A., GIANNINI, N.P., ET AL. (2013) The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. *Science* **339**, 662–667.
- OELSCHLÄGER, H.A. (1976) On the evolution and ecological adaptations of the Allotriognathi. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* **40**, 691–694.
- OELSCHLÄGER, H.A. (1983) Vergleichende und funktionelle Anatomie der Allotriognathi (= Lampridiformes), ein Beitrag zur Evolutionsmorphologie der Knochenfische. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* **541**, 1–127.
- OLNEY, J.E. (1984) Lampriformes: development and relationships. In *Ontogeny and Systematics of Fishes* (eds H.G. MOSER, W.J. RICHARDS, D.M. COHEN, M.P. FAHAY, A.W. KENDALL & S.L. RICHARDSON), pp. 368–379. American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication.
- OLNEY, J.E., JOHNSON, G.D. & BALDWIN, C.C. (1993) Phylogeny of lampridiform fishes. *Bulletin of Marine Science* **52**, 137–169.
- ORGAN, C. (2012) Genomics and the lost world: palaeontological insights into genome evolution. In *From Clone to Bone: the Synergy of Morphological and Molecular Tools in Palaeobiology* (eds R.J. ASHER & J. MÜLLER), p. 387. Cambridge University Press, Cambridge.
- ORGAN, C.L., SHEDLOCK, A.M., MEADE, A., PAGEL, M. & EDWARDS, S. V. (2007) Origin of avian genome size and structure in non-avian dinosaurs. *Nature* **446**, 180–184.
- OTERO, O. (1997) Un nouveau genre d'Aipichthyoidea (Teleostei, Acanthomorpha) du Cénomanien inférieur marin de Hgula (Liban) : description et relations phylogénétiques. *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Paris, Sciences de la Terre et des planètes* **325**, 453–458.
- OTERO, O. (2004) Anatomy, systematics and phylogeny of both Recent and fossil latid fishes (Teleostei, Perciformes, Latidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **141**, 81–133.
- OTERO, O. & GAYET, M. (1995) Etude phylogénétique des aipichthyides, poissons téléostéens de la Téthys cénomaniennne. *Geobios* **19**, 221–224.
- OTERO, O. & GAYET, M. (1996) Anatomy and phylogeny of the Aipichthyoidea nov. of the Cenomanian Tethys and their place in the Acanthomorpha (Teleostei). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* **202**, 313–344.

- OTERO, O., DUTOUR, Y. & GAYET, M. (1995) *Hgulichthys*, nouveau genre de Lissoberycinae (Trachichthyiformes, Trachichthyoidea) du Cénomanién inférieur marin de Hgula (Liban). Implications phylogénétiques. *Geobios* **28**, 711–717.
- PARADIS, E. (2004) Can extinction rates be estimated without fossils? *Journal of Theoretical Biology* **229**, 19–30.
- PARENTI, L.R. (1993) Relationships of atherinomorph fishes (Teleostei). *Bulletin of Marine Science* **52**, 170–196.
- PARENTI, L.R. & SONG, J. (1996) Phylogenetic significance of the pectoral-pelvic fin association in acanthomorph fishes: a reassessment using comparative neuroanatomy. In *Interrelationships of Fishes* (eds M.L.J. STIASSNY, L.R. PARENTI & G.D. JOHNSON), pp. 427–444. Academic Press, San Diego.
- PARHAM, J.F., DONOGHUE, P.C.J., BELL, C.J., CALWAY, T.D., HEAD, J.J., HOLROYD, P.A., ET AL. (2012) Best practices for justifying fossil calibrations. *Systematic Biology* **61**, 346–359.
- PATTERSON, C. (1964) A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* **247**, 213–482.
- PATTERSON, C. (1967) New Cretaceous berycoid fishes from Lebanon. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* **14**, 67–109.
- PATTERSON, C. (1968) The caudal skeleton in Mesozoic acanthopterygian fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* **17**, 47–102.
- PATTERSON, C. (1973) Interrelationships of holosteans. In *Interrelationships of Fishes* (eds P.H. GREENWOOD, R.S. MILES & C. PATTERSON), pp. 233–305. Academic Press, London.
- PATTERSON, C. (1981) Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12**, 195–223.
- PATTERSON, C. (1987) *Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise?* Cambridge University Press, Cambridge.
- PATTERSON, C. (1993a) An overview of the early fossil record of acanthomorphs. *Bulletin of Marine Science* **52**, 29–59. University of Miami-Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science.
- PATTERSON, C. (1993b) Osteichthyes: Teleostei. In *The Fossil Record 2* (ed M.J. BENTON), pp. 621–656. Chapman & Hall, London.
- PATTERSON, C. & JOHNSON, G.D. (1995) The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 1–83.
- PATTERSON, C. & ROSEN, D.E. (1977) Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **158**, 83–172.
- PATTERSON, C. & ROSEN, D.E. (1989) The Paracanthopterygii revisited: order and disorder. *Science Series of the Natural History Museum of Los Angeles County* **32**, 5–36.

- PATTERSON, C., WILLIAMS, D.M. & HUMPHRIES, C.J. (1993) Congruence between molecular and morphological phylogenies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**, 153–188.
- PAXTON, J.R. (1972) Osteology and relationships of the lanternfishes (family Myctophidae). *Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County* **13**, 1–81.
- PETERSON, K.J., SUMMONS, R.E. & DONOGHUE, P.C.J. (2007) Molecular palaeobiology. *Palaeontology* **50**, 775–809.
- PHILIPPE, H., BRINKMANN, H., LAVROV, D. V., LITTLEWOOD, D.T.J., MANUEL, M., WÖRHEIDE, G. & BAURAIN, D. (2011) Resolving difficult phylogenetic questions: why more sequences are not enough. *PLoS Biology* **9**, e1000602.
- PIETSCH, T.W. (1978) The feeding mechanism of *Stylephorus chordatus* (Teleostei: Lampridiformes): functional and ecological implications. *Copeia* **1978**, 255.
- DE PINNA, M.C.C. (1991) Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* **7**, 367–394.
- DE PINNA, M.C.C. (1996) Teleostean monophyly. In *Interrelationships of Fishes* (eds M.L.J. STIASSNY, L.R. PARENTI & G.D. JOHNSON), pp. 147–162. Academic Press, San Diego.
- PLEIJEL, F. (2005) On character coding for phylogeny reconstruction. *Cladistics* **11**, 309–315.
- POLLOCK, D.D., ZWICKL, D.J., MCGUIRE, J.A. & HILLIS, D.M. (2002) Increased taxon sampling is advantageous for phylogenetic inference. *Systematic Biology* **51**, 664–671.
- POULSEN, J.Y., BYRKJEDAL, I., WILLASSEN, E., REES, D., TAKESHIMA, H., SATOH, T.P., SHINOHARA, G., NISHIDA, M. & MIYA, M. (2013) Mitogenomic sequences and evidence from unique gene rearrangements corroborate evolutionary relationships of Myctophiformes (Neoteleostei). *BMC Evolutionary Biology* **13**, 111.
- PRICE, S.A., SCHMITZ, L., OUFIERO, C.E., EYTAN, R.I., DORNBURG, A., SMITH, W.L., FRIEDMAN, M., NEAR, T.J. & WAINWRIGHT, P.C. (2014) Two waves of colonization straddling the K-Pg boundary formed the modern reef fish fauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**, 20140321.
- PROKOFIEV, A.M. (2006) Fossil myctophoid fishes (Myctophiformes: Myctophoidei) from Russia and adjacent regions. *Journal of Ichthyology* **46**, S38–S83.
- PYRON, R.A. (2011) Divergence time estimation using fossils as terminal taxa and the origins of Lissamphibia. *Systematic Biology* **60**, 466–481.
- PYRON, R.A. (2015) Post-molecular systematics and the future of phylogenetics. *Trends in Ecology & Evolution* **30**, 384–389.
- DE QUEIROZ, A. & GATESY, J. (2007) The supermatrix approach to systematics. *Trends in Ecology and Evolution* **22**, 34–41.
- RADOVČIĆ, J. (1975) Some new Upper Cretaceous teleosts from Yugoslavia with special reference to localities, geology and palaeoenvironment. *Palaeontologia Jugoslavica* **17**, 1–55.

- RAMÍREZ, M.J., CODDINGTON, J.A., MADDISON, W.P., MIDFORD, P.E., PRENDINI, L., MILLER, J., GRISWOLD, C.E., HORMIGA, G., SIERWALD, P., SCHARFF, N., BENJAMIN, S.P. & WHEELER, W.C. (2007) Linking of digital images to phylogenetic data matrices using a morphological ontology. *Systematic Biology* **56**, 283–294.
- REEDER, T.W., TOWNSEND, T.M., MULCAHY, D.G., NOONAN, B.P., WOOD, P.L., SITES, J.W. & WIENS, J.J. (2015) Integrated analyses resolve conflicts over squamate reptile phylogeny and reveal unexpected placements for fossil taxa. *PLoS ONE* **10**, e0118199.
- REGAN, C.T. (1907) On the anatomy, classification, and systematic position of the teleostean fishes of the suborder Allotriognathi. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1907**, 634–643.
- REGAN, C.T. (1908) The systematic position of *Stylophorus chordatus*. *Annals and Magazine of Natural History* **8**, 447–449.
- REGAN, C.T. (1924) The morphology of a rare oceanic fish, *Stylophorus chordatus*, Shaw ; based on specimens collected in the Atlantic by the ‘Dana’ Expeditions, 1920-1922. *Proceedings of the Royal Society of London B* **96**, 193–207.
- RICHARDS, S. (2015) It’s more than stamp collecting: how genome sequencing can unify biological research. *Trends in Genetics* **31**, 411–421.
- ROA-VARÓN, A. & ORTÍ, G. (2009) Phylogenetic relationships among families of Gadiformes (Teleostei, Paracanthopterygii) based on nuclear and mitochondrial data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **52**, 688–704.
- ROBERTS, T.R. (2012) *Systematics, Biology and Distribution of the Species of the Oceanic Oarfish Genus Regalecus (Teleostei, Lampridiformes, Regalecidae)*. Publications Scientifiques du Muséum, Paris.
- ROSEN, D.E. (1973) Interrelationships of higher euteleostean fishes. In *Interrelationships of Fishes* (eds P.H. GREENWOOD, R.S. MILES & C. PATTERSON), pp. 397–513. Academic Press, London.
- ROSEN, D.E. (1982) Teleostean interrelationships, morphological function and evolutionary inference. *American Zoologist* **22**, 261–273.
- ROSEN, D.E. (1984) Zeiforms as primitive plectognath fishes. *American Museum Novitates* **2782**, 1–45.
- ROSEN, D.E. (1985) An essay on euteleostean classification. *American Museum Novitates* **2827**, 1–57.
- ROSEN, D.E. & PATTERSON, C. (1969) The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **141**, 357–474.
- ROURE, B., BAURAIN, D. & PHILIPPE, H. (2013) Impact of missing data on phylogenies inferred from empirical phylogenomic data sets. *Molecular Biology and Evolution* **30**, 197–214.
- SANTINI, F., HARMON, L.J., CARNEVALE, G. & ALFARO, M.E. (2009) Did genome duplication drive the origin of teleosts? A comparative study of diversification in ray-finned fishes. *BMC Evolutionary Biology* **9**, 194.

- SANTINI, F., SORENSON, L. & ALFARO, M.E. (2013) A new phylogeny of tetraodontiform fishes (Tetraodontiformes, Acanthomorpha) based on 22 loci. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **69**, 177–187.
- SANTINI, F. & TYLER, J.C. (2003) A phylogeny of the families of fossil and extant tetraodontiform fishes (Acanthomorpha, Tetraodontiformes), Upper Cretaceous to Recent. *Zoological Journal of the Linnean Society* **139**, 565–617.
- SANTINI, F. & TYLER, J.C. (2004) The importance of even highly incomplete fossil taxa in reconstructing the phylogenetic relationships of the Tetraodontiformes (Acanthomorpha: Pisces). *Integrative and Comparative Biology* **44**, 349–357.
- SATOH, T.P., MIYA, M., ENDO, H. & NISHIDA, M. (2006) Round and pointed-head grenadier fishes (Actinopterygii: Gadiformes) represent a single sister group: evidence from the complete mitochondrial genome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **40**, 129–138.
- SAUQUET, H. (2013) A practical guide to molecular dating. *Comptes Rendus Palevol* **12**, 355–367.
- SCHOCH, R.R. & SUES, H.-D. (2015) A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan. *Nature* **sous presse**.
- SCOTLAND, R.W., OLMSTEAD, R.G. & BENNETT, J.R. (2003) Phylogeny reconstruction: the role of morphology. *Systematic Biology* **52**, 539–548.
- SETIAMARGA, D.H.E., MIYA, M., YAMANOUÉ, Y., MABUCHI, K., SATOH, T.P., INOUE, J.G. & NISHIDA, M. (2008) Interrelationships of Atherinomorpha (medakas, flyingfishes, killifishes, silversides, and their relatives): the first evidence based on whole mitogenome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **49**, 598–605.
- SIMMONS, M.P. & MIYA, M. (2004) Efficiently resolving the basal clades of a phylogenetic tree using Bayesian and parsimony approaches: a case study using mitogenomic data from 100 higher teleost fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **31**, 351–362.
- SMITH, W.L. & CRAIG, M.T. (2007) Casting the percomorph net widely: the importance of broad taxonomic sampling in the search for the placement of serranid and percoid fishes. *Copeia* **2007**, 35–55.
- SMITH, W.L. & WHEELER, W.C. (2004) Polyphyly of the mail-cheeked fishes (Teleostei: Scorpaeniformes): evidence from mitochondrial and nuclear sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **32**, 627–646.
- SMITH, W.L. & WHEELER, W.C. (2006) Venom evolution widespread in fishes: a phylogenetic road map for the bioprospecting of piscine venoms. *The Journal of Heredity* **97**, 206–217.
- SONG, H.Y., MABUCHI, K., SATOH, T.P., MOORE, J.A., YAMANOUÉ, Y., MIYA, M. & NISHIDA, M. (2014) Mitogenomic circumscription of a novel percomorph fish clade mainly comprising ‘Syngnathoidei’ (Teleostei). *Gene* **542**, 146–155.
- SORBINI, C. & SORBINI, L. (1999) The Cretaceous fishes of Nardò. 10°. *Nardovelifer altipinnis*, gen. nov. et sp. nov. (Teleostei, Lampridiformes, Veliferidae). *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca* **8**, 11–27.

- SORBINI, L. (1981) The Cretaceous fishes of Nardo. 1. Order Gasterosteiformes (Pisces). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona* **8**, 1–27.
- SORBINI, L. & BANNIKOV, A.F. (1991) The Cretaceous fishes of Nardò. 2°. An enigmatic spiny-rayed fish. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* **30**, 239–249.
- SORENSEN, M.D. (1999) TreeRot, version 2. Boston University, Boston.
- SORENSEN, M.D. & FRANZOSA, E.A. (2007) TreeRot version 3. Boston University, Boston.
- SPRINGER, M.S., STANHOPE, M.J., MADSEN, O. & DE JONG, W.W. (2004) Molecules consolidate the placental mammal tree. *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 430–438.
- SPRINGER, M.S., TEELING, E.C., MADSEN, O., STANHOPE, M.J. & DE JONG, W.W. (2001) Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation. *PNAS* **98**, 6241–6246.
- SPRINGER, V.G. & JOHNSON, G.D. (2004) Study of the dorsal gill-arch musculature of teleostome fishes, with special reference to the Actinopterygii. *Bulletin of the Biological Society of Washington* **11**, 1–260.
- SPRINGER, V.G. & ORRELL, T.M. (2004) Phylogenetic analysis of acanthomorph fishes based on dorsal gill-arch muscles and skeleton. *Bulletin of the Biological Society of Washington* **11**, 237–260.
- STADLER, T. (2010) Sampling-through-time in birth-death trees. *Journal of Theoretical Biology* **267**, 396–404.
- STARKS, E.C. (1908) The characters of Atelaxia, a new suborder of fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **52**, 17–22.
- STEWART, J.D. (1996) Cretaceous acanthomorphs of North America. In *Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology* (eds G. ARRATIA & G. VIOHL), pp. 383–394. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- STEWART, T.A., SMITH, W.L. & COATES, M.I. (2014) The origins of adipose fins: an analysis of homoplasy and the serial homology of vertebrate appendages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**, 20133120.
- STEYSKAL, G.C. (1980) The grammar of family-group names as exemplified by those of fishes. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **93**, 168–177.
- STIASSNY, M.L.J. (1986) The limits and relationships of the acanthomorph teleosts. *Journal of Zoology (B)* **1**, 411–460.
- STIASSNY, M.L.J. (1993) What are grey mullets? *Bulletin of Marine Science* **52**, 197–219.
- STIASSNY, M.L.J. (1996) Basal ctenosquamate relationships and the interrelationships of the myctophiform (scopelomorph) fishes. In *Interrelationships of Fishes* (eds M.L.J. STIASSNY, L.R. PARENTI & G.D. JOHNSON), pp. 405–426. Academic Press, San Diego.
- STIASSNY, M.L.J. & MOORE, J.A. (1992) A review of the pelvic girdle of acanthomorph fishes, with comments on hypotheses of acanthomorph intrarelationships. *Zoological Journal of the Linnean Society* **104**, 209–242.

- ŚWIDNICKI, J. (1991) New data on the osteology of some species of *Bregmaceros* (Teleostei, Gadiformes). *Journal of Morphology* **208**, 129–160.
- SWOFFORD, D.L. (2001) *PAUP**, *Phylogenetic Analysis Using Parsimony *and other methods*, Version 4.0 Documentation.
- SWOFFORD, D.L. & BEGLE, D.P. (1993) *PAUP*, *Phylogenetic Analysis Using Parsimony*, Version 3.1, User's manual.
- TAVERNE, L. (2004) Les poissons crétacés de Nardò. 17°. *Aspesaipichthys cavaensis* gen. et sp. nov. (Teleostei, Acanthomorpha, Aipichthyoidea). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona: Geologia Paleontologia Preistoria* **28**, 3–15.
- TAVERNE, L. (2010) Les poissons crétacés de Nardò. 32°. Trois nouveaux Perciformes: *Zorzinperca weverberghi* gen. et sp. nov., *Johnsonperca annavaccarii* gen. et sp. nov. et *Bannikovperca apula* gen. et sp. nov. (Teleostei, Percomorpha). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona: Geologia Paleontologia Preistoria* **34**, 51–80.
- TAVERNE, L. (2011) Les poissons du Santonien (Crétacé supérieur) d'Apricena (Italie du Sud). 3°. *Apricenaichthys italicus* gen. et sp. nov. (Teleostei, Polymixiiformes). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona: Geologia Paleontologia Preistoria* **35**, 19–31.
- TELETCHEA, F., LAUDET, V. & HÄNNI, C. (2006) Phylogeny of the Gadidae (sensu Svetovidov, 1948) based on their morphology and two mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **38**, 189–199.
- TEMPLETON, J.E.L., BROTHERTON, P.M., LLAMAS, B., SOUBRIER, J., HAAK, W., COOPER, A. & AUSTIN, J.J. (2013) DNA capture and next-generation sequencing can recover whole mitochondrial genomes from highly degraded samples for human identification. *Investigative Genetics* **4**, 26.
- THACKER, C.E. (2009) Phylogeny of Gobioidae and placement within Acanthomorpha, with a new classification and investigation of diversification and character evolution. *Copeia* **1**, 93–104.
- TYLER, J.C. & KRIŽNAR, M. (2013) A new genus and species, *Slovenitriacanthus saksidai*, from southwestern Slovenia, of the Upper Cretaceous basal tetraodontiform fish family Cretatriacanthidae (Plectocretacicoidea). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona: Geologia Paleontologia Preistoria* **37**, 45–56.
- TYLER, J.C. & SANTINI, F. (2005) A phylogeny of the fossil and extant zeiform-like fishes, Upper Cretaceous to Recent, with comments on the putative zeomorph clade (Acanthomorpha). *Zoologica Scripta* **34**, 157–175.
- TYLER, J.C. & SORBINI, L. (1996) New superfamily and three new families of tetraodontiform fishes from the Upper Cretaceous: the earliest and most morphologically primitive plectognaths. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* **82**, 1–59.
- TYLER, J.C., BRONZI, P. & GHIANDONI, A. (2000) The Cretaceous fishes of Nardò. 11°. A new genus and species of Zeiformes, *Cretazeus rinaldii*, the earliest record for the order. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona* **24**, 11–28.

- TYLER, J.C., O'TOOLE, B. & WINTERBOTTOM, R. (2003) Phylogeny of the genera and families of Zeiform fishes, with comments on their relationships with tetraodontiforms and caproids. *Smithsonian Contributions to Zoology*.
- VIDAL, N. & HEDGES, S.B. (2009) The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. *Comptes Rendus Biologies* **332**, 129–139.
- WAINWRIGHT, P.C., SMITH, W.L., PRICE, S.A., TANG, K.L., SPARKS, J.S., FERRY, L.A., KUHN, K.L., EYTAN, R.I. & NEAR, T.J. (2012) The evolution of pharyngognath: a phylogenetic and functional appraisal of the pharyngeal jaw key innovation in labroid fishes and beyond. *Systematic Biology* **61**, 1001–1027.
- 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**, 786–790.
- WIENS, J.J. (2003) Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Systematic Biology* **52**, 528–538.
- WIENS, J.J. (2006) Missing data and the design of phylogenetic analyses. *Journal of Biomedical Informatics* **39**, 34–42.
- WIENS, J.J., HUTTER, C.R., MULCAHY, D.G., NOONAN, B.P., TOWNSEND, T.M., SITES, JACK W., J. & REEDER, T.W. (2012) Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biology Letters* **8**, 1043–1046.
- WIENS, J.J. & MOEN, D.S. (2008) Missing data and the accuracy of Bayesian phylogenetics. *Journal of Systematics and Evolution* **46**, 307–314.
- WILEY, E.O. & JOHNSON, G.D. (2010) A teleost classification based on monophyletic groups. In *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts* (eds J.S. NELSON, H.-P. SCHULTZE & M.V.H. WILSON), pp. 123–182. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- WILEY, E.O., JOHNSON, G.D. & DIMMICK, W.W. (1998) The phylogenetic relationships of lampridiform fishes (Teleostei: Acanthomorpha), based on a total-evidence analysis of morphological and molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **10**, 417–425.
- WILEY, E.O., JOHNSON, G.D. & DIMMICK, W.W. (2000) The interrelationships of Acanthomorph fishes: a total evidence approach using molecular and morphological data. *Biochemical Systematics and Ecology* **28**, 319–350.
- WILSON, M.V.H. & MURRAY, A.M. (1996) Early Cenomanian acanthomorph teleost in the Cretaceous Fish Scale Zone, Albian/Cenomanian boundary, Alberta, Canada. In *Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology* (eds G. ARRATIA & G. VIOHL), pp. 369–382. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- WU, K.-Y. & SHEN, S.-C. (2004) Review of the teleostean adductor mandibulae and its significance to the systematic positions of the Polymixiiformes, Lampridiformes, and Triacanthoidei. *Zoological Studies* **43**, 712–736.
- YAGISHITA, N., MIYA, M., YAMANOE, Y., SHIRAI, S.M., NAKAYAMA, K., SUZUKI, N., SATOH, T.P., MABUCHI, K., NISHIDA, M. & NAKABO, T. (2009) Mitogenomic evaluation of the unique facial nerve pattern as a phylogenetic marker within the perciform fishes (Teleostei: Percomorpha). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **53**, 258–266.

- YAMANAKA, Y., NAKAE, M., FUKUDA, E. & SASAKI, K. (2009) Monophyletic origin of the dorsally arched lateral line in Teleostei: evidence from nerve innervation patterns. *Ichthyological Research* **57**, 49–61.
- YAMANOUÉ, Y., MIYA, M., MATSUURA, K., YAGISHITA, N., MABUCHI, K., SAKAI, H., KATOH, M. & NISHIDA, M. (2007) Phylogenetic position of tetraodontiform fishes within the higher teleosts: Bayesian inferences based on 44 whole mitochondrial genome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **45**, 89–101.
- YAMANOUÉ, Y., SETIAMARGA, D.H.E. & MATSUURA, K. (2010) Pelvic fins in teleosts: structure, function and evolution. *Journal of Fish Biology* **77**, 1173–1208.
- ZARAGÜETA-BAGILS, R., LAVOUÉ, S., TILLIER, A., BONILLO, C. & LECOINTRE, G. (2002) Assessment of otocephalan and protacanthopterygian concepts in the light of multiple molecular phylogenies. *Comptes Rendus Biologies* **325**, 1191–1207.
- ZARDOYA, R. & MEYER, A. (1996) Phylogenetic performance of mitochondrial protein-coding genes in resolving relationships among vertebrates. *Molecular Biology and Evolution* **13**, 933–942.
- ZWICKL, D.J. & HILLIS, D.M. (2002) Increased taxon sampling greatly reduces phylogenetic error. *Systematic Biology* **51**, 588–598.

Annexe : Autres travaux effectués pendant la thèse

Article 1 :

Daniel J. Delbarre, **Donald Davesne** & Matt Friedman

"Anatomy and relationships of †*Aipichthys pretiosus* and †'Aipichthys' *nuchalis* (Acanthomorpha: Lampridomorpha), early Late Cretaceous relatives of oarfishes and their allies"

Manuscrit accepté pour publication (10/07/2015), *Journal of Systematic Palaeontology*.

Cet article fait partie des travaux de thèse de Daniel J. Delbarre, je n'ai donc pas inclus le manuscrit dans la présente thèse.

Cet article constitue une redescription de deux acanthomorphes lampridomorphes fossiles du Crétacé Supérieur : †*Aipichthys pretiosus* (espèce-type du genre †*Aipichthys*) et †*A. nuchalis*. En outre, il inclut une réanalyse de mon jeu de données morphologique sur les Lampridomorpha (3.2), en y ajoutant †*A. nuchalis* et †*A. pretiosus* ainsi que deux autres taxons crétacés qui n'étaient pas inclus dans mon analyse initiale (†*Gigapteryx* et †*Nardovelifer*). Quelques caractères supplémentaires ont également été ajoutés.

Pour cet article, j'ai contribué à la collecte des données (notamment à l'étude du type et du paratype de †*Paraipichthys* conservés à Lisbonne, au Portugal), aux analyses phylogénétiques, à la discussion phylogénétique et à la préparation des figures.

Article 2 :

Damien D. Hinsinger, Gaël Denys, **Donald Davesne**, Régis Debruyne, Giovanni Delmastro, Philippe Keith, Henri Persat, José Utge & Agnès Dettai

"West pike's story: a dated phylogeography of *Esox* spp. (Actinopterygii, Esocidae)"

Article en préparation, soumission prévue au *Journal of Biogeography*.

Cet article consiste en une phylogénie des brochets d'Europe, tenant compte des progrès taxonomiques récents et calibrée dans le temps. Mon travail a consisté à fournir des points de calibration fossiles à partir de la littérature et du réexamen d'un spécimen du MNHN.

Article 3 :

Donald Davesne & Guillaume Lecointre

"La phylogénie des téléostéens : un chantier des méthodes en systématique"

Manuscrit accepté pour publication, *Biosystema*. En production, sortira dans le numéro d'octobre 2015.

Cet article est une présentation historique de la phylogénie des téléostéens, mettant l'accent sur les résultats les plus récents.

Article 4 :

Donald Davesne, Jorge Mondéjar-Fernández, Vachik Hairapetian, Martin Rücklin, Jobst Wendt & Gaël Clément

"A new large tetrapodomorph sarcopterygian from the Late Devonian of Iran"

Article sous presse dans *Paläontologische Zeitschrift*.

Cet article est issu de mes travaux de première année de master, encadrés par Gaël Clément. Il s'agit de la description d'une mâchoire de sarcoptérygien fossile du Dévonien, qui a fait intervenir une modélisation 3D à partir de données CT-scan.