
THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Discipline : Paléontologie

Formation Doctorale : Paléontologie, Paléobiologie et Phylogénie

Ecole Doctorale : S.I.B.A.G.H.E

Présentée et soutenue publiquement
par

Lionel Hautier

Le 28 novembre 2008

Titre :

Evolution morphologique de l'appareil masticateur des
Rodentia (Mammalia) et
la question de l'hystéricognathie

Thèse dirigée par

Monique Vianey-Liaud et Jacques Michaux

Jury

DR. JORGE CUBO	Maître de Conférences, Université Pierre et Marie Curie	Rapporteur
DR. MARCELO SANCHEZ VILLAGRA	Professeur Assistant, Université de Zürich	Rapporteur
DR. JEAN-CHRISTOPHE AUFRAY	Directeur de Recherches, CNRS, Université de Montpellier 2	Examineur
DR. FRANCK GUY	Chargé de Recherches, CNRS, Université de Poitiers	Examineur
DR. MONIQUE VIANEY-LIAUD	Professeur, Université de Montpellier 2	Directeur de Thèse
DR. JACQUES MICHAUX	Directeur d'Etudes Emérite, EPHE	Directeur de Thèse

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Discipline : Paléontologie

Formation Doctorale : Paléontologie, Paléobiologie et Phylogénie

Ecole Doctorale : S.I.B.A.G.H.E

Présentée et soutenue publiquement
par

Lionel Hautier

Le 28 novembre 2008

Titre :

Evolution morphologique de l'appareil masticateur des
Rodentia (Mammalia) et
la question de l'hystricognathie

Thèse dirigée par

Monique Vianey-Liaud et Jacques Michaux

Jury

DR. JORGE CUBO	Maître de Conférences, Université Pierre et Marie Curie	Rapporteur
DR. MARCELO SANCHEZ VILLAGRA	Professeur Assistant, Université de Zürich	Rapporteur
DR. JEAN-CHRISTOPHE AUFRAY	Directeur de Recherches, CNRS, Université de Montpellier 2	Examinateur
DR. FRANCK GUY	Chargé de Recherches, CNRS, Université de Poitiers	Examinateur
DR. MONIQUE VIANEY-LIAUD	Professeur, Université de Montpellier 2	Directeur de Thèse
DR. JACQUES MICHAUX	Directeur d'Etudes Emérite, EPHE	Directeur de Thèse

A mes parents

La seule certitude que j'ai, c'est d'être dans le doute.

Pierre Desproges

AVANT-PROPOS

Voici donc l'instant de la minute nécessaire...

Tout d'abord, je tiens à remercier mes directeurs pour la confiance qu'ils m'ont accordée. Je tiens bien évidemment à remercier en premier lieu Monique Vianey-Liaud, Professeur à l'Université des Sciences de Montpellier II, pour m'avoir accueilli au laboratoire de paléontologie. Je vous remercie pour votre confiance sans aucune mesure et pour votre gentillesse quotidienne. Tout au long de ces trois années, vous m'avez donné des racines et des ailes pour parvenir à mes fins. Je remercie par la même occasion Marc Vianey-Liaud d'avoir accepté de relire la dernière partie de ce manuscrit.

Un immense merci à Jacques Michaux, Directeur d'Etudes émérite à l'Ecole Pratique des Hautes Etudes de Montpellier. Je lui suis très reconnaissant de son intérêt permanent pour mes travaux. Vous m'avez continuellement soutenu, épaulé et parfois même remotivé, je vous dois énormément. J'admire votre éternelle curiosité.

Je tiens à exprimer toute ma gratitude et mes remerciements à Jorge Cubo, maître de conférence à l'Université Pierre et Marie Curie de Paris, ainsi qu'à Marcelo Sanchez-Villagra, professeur à l'Université de Zürich, pour m'avoir fait l'honneur d'être les rapporteurs de ce manuscrit. Je remercie également Franck Guy, chargé de recherches au CNRS à l'Université de Poitiers, et Jean-Christophe Auffray, directeur de recherches et Directeur de l'ISEM, pour avoir accepté de devenir membre de mon jury.

Je suis extrêmement reconnaissant à Soonchan Saksiri (Tong), du département de biologie de l'Université de Maharakham, pour m'avoir laissé croire que mes rêves de terres lointaines étaient réalisables. Grâce à toi, le déroulement de la mission fut parfait, à en faire pâlir Henri Mouhot. J'espère pouvoir vivre d'autres aventures à tes côtés et souhaite croiser de nouveau le chemin de collègues aussi talentueux et généreux que toi. Et puisque le seul bon "fossile vivant" est un "fossile vivant" mort, je remercie également la marchande de rongeurs du marché de Thakek pour la capture et la "préparation" des spécimens de Laonastes...

Mes remerciements iront également à Josep Antoni Alcover, professeur à l'Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (CSIC-UIB), pour nous avoir accueillis, mon directeur et moi, au sein de son laboratoire. Je le remercie pour son extrême gentillesse et lui suis très reconnaissant de m'avoir permis d'étudier le matériel d'Hypnomys. Cette étude fut passionnante et a été à plus d'un titre déterminante pour la poursuite de ma thèse. J'en profite au passage pour remercier Pere Bover, du Département de Mammalogie de l'American Museum, pour sa collaboration sur ce projet.

Je remercie le laboratoire de Poitiers pour m'avoir permis d'accéder au CT scan, les images obtenues furent irremplaçables. Je n'oublie pas non plus les trois années excellentes que j'ai passées au sein de ce laboratoire avant de devenir Montpelliérain. Par la même occasion, je remercie Mackaye Hassane Taisso, Patrick Vignaud et Michel Brunet de m'avoir permis de publier les résultats de mon DEA.

Mes remerciements s'adressent à Marcia Ponce de León et Christoph Zollikofer pour m'avoir accueilli au sein de leur laboratoire et pour m'avoir permis d'utiliser le logiciel MORPHOTOOLS. Et, plus que des remerciements, je voudrais adresser toutes mes félicitations à Renaud Lebrun pour son travail. Son logiciel est à son image, performant et accessible.

Je suis entièrement reconnaissant à Zoubir Harrat (Institut Pasteur d'Algérie, service d'Ecoépidémiologie parasitaire, annexe de Sidi Fredj Dely Ibrahim) pour sa collaboration et pour m'avoir procuré le spécimen de Ctenodactylus. Pour l'ensemble de ses conseils dans la préparation et la dissection de spécimens, je remercie François Catzeflis. Ces instants furent précieux, tout comme vos encouragements.

Tous mes remerciements vont également à la jeune génération de “pantologues” du laboratoire de paléontologie. Je remercie Laurent Marivaux (Jackie Marivaux), depuis le DEA, tu as toujours été là pour nous soutenir et nous encourager. Un immense merci à Rodolphe Tabuce (Jackie Tabuce) pour m’avoir permis de réaliser un rêve de gosse, mais surtout pour son soutien et son amitié. Encore merci pour tous les fous rires partagés et les souvenirs rapportés. Je remercie Fabrice Lihoreau (et Jacinthe) pour tous les bons moments passés à ses côtés, pour tous ses conseils et pour son amitié. Je t’avais laissé à N’Djamena mais il a fallu que tu me suives jusqu’à Montpellier. J’espère en tous cas avoir un jour l’honneur de te suivre dans une de tes missions de terrain. Je remercie également Sylvain Adnet pour sa gentillesse et sa disponibilité. J’espère avoir de nouveau l’occasion de travailler avec chacun d’entre vous.

Toute ma sympathie est exprimée à l’ensemble de la mission franco-algérienne, en particulier Mohamed Mahboubi, Mohamed Adaci et Fateh Mebrouk.

Je remercie Julien Claude, le Serge Gainsbourg du rez de chaussée, pour l’ensemble de ses conseils en morphométrie et son soutien. Merci à Sylvie Agret pour son aide, sa gentillesse et son intérêt pour mes travaux.

Je remercie Eric Buffetaut d’avoir accepté de supporter ma demande de projet Synthesys qui m’aura permis d’aller visiter les collections du Muséum d’Histoire Naturelle de Londres. J’en profite également pour remercier Andy Carrant et Paula Jenkins pour m’avoir aiguillé dans les incroyables collections du Muséum. Merci vivement à Jacques Cuisin, Christiane Denys et leurs collaborateurs pour leur accueil dans les collections du Muséum d’Histoire Naturelle de Paris, mais également pour m’avoir fait confiance lors de prêts de spécimens. Je remercie également les bibliothèques de la Rochelle et d’Uppsala pour leur aide dans mes recherches bibliographiques.

Je tiens à remercier l’ensemble du laboratoire de paléontologie pour ces trois années fantastiques qui viennent de s’écouler. Merci à Bernard Marandat et Suzanne Jiquel pour m’avoir guidé dans les collections. Merci à Bernard Orth et Yannick Frontera pour avoir résolu tous mes problèmes informatiques. Merci à Jean-Louis Hartenberger pour l’ensemble de ses conseils avisés. Merci à Pierre Olivier Antoine pour les photos de Neoepiblemidae.

Merci à Pong, le meilleur colocataire qui soit. Quant aux Laurel et Hardy de la phylogénie moléculaire, PH et Benoit, vous allez me manquer les gars ! J’ai également une pensée pour tous mes camarades thésards qui ont partagé avec nous toutes ces années : Guillaume, Cyril, Priscilla, Olivier, Vincent, Aurélie, Julien et Adeline, Céline, Eudes, Joe, Ludo et Cédric. Je leur souhaite bon courage pour la suite.

Et comment oublier Helder ! Ah Helder, mon frangin, mon poteau, mon copain, tu m’tiens chaud... Je le remercie pour ces deux années incroyables. Je ne pouvais pas espérer meilleur collègue de bureau. Merci encore pour ta bonne humeur perpétuelle et pour ton soutien. Chapeau bas, monsieur le poiléontologue...

Je ne saurai oublier de remercier tous les amis qui m’ont soutenu de manière inconditionnelle au cours de ma thèse. Tout d’abord, merci à Marc de m’être resté aussi fidèle depuis plus de quatorze ans et je m’excuse encore pour le temps infime que j’ai pu lui accorder pendant ces trois années. Je remercie Jean et Christel pour leur confiance, leur amitié et leur soutien irremplaçable. De verre en verre, je remercie tous mes amis poitevins de la Licence IV et l’équipe de Dinosauria pour tous les bons moments partagés et j’espère qu’il y en aura encore beaucoup.

Et peut-être aurais-je dû commencer par eux, mais je tiens à exprimer mon immense reconnaissance et mes remerciements à mes parents, ma sœur, Nicolas et ma famille pour leur soutien sans faille. Merci à Sarah d’être venue bousculer nos vies. Je suis fier de vous avoir. Merci pour votre confiance et vos encouragements.

Je remercie également tout lecteur qui ne sera pas tenté de s’arrêter de lire après ces quelques lignes. Etonnant, non ?

SOMMAIRE

INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
PREMIÈRE PARTIE - CADRE DE L'ÉTUDE	5
CHAPITRE 1 - POURQUOI S'INTÉRESSER AU MODÈLE "RONGEUR" ?	7
1. Caractères généraux et présentation du groupe	8
2. Phylogénie des rongeurs, un problème insoluble ?	9
2.1 Des classifications morphologiques...	9
2.2 ... et apport des phylogénies moléculaires	13
3. Les rongeurs, un groupe aux multiples radiations	15
3.1 La diversification paléogène : apport du registre fossile	15
3.2 La diversification néogène : apport des données moléculaires	16
CHAPITRE 2 - CADRE MÉTHODOLOGIQUE	19
1. Les méthodes quantitatives	20
2.1. Vers une quantification des formes	20
2.2 Analyse du contour	20
2.3 Méthode des points homologues	21
2.4 Visualisation des déformations, utilisation du logiciel MORPHOTOOLS	24
2.5 Analyses statistiques	26
2. Analyse des patrons de micro-abrasion	26
DEUXIÈME PARTIE - PLASTICITÉ, CONTRAINTES ET ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE	29
CHAPITRE 3 - ÉMERGENCE ET FIXATION DES PATRONS CRÂNIENS CHEZ LES RONGEURS	31
1. Au commencement était la variation...	32
1.1 Le changement morphologique, origine et fixation	32
1.2 Vers une émergence non sélective des patrons morphologiques	32
1.3 Quelle origine pour la variation phénotypique du crâne des rongeurs ?	33

2. Le mythe d’Ulysse et Polyphème, métaphore d’une sélection aveugle	34
2.1 Les types crâniens des rongeurs, une évolution en grades	34
2.2 Sur la sélection d’une performance	36
3. De la sélection à la convergence	38
3.1 Patterns itératifs : homologie ou homoplasie ?	38
3.2 Cadre de l’étude	39
3.3 Evolution de la condition zygomassétérique et morphométrie de la mandibule	41
4. Conclusion	46
CHAPITRE 4 - DÉTERMINISMES DES PATRONS DE VARIATION MORPHOLOGIQUE DE L’APPAREIL MASTICATEUR	47
1. Morphologie, adaptation et sélection	48
1.1 L’adaptation, une seule définition ?	48
1.2 Les critiques du “programme adaptationniste” : vers de nouvelles confusions	49
2. Phylogénie, adaptation et morphologie mandibulaire chez les Sciuridae	50
2.1 Les sources de la variation morphologique	50
2.2 Cadre de l’étude	52
2.3 Détermination des patrons de variation morphologique de la mandibule	53
2.4 Apport du registre fossile, enrichissement du spectre morphologique	55
3. Le nanisme chez les Sciuridae : interaction entre allométrie et adaptation	57
3.1 Sur la notion de contraintes	57
3.2 Nanisme chez les Sciuridae : un exemple de contraintes ?	58
3.3 Cadre de l’étude	58
3.4 Patrons de variation mandibulaires chez les écureuils nains	60
3.5 Interférence entre des tendances allométrique et sélective	60
4. Conclusion	64
CHAPITRE 5 - ADAPTATION, CONTRAINTES ET ÉVOLUTION DE LA SPÉCIALISATION EN MILIEU INSULAIRE	65
1. <i>Hypnomys</i> et la colonisation des îles Baléares	66
1.1 Contexte historique de la colonisation	66
1.2 Compétition et adaptation	67
1.3 Cadre de l’étude	68
2. La condition généraliste, ou l’évolution d’une spécialisation ?	69
2.1 <i>Hypnomys morpheus</i> , le plus gros rongeur... des îles Baléares...	69
2.2 Morphologie et écologie	71

2.3 Le retour à une condition généraliste, le cas d' <i>hypnomys</i>	73
2.4 Contraintes et direction du changement évolutif, le cas d' <i>Eliomys</i>	74
2.5 Des souris et des hommes...	75
3. Conclusion	76
TROISIÈME PARTIE - MORPHOLOGIE ET SYSTÉMATIQUE	77
CHAPITRE 6 - HISTOIRE ÉVOLUTIVE DES RONGEURS HYSTRICOGNATHES	79
1. Présentation des Hystricognathi	80
2. Origine des Hystricognathi et colonisation de l'Amérique du Sud	81
3. Les Tsaganomyidae et le concept d'hystricognathiformes	84
3.1 Caractères généraux de la famille	84
3.2 Groupe frère des hystricognatiformes	85
3. Conclusion	87
CHAPITRE 7 - HYSTRICOGNATHIE : ENTRE 0 ET 1	89
1. Diversité morphologique de l'appareil masticateur des rongeurs hystricognathes	90
1.1 Hystricognathie, une définition ambiguë ?	90
1.2 Cadre de l'étude	91
1.3 Description de la variabilité morphologique	92
1.4 Contraintes phylogénétiques et diversité morphologique	95
2. Détermination des patrons de variation morphologique	96
2.1. Patrons de variation allométrique	96
2.2. Morphologie et régimes alimentaires	96
2.3. Morphologie et habitat	99
2.4. Morphologie et période d'activité	101
2.5. Similitudes des changements morphologiques	103
3. Origine de l'hystricognathie	103
4. Conclusion	106
CHAPITRE 8 - HYSTRICOGNATHIE, UN NOUVEAU GRADE ?	109
1. L'énigme de la mandibule de <i>Laonastes</i>	110
1.1. Sciurognathie vs hystricognathie, un étal de marché relance le débat...	110
1.2. Histoire évolutive des Diatomyidae	111
1.3. Musculature masticatrice chez <i>Laonastes aenigmamus</i>	112

1.4. La mandibule de <i>Laonastes aenigmamus</i> , hystricognathe ou sciurognathe ?	116
1.5. <i>Laonastes</i> et les hystricognathiformes	118
2. Les Theridomyidae, une famille de rongeurs sciurognathes ?	119
2.1. Présentation de la famille des Theridomyidae	119
2.2. Anatomie cranio-mandibulaire des Issiodoromyinae	123
3. Conclusion	123
CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	125
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	131
DOCUMENTS	
ANNEXES	

Introduction générale

Au sein du règne animal, les mammifères se singularisent par la complexité de leur appareil masticateur. Dans la plupart des autres groupes de vertébrés, les mâchoires et les dents constituent généralement des organes de préhension. A l'inverse, chez les mammifères, ces organes font intégralement partie du système digestif dans la mesure où ils contribuent à la réduction des aliments par la mastication (Vorontsov, 1979). En rapport avec cette fonction, les mammifères ont développé une dentition différenciée, les incisives et les canines permettent l'acheminement de la nourriture arrachée vers les dents jugales qui, en les broyant en association avec la salive, commencent la digestion proprement dite. La mise en œuvre des forces masticatrices est assurée par les muscles masticateurs subdivisés en trois groupes principaux (Fig. 1) : le masséter, le temporal et le ptérygoïde. Ces muscles positionnent la mandibule par rapport au crâne de sorte que les dents entrent précisément en occlusion.

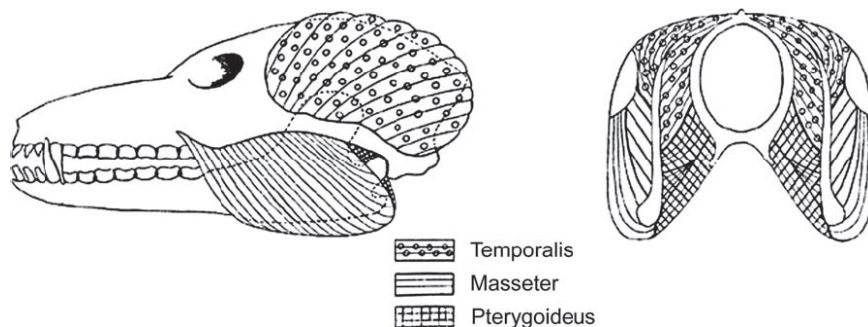


Fig. 1. Plan d'organisation générale des muscles masticateurs en vue latérale et en section. D'après Turnbull (1870).

La diversité actuelle des mammifères résulte de multiples radiations en lien avec l'envahissement de nouvelles niches écologiques. Les divers groupes mammaliens ont développé un large éventail trophique que traduit une différenciation morphologique importante de l'appareil masticateur (crâne, mandibule, dents et musculature). De nombreux zoologistes ont proposé des classifications sur la base de ces caractéristiques morphologiques (Tullberg, 1899 ; Becht, 1953 ; Maynard Smith & Savage, 1959). La classification de Turnbull (1870) qui s'appuie sur la musculature masticatrice fait l'objet d'un large consensus. Elle avance une subdivision de la classe des mammifères en cinq groupes : un groupe dont les membres ont conservé une combinaison musculaire

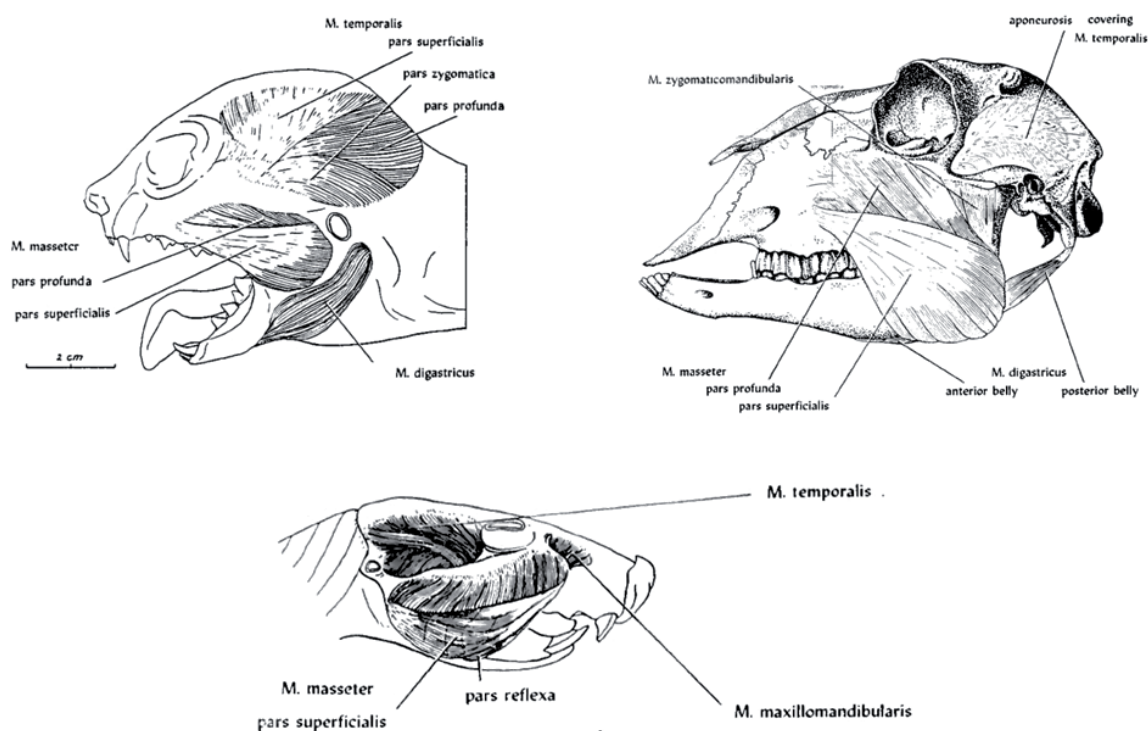


Fig. 2. Les trois groupes spécialisés définis par Turnbull (1870). A, Carnivora ; B, Ongulés ; C., Rodentia. Modifié d'après Turnbull (1870).

primitive (e.g. Afrosoricida, Eulipotyphla ou Scandentia), un groupe rassemblant des formes “aberrantes” (e.g. Cétacés, Proboscidiens, Siréniens ou Xénarthres) et trois groupes spécialisés (Carnivora, Ongulés et Rodentia). Ils se distinguent notamment par des différences de proportions des divers muscles masticateurs (Fig. 2).

Le troisième groupe spécialisé (“rodent-gnawing”), les rongeurs et les lagomorphes, se caractérise par une différenciation morphologique extrême de l'appareil masticateur qui permet l'actionnement de la mandibule dans deux positions distinctes : une position antérieure pour l'occlusion des incisives et une postérieure pour la mastication par les dents jugales. Le crâne et la dentition sont fortement modifiés de manière à accomplir ces deux fonctions. Dans ce groupe, le masséter est dominant par rapport aux muscles ptérygoïde et temporal. La mandibule, projetée vers l'avant sous l'action des muscles masséter et ptérygoïde, permet le rongement par les incisives. Les molaires et les prémolaires entrent en occlusion une fois la rétraction de la mandibule assurée par le muscle temporal. Cette spécialisation de l'incision affecte la mécanique masticatrice, les forces requises pour la stabilisation et la motricité de la mandibule lors du rongement étant corrélées aux caractéristiques morphologiques des dents jugales (Sato, 1997). Très tôt, les caractères de l'appareil masticateur ont été utilisés pour établir une classification. Ainsi, Tullberg (1899) reconnut deux sous-ordres (Sciurognathi vs Hystricognathi) sur la

base des traits morphologiques de la mandibule. Brandt (1855) proposa une division de l'ordre des Rodentia à partir de la reconnaissance de trois grands types crâniens.

Les mammifères, en particulier les rongeurs, présentent de nombreux cas d'acquisition de traits morphologiques inédits. Le paléontologiste est le seul anatomiste qui peut replacer une évolution morphologique dans son cadre temporel et il s'emploie, entre autre, à décrire le changement morphologique au cours des temps géologiques. Il lui faut à la fois déterminer le matériel et rechercher les liens de parenté d'espèces reconnues. Ensuite, la répartition chronologique des taxons est établie afin de reconnaître aussi bien les correspondances possibles entre extinctions et apparitions, que la succession chronologique d'espèces. Les cas de succession d'espèces apparentées, qui illustrent souvent une ou plusieurs tendances évolutives, placent le paléontologiste face à des problèmes interprétatifs majeurs (Simpson, 1945 ; Mayr, 1963). Mais le paléontologiste peut-il contribuer à la compréhension de la transformation des espèces ? Bien que le registre fossile apparaisse incomplet, son rôle est déterminant dans l'enrichissement de l'image de la diversité réalisée. Pour autant, une interprétation évolutive des patrons de variation morphologique peut être limitée par la nature de ce registre qui ne fournit qu'une image biaisée de la diversité passée.

Deux approches ont été communément utilisées pour décrire les processus évolutifs de manière à dépasser ce biais interprétatif (Smith, 1994) : une première approche globale, dite taxique, dont l'objet est d'analyser l'évolution de la diversité au cours du temps et une seconde approche, phylogénétique, qui permet d'identifier des patterns évolutifs à partir d'un cladogramme. La reconstruction d'arbres phylogénétiques est limitée par des phénomènes de convergence et il peut apparaître difficilement concevable dans certains cas de discuter de l'évolution de traits morphologiques, alors même que ces caractères sont utilisés pour établir un cadre phylogénétique. Récemment, l'avènement des méthodes de phylogénie moléculaire a permis une évaluation indépendante de l'affiliation entre les espèces actuelles. Les phénomènes de convergence, s'ils constituent un frein aux méthodes de reconstruction phylogénétique, peuvent en revanche être utilisés pour tester des scénarios évolutifs en terme d'adaptations. Le développement croissant de méthodes de morphométrie géométrique a en ce sens permis une quantification précise des variations de forme.

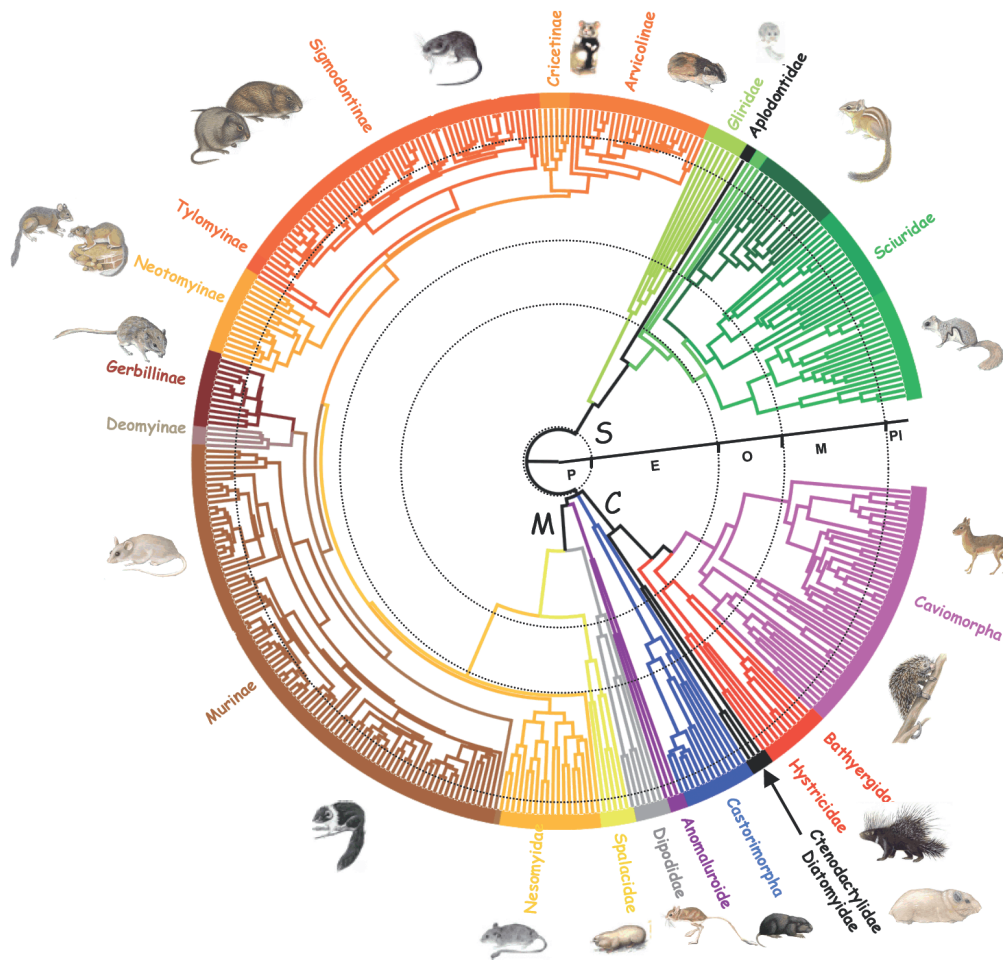
Dans le cas des rongeurs, les caractères morphologiques de l'appareil masticateur ont été largement utilisés à des fins phylogénétiques et systématiques. Pourtant, plusieurs études ont pu mettre en évidence les nombreuses incohérences dans les propositions

taxinomiques consécutives à la fréquence des phénomènes de convergence (e.g. Wood, 1965 ; Lavocat, 1973 ; Maier & Schrenk, 1987 ; Vianey-Liaud, 1989 ; Bryant & McKenna, 1995 ; Maier *et al.*, 2003). L'ordre des Rodentia représente donc un cadre idéal pour tester des hypothèses évolutives concernant l'évolution morphologique en rapport avec une spécialisation écologique. Dans le présent travail, nous nous proposons de déterminer les facteurs qui ont influencé l'évolution morphologique de l'appareil masticateur des rongeurs et de discuter de l'utilisation de ces caractères en systématique.

Première partie
Cadre de l'étude

Chapitre 1

Pourquoi s'intéresser au modèle "rongeur" ?



Au sein des mammifères, les rongeurs représentent un cas exceptionnel de radiation et peu de groupes ont fait l'objet d'autant d'études que celui des Rodentia. La justification du choix du modèle "rongeur" dans une étude de paléontologie évolutive est donc triviale puisqu'il permet de confronter les résultats d'études dans des domaines aussi variés que la paléontologie, la morphométrie géométrique, l'écologie ou la génétique, et ainsi de consolider ou tester les hypothèses avancées.

1. Caractères généraux et présentation du groupe

Les rongeurs sont considérés comme l'un des plus grands succès de l'histoire évolutive des mammifères. Les représentants actuels de cet ordre, environ 2000 espèces (Wilson & Reeder, 2005), se répartissent sur tous les continents à l'exception de l'Antarctique et constituent près de la moitié de la diversité mammalienne actuelle. C'est notamment en terme d'écologie que cette diversité spécifique se traduit puisqu'ils occupent la majorité des écosystèmes terrestres, des déserts tropicaux à la toundra arctique, par l'intermédiaire d'une myriade d'espèces ayant développé un large éventail d'adaptations écomorphologiques : terrestres (*e.g.* Muridae), arboricoles (*e.g.* Sciuridae), fousseurs (*e.g.* Bathyergidae), semi-aquatiques (*e.g.* Castoridae), planeurs (*e.g.* Anomaluridae), sauteurs (*e.g.* Dipodidae). Hafner & Hafner (1988) ont proposé une répartition des plans d'organisation corporels (*i.e.* *Baupläne*) des rongeurs actuels en quatre catégories discrètes (Fig. 1.1) : quadrupède marcheur-grimpeur (83% des genres actuels), bipèdes sauteurs (6%), fousseurs (6%) et planeurs (4%). Notons qu'aucune de ces catégories n'est caractéristique d'une seule famille de rongeurs. Le plan quadrupède marcheur grimpeur correspondrait au stade le plus généraliste et le plus primitif. Les trois autres catégories plus spécialisées, qui en seraient issues, représentent une divergence liée à une évolution vers de nouveaux modes de vie. La plupart des rongeurs sont de petite taille, toutefois leur gamme de variation, allant de 6 g. (*Micromys*) à 60 kg. (*Hydrochaerus*), est la plus importante des ordres mammaliens, Cétacés compris. La redécouverte récente (Rinderknecht & Blanco, 2008), dans des terrains pliocènes d'Uruguay, d'un crâne de 53 cm a été attribuée au plus

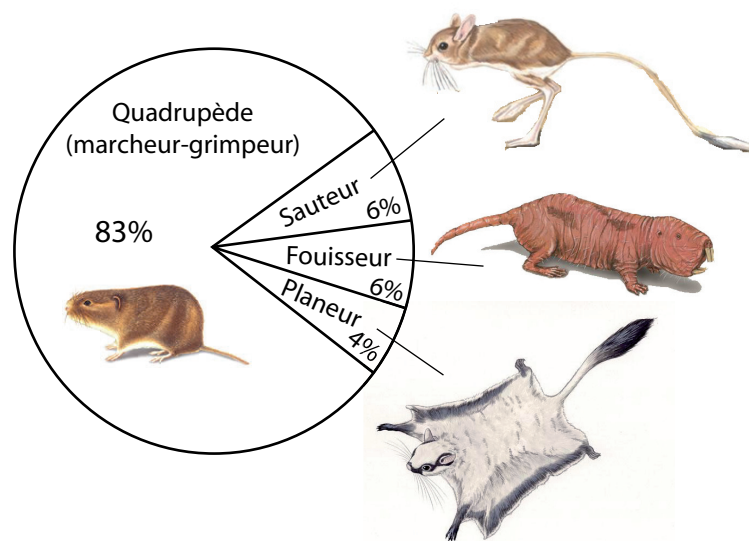


Fig. 1.1 Diversité des plans d'organisation corporelle des genres de rongeurs actuels. Modifié d'après Hafner & Hafner (1988).

grand genre connu à ce jour, *Josephoartigasia*. Au jeu “du chat et à la souris”, il semble que *J. monesi* fut en mesure en son temps de rivaliser avec le tigre à dent de sabre...

L'acquisition d'une innovation clé (Simpson, 1945) dans la morphologie dentaire et au niveau de l'appareil masticateur semble être à l'origine de ces multiples radiations adaptatives (Wood, 1969 ; Jaeger, 1996 ; Benton, 1997). Le terme “rongeurs”, provenant du latin *rodere* qui signifie “ronger”, fait référence à une particularité anatomique toutefois non exclusive de ce groupe : la mise en place de deux incisives à croissance continue séparées des dents jugales par un large diastème. Ces incisives sont constituées d'une bande d'émail externe recouvrant uniquement leur bord vestibulaire et d'une couche de dentine interne plus tendre ; la dentine s'usant plus vite que l'émail, ces dents restent continuellement aiguisées en biseau. Les mouvements de la mandibule assurent le découplage fonctionnel des dents, le rongement étant assuré par les incisives et la mastication par les dents jugales. Les changements de position associés à ces deux fonctions distinctes sont assurés par l'action de divers muscles masticateurs, en particulier le masséter, le temporal et le ptérygoïde. Primitivement, ces trois muscles assuraient conjointement une fonction élévatrice de la mandibule. Il apparaît que le plus antérieur et le plus externe de ces muscles, le masséter, commence à se différencier très tôt dans l'histoire des rongeurs (Eocène inférieur). Ainsi, la diprotodontie associée à une différenciation singulière du muscle masséter aura permis un élargissement de leur spectre trophique. L'hyper-spécialisation de l'appareil masticateur des rongeurs, leur petite taille, auxquelles il faut ajouter une fécondité record pourraient en partie expliquer un tel succès évolutif, mais également la disparition de groupes mammaliens anciens, tels les multituberculés (Van Valen & Sloan, 1966), devenus comparativement moins compétitifs.

2. Phylogénie des rongeurs, un problème insoluble ?

2.1 Des classifications morphologiques...

De nombreux caractères morphologiques ont été utilisés pour établir des relations de parenté entre les différents groupes de rongeurs avec en premier lieu les caractères dentaires et crâniens. Aucune de ces analyses morphologiques n'a jamais pu remettre en cause la monophylie de cet ordre qui repose sur des synapomorphies morphologiques très robustes avec d'abord et surtout l'acquisition d'une unique paire d'incisives par mâchoires (Hartenberger, 1985). Pendant trop longtemps, la seule prise en compte de la diversité

morphologique actuelle aura limité toute tentative de regroupements phylogénétiques au sein de cet ordre. De tels écueils auraient pu être évités par l'utilisation de démarches holistiques et certains problèmes furent résolus en ce sens à la suite de l'interprétation du registre fossile (Simpson, 1945).

De Blainville (1816) propose une première classification des rongeurs sur la base de leur type écomorphologique : “marcheurs”, “grimpeurs” et “fouisseurs”. Très tôt, les caractères associés à la condition zygomassétérique furent à leur tour employés à des fins phylogénétiques. Waterhouse (1839) et Brandt (1855) ont ainsi reconnu trois grands types crâniens : la sciuromorphic, l'hystricomorphic et la myomorphic. Cette distinction est à l'origine de la subdivision classique des rongeurs en trois sous-ordres : Sciuromorpha + Hystricomorpha + Myomorpha (Simpson, 1945 – Tabl. 1.1). Pourtant, la position relative de certains groupes resta problématique, notamment celle des Aplodontoidea, des Anomaluroidea, des Dipodoidea et des Bathyergoidea. Aussi, Miller & Gidley (1918) proposent d'abandonner le concept de sous-ordres en définissant cinq super-familles: Sciuroidea + Muroidea + Dipodoidea + Bathyergoidea + Hystricoidea. Une quatrième condition zygomassétérique fut reconnue tardivement par Wood (1955), il s'agit de la protrogomorphic très largement représentée parmi les taxons éocènes et actuellement uniquement retrouvée chez le “castor des montagnes”, *Aplodontia rufa* (Aplodontidae). Toutefois, la condition protrogomorphe d'*A. rufa* a été largement discutée (Coues & Allen, 1877 ; Eastman, 1982) car elle apparaît distincte de celle retrouvée chez les formes primitives de rongeurs.

A ces conditions zygomassétériques correspondent des différences positionnelles de l'origine et de l'insertion des différentes couches du muscle masséter accompagnées d'une modification profonde de la morphologie de la racine antérieure de l'arcade zygomatique (voir Partie II, Chap. 3, § *Description des grands types crâniens*). Depuis, de nombreux auteurs ont tenté de caractériser les patrons évolutifs de ces structures morphologiques par l'intermédiaire d'études paléontologiques (*e.g.* Lavocat, 1973 ; Bryant & McKenna, 1995 ; Vianey-Liaud, 1979, 1985, 1989b) ou embryologiques (Maier & Schrenk, 1987 ; Maier *et al.*, 2003). Il est désormais avéré que différents cas d'homoplasie ont entravé la résolution des relations intra-familiales des rongeurs (Wood, 1955 ; Hartenberger, 1985). Vianey-Liaud (1989b) a ainsi pu démontrer, à partir de l'étude du registre fossile européen, que les Gliridae et les Muridae avaient acquis indépendamment la condition myomorphic.

Une autre classification morphologique, proposée par Tullberg (1899), fait l'objet d'un consensus et a été largement reprise par les systématiciens (Lavocat, 1973, 1976 ; Bugge, 1985 ; Luckett & Hartenberger, 1985 ; Martin, 1994 ; Bryant & McKenna, 1995 ; McKenna & Bell, 1997 ; Nowak, 1999 ; Huchon *et al.*, 2000 ; Wilson & Reeder, 2005

Tabl 1.1 Classification familiale proposée par Simpson (1945). † familles éteintes

Sous-ordre	Superfamille	Famille	
Sciuromorpha	Aplodontoidea	† Ischyromyidae (inc. † Sciuravinae, † Cylindrodontinae)	
		Aplodontidae	
		† Mylagaulidae	
		† Protoptychidae	
		† Eomyidae	
	Sciuroidea	Sciuridae	
	Geomyoidea	Geomyidae	
		Heteromyidae (inc. † Florentiamyidae)	
	Castoroidea	Castoridae	
		† Eutypomyidae	
Myomorpha	Anomaluroidea	Anomaluridae	
		Pedetidae	
		Muroidea	Cricetidae
			Spalacidae
			Rhizomyidae
		Muridae	
	Gliroidea	Gliridae	
	Dipodoidea	Zapodidae	
		Dipodidae	
	Hystricomorpha	Hystricoidea	Hystricidae
Bathyergoidea		Bathyergidae	
Erethizontoidea		Erethizontidae	
Cavioidea		Hydrochaeridae, Caviidae, Dinomyidae, Dasyproctidae	
Chinchilloidea		Chinchillidae	
Octodontoidea		Echimyidae, Capromyidae, Octodontidae	
	† Heptaxodontidae		
Hystricomorpha ou Myomorpha ?	Ctenodactyloidea	Ctenodactylidae	

Tabl 1.2 Classification familiale proposée par McKenna & Bell (1997). † familles éteintes

Sous-ordre	Infraordre	Parvordre	Superfamille	Famille
Sciuromorpha			Ischyromyoidea	† Ischyromyidae
			Aplodontoidea	† Allomyidae
				Aplodontidae
				† Mylagaulidae
		† Theridomorpha		† Theridomyidae
		Sciurida		† Reithroparamyidae
				Sciuridae
		Castorimorpha		† Eutypomyidae
				Castoridae
	Myomorpha	Myodonta		Dipodoidea
				Dipodidae (inc. Zapodinae)
			Muroidea	Muridae (inc. Cricetinae, Arvicolinae)
		Glirimorpha		Gliridae
		Geomorpha		Geomyidae (inc. Heteromyinae)
				† Florentiamyidae

Tabl 1.2 (suite) Classification familiale proposée par McKenna & Bell (1997). † familles éteintes

		Eomyoidea	† Eomyidae
	Incertae sedis		† Protoptychidae
	Anomaluromorpha	Pedetoidea	Pedetidae
		Anomaluroidea	Anomaluridae
			† Sciuravidae
			† Cylindrodontidae
			Ctenodactylidae
			† Chapattimyidae
Hystricognatha	Hystricognathi		Erethizontidae
			Hystricidae
			Thryonomyidae
			Petromuridae
	Bathyergomorphi		Bathyergidae
	Caviida	Cavioidea	Hydrochaeridae
			Caviidae
			Dinomyidae
			Dasyproctidae
		Chinchilloidea	Chinchillidae
			Abrocomidae
		Octodontoidea	Echimyidae, Capromyidae, Octodontidae
			† Heptaxodontidae
Incertae sedis			† Alagomyidae
			† Laredomyidae

Tabl 1.3 Classification familiale proposée par Nowak (1999).

Sous-ordre	Infraordre	Superfamille	Famille	
Sciurognathi	Protrogomorpha	Aplodontoidea	Aplodontidae	
	Sciuromorpha		Sciuridae	
	Castorimorpha		Castoridae	
	Myomorpha	Geomyoidea	Geomyidae	
			Heteromyidae	
		Dipodoidea	Dipodidae	
		Muroidea	Muridae (inc. Cricetinae, Arvicolinae)	
	Anomaluromorpha		Anomaluridae	
			Pedetidae	
		Ctenodactylomorpha	Ctenodactylidae	
Glirimorpha		Gliridae		
Hystricognathi	Bathyergomorpha		Bathyergidae	
	Hystricomorpha		Hystricidae	
	Phiomorpha		Thryonomyidae	
			Petromuridae	
			Erethizontidae	
	Caviomorpha	Erethizondonta		Erethizontidae
		Chinchilloidea		Chinchillidae
		Cavioidea		Hydrochaeridae, Caviidae, Dinomyidae, Dasyproctidae
		Octodontoidea		Echimyidae, Myocastriidae, Capromyidae, Octodontidae, Ctenomyidae

– Tabl. 1.2 et 1.3). Cette classification se base sur l'orientation de l'apophyse angulaire par rapport au plan défini par l'alvéole de l'incisive. Deux sous-ordres ont été définis : les rongeurs sciurognathes (*i.e.* Sciurognathi [Myomorphi + Sciuromorphi]) possédant une mandibule dont l'apophyse angulaire se situe dans le même plan que l'alvéole de l'incisive et les rongeurs hystricognathes (*i.e.* Hystricognathi [Bathyergomorphi + Hystricomorphi]) chez qui cette apophyse est déjetée latéralement. La récente découverte de *Laonastes aenigmamus* (Jenkins *et al.*, 2005), le rat des rochers laotiens, a pourtant semé le trouble à propos de la validité de ce caractère (voir Partie III, Chap. 8).

2.2 ...et apport des phylogénies moléculaires

Les caractères morphologiques sont fortement impliqués dans les radiations et peuvent être issus d'adaptations en rapport avec des pressions de sélection similaires (Givnish & Sytsma, 1997). Les premières tentatives de reconstructions phylogénétiques ont été compromises à plusieurs reprises par les phénomènes de convergence qui interviennent au cours l'évolution de ces caractères. Dans cette optique, l'utilisation de nouvelles données et de nouvelles méthodes de reconstructions phylogénétiques s'inscrit comme une véritable révolution dans l'analyse des relations de parenté. A ce titre, les premières études basées sur des données moléculaires (Graur *et al.*, 1991 ; Li *et al.*, 1992; D'Erchia *et al.*, 1996 ; Reyes *et al.*, 2000) ont fait une entrée retentissante en phylogénie en concluant à la paraphylie de l'ordre des rongeurs, en particulier du sous-ordre des Hystricognathi, avec le désormais célèbre "*the guinea-pig is not a rodent*" (D'Erchia *et al.*, 1996). Toutefois, ces études étaient fondées sur des jeux limités de données mitochondriales ; elles ont été depuis largement critiquées pour la faible représentativité de leur échantillonnage taxinomique (*e.g.* Lockett & Hartenberger, 1993 ; Philippe, 1997) et pour l'utilisation de modèles évolutifs inappropriés (Sullivan & Swofford, 1997). L'incorporation de nouveaux gènes mitochondriaux (Reyes *et al.*, 2004) et de plusieurs gènes nucléaires indépendants (*e.g.* Adkins *et al.*, 2001 ; Debry & Sagel, 2001 ; Murphy *et al.*, 2001 ; Huchon *et al.*, 2002) a permis de mettre un terme à ce débat et de rétablir la monophylie des rongeurs, un fait jusqu'alors vigoureusement défendu par les systématiciens morphologistes.

Des études de systématique moléculaire s'appuyant sur des séquences issues d'un seul gène (Nebdal *et al.*, 1996 ; Huchon *et al.*, 2000 ; Debry & Sagel, 2001 ; Montgelard *et al.*, 2002 ; Stepan *et al.* 2004a) ont permis de retrouver et donc de conforter certaines relations interfamiliales précédemment définies par les études morphologiques : le sous-ordre des Myodonta (*i.e.* Muroidea + Dipodidae ; Vianey-Liaud, 1985a), le sous-ordre des Hystricognathes et les superfamilles des Muroidea et des Geomyoidea ont ainsi été

clairement redéfinis. A l'inverse, de nouveaux clades ont été reconnus ; c'est notamment le cas pour, les Sciuroidea (Sciuridae + *Aplodontia*), les Anomaluromorpha (Anomaluridae + Pedetidae) et les Ctenohystrica (Hystricognathes + Ctenodactylidae). Par la suite, des études se sont appuyées sur plusieurs gènes indépendants (e.g. Huchon *et al.*, 2002 ; Adkins *et al.* 2003 ; Debyr, 2003) et ont permis de soutenir fortement l'existence de trois grands clades au sein des rongeurs (Fig. 1.2) : un clade apparenté aux souris (i.e. "mouse related

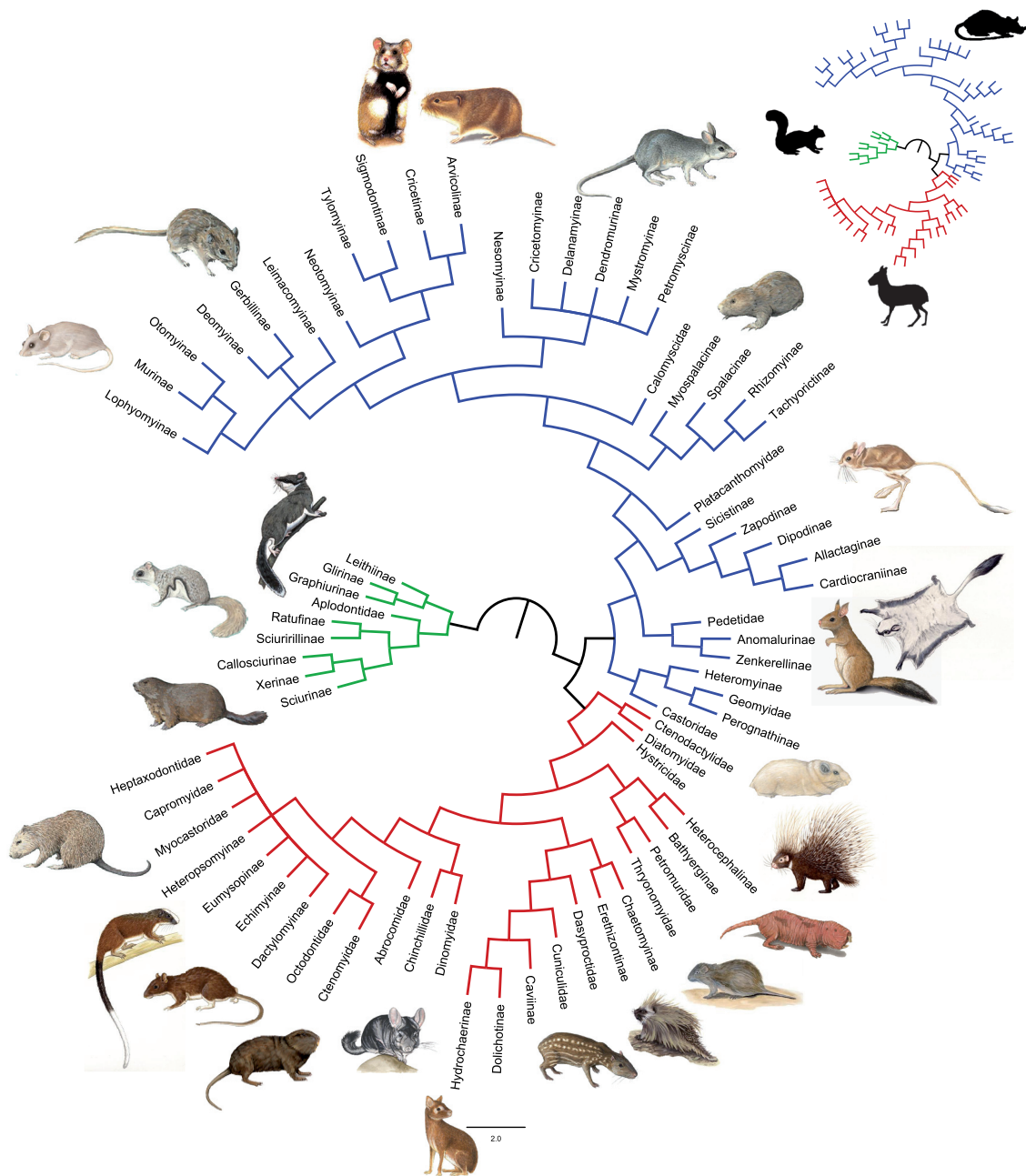


Fig. 1.2 Super-arbre des rongeurs obtenu par une approche de supermatrices. En bleu, clade apparenté aux souris ("Mouserelatedclade"); en vert, clade apparenté aux écureuils ("Sciuridrelatedclade"); en rouge, Ctenohystrica.

clade”) regroupant Myodonta + Anomaluromorpha + Castorimorpha, un clade apparenté aux écureuils (*i.e.* “sciurid related clade”) regroupant Gliridae + Sciuridae + Aplodontidae et pour finir les Ctenohystrica. Nonobstant, les relations unissant ces trois clades supra-familiaux restent encore irrésolues. Désormais, de nombreuses études moléculaires s’intéressent aux relations interspécifiques existant au sein des différentes familles de rongeurs, en particulier les plus diversifiées d’entre elles (*e.g.* Muridae - Michaux & Catzeflis, 2000 ; Jansa & Weksler, 2004) ou celles ayant développé des traits d’histoire de vie originaux (*e.g.* Bathyergidae - Faulkes *et al.*, 2004 ; Ingram *et al.*, 2004). A l’inverse, certaines familles n’ont jamais fait l’objet d’études de systématique moléculaire (*e.g.* Dipodidae, Hystricidae, Erethizontidae). Trop souvent, un manque de pouvoir résolutif des marqueurs utilisés ne permet pas d’obtenir des phylogénies robustes. La persistance de polytomies a ainsi été mise en relation avec des phénomènes de “radiations explosives” (*e.g.* Cook & Lessa, 1998 ; Michaux & Catzeflis, 2000 ; Castillo, 2005).

3. Les rongeurs, un groupe aux multiples radiations

3.1 La diversification paléogène : apport du registre fossile

Seules deux familles de rongeurs sont reconnues dans le Paléocène supérieur d’Amérique du Nord et d’Asie : les Alagomyidae et les Ischyromyidae (Hartenberger, 1998). Les rongeurs se sont ensuite diversifiés très rapidement, en quelques millions d’années, et dès l’Eocène inférieur 11 familles se sont réparties sur l’ensemble des continents, à l’exception toutefois de l’Amérique du Sud : les Cylindrodontidae, les Eutypomyidae et les Sciuravidae en Amérique du Nord ; les Gliridae en Europe ; les Zegdomyidae en Afrique du Nord ; les Chapattimyidae sur le sous-continent indien ; les Cocomyidae, les Ivanantomyidae et les Yuomyidea en Asie Centrale. Les Sciuravidae et les Gliridae sont probablement apparentés aux Ischyromyidae (Ischyromyoidea) ; les Chapattimyidea, les Ctenodactylidae et les Yuomyidae aux Cocomyidae (Ctenodactyloidea – Dawson *et al.*, 1984 ; Marivaux *et al.*, 2004). Le début de l’Eocène moyen est également marqué par une apparition explosive de nouvelles familles (certaines plus proches des formes actuelles) : les Armintomyidae, les Aplodontidae, les Eomyidae et les Protoptychidae en Amérique du Nord ; les Theridomyidae en Europe ; les Ctenodactylidae, les Cricetidae, et les Zapodidae en Asie centrale. A la fin du Paléogène, suite à l’évènement global que signe la “Grande Coupure” (Stehlin, 1909), de nouveaux épisodes d’apparition et

de dispersion se produiront. Si la reconnaissance de ces familles de rongeurs fait l'objet d'un large consensus, leur radiation extrêmement rapide rend difficilement envisageable un démêlement des relations interfamiliales qui prennent généralement l'aspect d'une polytomie. Il semble que de nombreux phénomènes de vicariance ont largement influencé la diversification des familles au sein de l'ordre (Hartenberger, 1998).

3.2 La diversification néogène : apport des données moléculaires

Cette partie s'appuie sur la publication suivante :

DOCUMENT 7. FABRE P-H, HAUTIER L, RODRIGUEZ A, DOUZERY EJP. Diversification history and world vagrancy within rodents: understanding the biggest mammalian radiation with a phylogenetic approach. *Systematic Biology*, in prep.

Une phylogénie moléculaire obtenue par la méthode des supermatrices, et replacée dans un cadre temporel, a permis de mettre en œuvre une méthode macroévolutive pour identifier une éventuelle hétérogénéité dans les taux de diversification. Les rongeurs présentent plusieurs pics de diversification au cours du Cénozoïque. Pour chacun des grands clades (*i.e.* les Castorimorpha, le clade apparenté aux souris, clade apparenté aux écureuils et les Ctenohystrica), des accélérations de diversification ont été détectées à différentes périodes. Les Castorimorpha et le clade apparenté aux écureuils présentent des accélérations de taux de diversification pendant le Paléogène et ceci est attesté par le registre fossile des Gliroidea (*e.g.* Hartenberger, 1971, 1994 ; Vianey-Liaud, 1994), des Aplodontoidea (*e.g.* Hopkins 2006, 2008), et des Castorimorpha (Korth, 1994). A l'inverse, chez le clade apparenté aux souris et chez les Ctenohystrica, ces pics ont été repérés pendant le Néogène. Ils concernent essentiellement les familles des Cricetidae et des Muridae pour le clade apparenté aux souris et les familles des Bathyergidae, des Octodontidae et des Ctenomyidae pour les Ctenohystrica. Si le groupe des ctenodactyloïdes apparaît diversifié dans le registre fossile (Dawson *et al.*, 1984 ; Marivaux *et al.*, 2004), les seuls pics de diversification identifiés au sein des Ctenohystrica concernent des familles de rongeurs caviomorphes. En réalité, sur 38 accélérations des taux de diversification significatives détectées, seules 15 ont été identifiées dans le Paléogène. Pourtant, nous avons vu précédemment que cette période se caractérise justement par une explosion de diversité, en particulier à l'Eocène. Ces résultats permettent de mettre en évidence un biais dans l'interprétation de ces accélérations de diversification lié à des phénomènes d'extinction. Il est donc indispensable de coupler ce genre d'étude de diversification à une

analyse précise du registre fossile. La figure 1.3 propose une synthèse des phylogénies morphologiques et moléculaires.

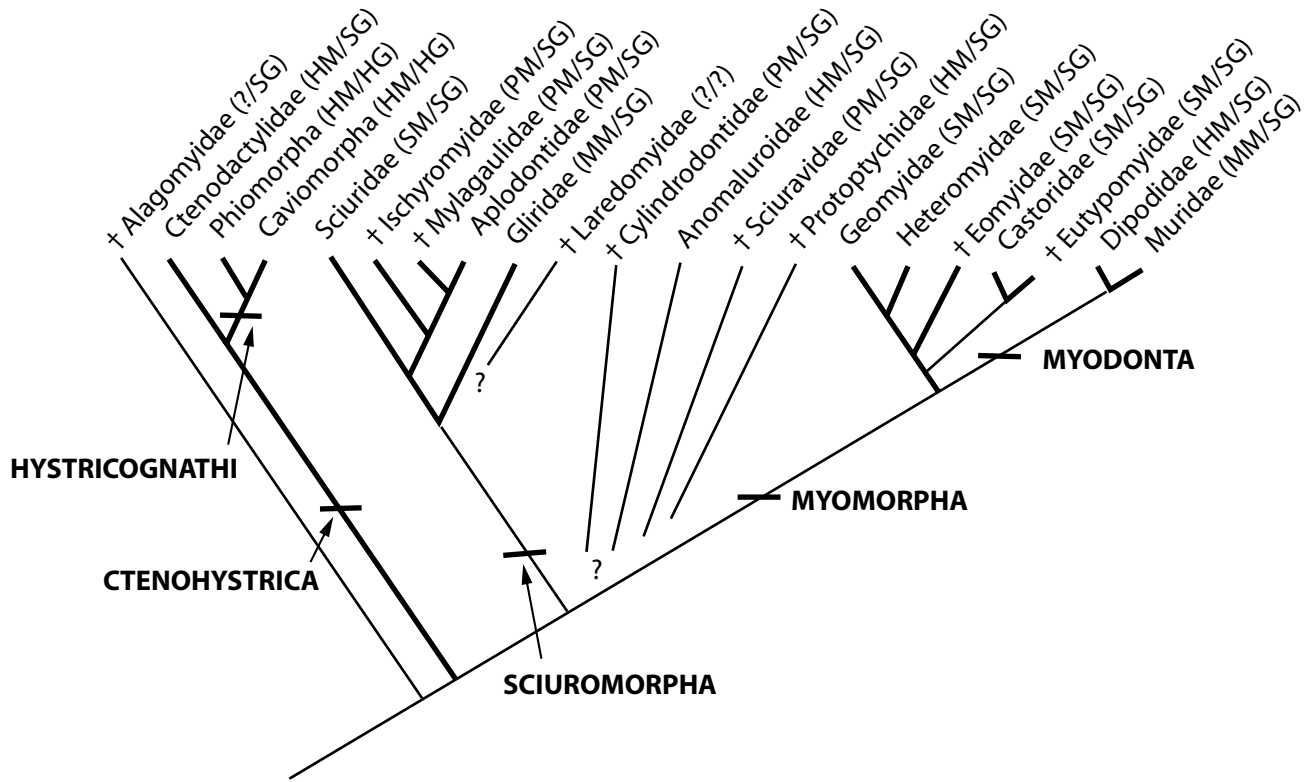


Fig. 1.3 Relations probables entre les familles et super-familles de rongeurs (Modifié d'après Janis *et al.*, 2008). L'épaisseur d'un trait traduit le degré de certitude. Les lettres entre parenthèses désignent la morphologie de la mandibule et la condition zygomassétérique : HG, hystricognathe ; SG, sciurognathe ; PM, protrogomorpe ; HM, hystricomorphe ; SM, sciuiromorphe ; MM, myomorphe. .

La mise en œuvre et la multiplication de méthodes d'investigation doivent s'appuyer sur des résultats fiables pour pouvoir aborder des questions anciennes dans un contexte entièrement renouvelé. La diversité actuelle et passée des rongeurs souligne les limites d'une démarche descriptive qualitative et valorise l'utilisation d'une démarche quantitative. Si en permettant des comparaisons les mesures classiques constituent une première étape indispensable pour étudier une morphologie, les méthodes de morphométrie géométrique permettent d'estimer les composantes de la variation liées à la taille et à la forme.

Chapitre 2

Cadre méthodologique

Le registre fossile est à la compréhension des processus évolutifs ce que la pierre de rosette fut à l'interprétation hiéroglyphique : son étude constitue la clé de l'interprétation des modalités évolutives. Pour autant, en étudiant le matériel fossile, l'essentiel des données dont nous disposons, en dehors de son âge géologique, a trait à la morphologie et les moyens de la quantifier constituent un enjeu de taille en paléontologie. D'Arcy Thompson (1917), puis Olson & Miller (1958), ont illustré très tôt la nécessité d'interpréter les traits morphologiques en considérant les organismes comme des ensembles intégrés. L'intégration de ces différents ensembles peut avoir diverses origines: génétique, développementale ou fonctionnelle (Cheverud, 1982 ; Endler, 1995 ; Armbruster & Schwaegerle, 1996 ; Raff, 1996 ; Ackermann & Cheverud, 2002). Les études morphologiques classiques restent généralement cantonnées à des descriptions comparatives complétées par un ensemble de mesures. Une approche plus intégrée de la quantification des variations de forme a été rendue possible par le développement de méthodes de morphométrie géométrique (*e.g.* Cheverud, 1995 ; Dryden & Mardia, 1998 ; Klingenberg, 2002). Ces méthodes ont notamment permis de mettre en évidence des variations infimes de forme et ainsi de détecter une correspondance entre une divergence génétique subtile et la stabilité du développement morphologique au cours d'une différenciation entre deux sous-espèces (Alibert *et al.*, 1994 ; Auffray *et al.*, 1996).

1. Les méthodes quantitatives

2.1. Vers une quantification des formes

De nombreuses méthodes de morphométrie géométrique ont été récemment développées dans le cadre de l'analyse de la variabilité morphologique (Rolf & Marcus, 1993 ; Dryden & Mardia, 1998 ; Klingenberg, 2002). Elles bénéficient du développement important des techniques statistiques et permettent une description et une quantification de cette variabilité. Dans notre étude, seule la variation supérieure à la variabilité intra-spécifique a été prise en compte dans le but de caractériser les patrons de covariation liés à la phylogénie et à la sélection et de les comparer statistiquement avec d'autres paramètres, tels que la taille. Deux grandes catégories de méthodes morphométriques sont utilisées : la première approche est fondée sur une étude du contour, généralement fermé (*e.g.* Renaud *et al.*, 1996) ; la seconde est basée sur l'analyse de points homologues (*e.g.* Bookstein, 1991). Le choix de l'utilisation d'une de ces techniques dépend fondamentalement de la nature des objets traités. L'évolution de l'appareil masticateur des rongeurs offre un cadre de prédilection pour la mise en œuvre de l'une ou l'autre de ces techniques de morphométrie géométrique. Alors que le crâne est d'évidence en trois dimensions, la mandibule peut être tantôt considérée comme un objet en deux dimensions ou tantôt comme un objet tridimensionnel. Il faut rappeler que Tullberg (1899) a introduit la distinction de deux sous-ordres de rongeurs ; ceux dont la mandibule s'inscrit globalement dans un plan (*i.e.* sciurognathes) et ceux où l'apophyse angulaire est déjetée latéralement par rapport au plan de l'alvéole de l'incisive (*i.e.* hystricognathes), une projection de leur mandibule sur un plan induisant une perte importante d'information.

2.2 Analyse du contour

Pour les analyses portant sur les rongeurs sciurognathes, il a donc été possible d'approximer la morphologie mandibulaire à l'aide de coordonnées d'un ensemble de points "pseudo-homologues" placés sur le contour. Les contours des mandibules gauches sont digitalisés en vue buccale à l'aide du logiciel Optimas® (v.6.5.2 - Media Cybernetics®). Les dents manquant généralement, seul le contour de l'os mandibulaire a été considéré. Le point de départ de chaque contour est situé à l'intersection du bord dorsal de l'incisive et du dentaire. Une approche basée sur les transformées de Fourier elliptique (TFE) a été choisie pour étudier ce type de contour particulièrement complexe, à l'aide du logiciel EFAwin (Ferson *et al.*, 1985). A partir des coordonnées de 64 points équidistants le long

du contour, cette méthode prend en compte le changement incrémentiel des valeurs de x et de y séparément, en fonction de la longueur cumulée du contour (Kuhl & Giardina, 1982). Celui-ci est ensuite approximé par une somme infinie de fonctions trigonométriques, les harmoniques, de longueur d'onde décroissante et dont les coefficients sont des descripteurs de forme. A chaque harmonique n correspond deux fonctions (pour x et y) et quatre coefficients de Fourier (A_n , B_n pour x , et C_n , D_n pour y) définissant une ellipse dans le plan xy .

L'inconvénient majeur de la méthode TFE est de générer un grand nombre de données ce qui devient problématique dans le cas de traitements statistiques pour de faibles effectifs. Les coefficients de la première harmonique sont utilisés pour standardiser la taille et l'orientation de la mandibule. Après standardisation, ces coefficients tendent à dominer les analyses statistiques alors qu'ils possèdent un faible pouvoir discriminant d'un point de vue taxinomique. Pour Crampton (1995), ces coefficients doivent être retirés du jeu de données. Cependant, Michaux *et al.* (2007) ont montré que le coefficient D_1 , qui exprime l'allongement de la mandibule, pouvait être inclus dans les analyses car il permet une meilleure prise en compte du signal écologique. Un avantage de la méthode TFE est que plus la longueur d'onde d'une harmonique est faible et plus les détails de la morphologie sont pris en considération. Dans le cas des mandibules sciurognathes, les coefficients des sept premières harmoniques semblent offrir le meilleur compromis entre l'erreur de mesure, la quantité d'information apportée et le nombre de variables considérées.

2.3 Méthode des points homologues

Pour les rongeurs hystricognathes, la méthode des points homologues a été préférée à la méthode des transformées de Fourier. En effet, cette méthode s'avère plus apte à décrire les variations de forme qui affectent des structures complexes car elle assure une conservation de l'intégrité géométrique de la forme des unités biologiques d'intérêt. La forme complexe d'une structure est ramenée à une forme simple (appelée configuration), composée de points de repères ou points homologues ("landmarks" - Fig. 2.1 Tabl. 2.1 et 2.2). Ainsi, le nombre réduit de variables considérées simplifie l'interprétation et la quantification des changements morphologiques affectant cette structure. Bookstein (1991) a défini trois types de points homologues : le type I correspond à des points d'intersection de structures biologiques, le type II correspond à des points de courbure maximale, et enfin le type III considère les points situés aux extrémités de structures ou les points d'intersection entre une structure et l'axe de symétrie bilatérale. Dans la présente étude, les coordonnées des points ont été saisies en trois dimensions, à l'aide d'un digitaliseur microscribe 3D.

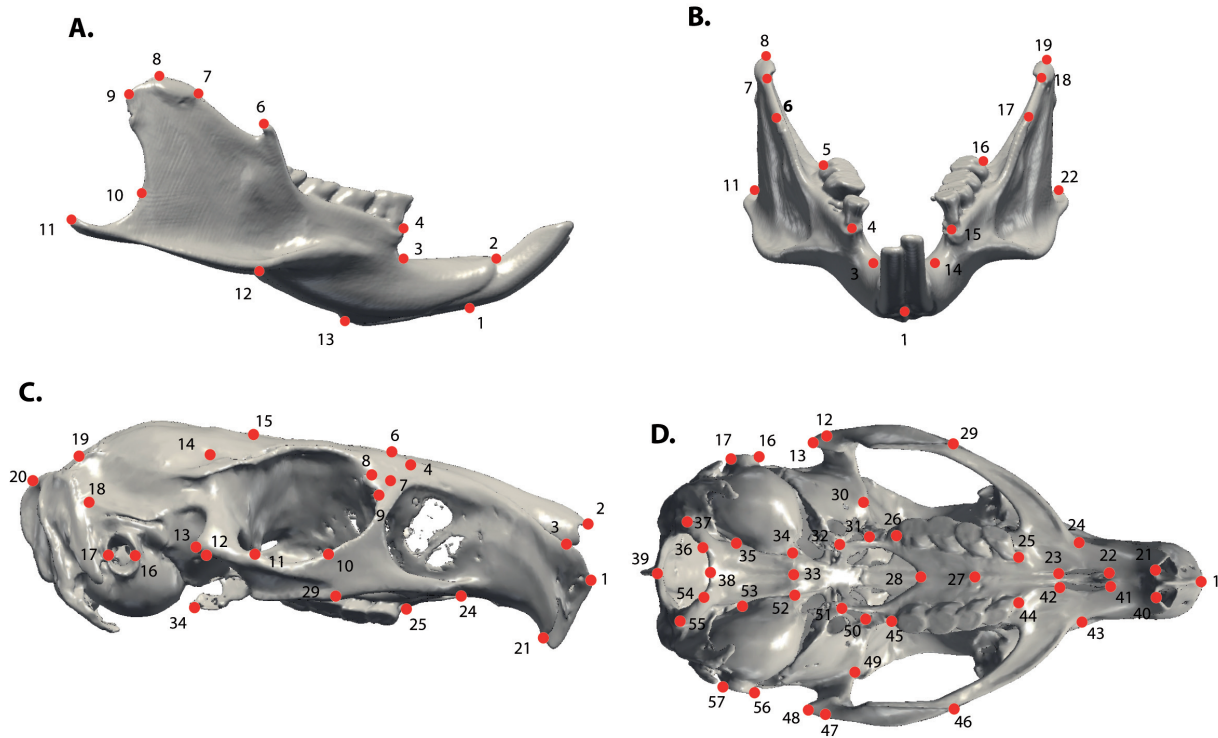


Fig. 2.1 Points homologues repérés sur la mandibule (A et B) et sur le crâne (C et D)

Tabl. 2.1 Description des points homologues repérés sur la mandibule.

Numéro	Description
1	Intersection entre le bord ventral des deux incisives et la branche horizontale du dentaire
2	Intersection entre le bord dorsal des deux incisives et la branche horizontale du dentaire
3 et 14	Maximum de courbure du diastème
4 et 15	Extrémité antérieure de la rangée dentaire
5 et 16	Extrémité postérieure de la rangée dentaire
6 et 17	Sommet de l'apophyse coronoïde
7 et 18	Point dorsal le plus antérieur du condyle
8 et 19	Point dorsal le plus dorsal du condyle
9 et 20	Point dorsal le plus postérieur du condyle
10 et 21	Maximum de courbure entre le condyle et l'apophyse angulaire
11 et 22	Point le plus distal de l'apophyse angulaire
12 et 23	Intersection entre le bord alvéolaire et la racine de l'apophyse angulaire
13	Point le plus ventral de la symphyse

Tabl. 2.2 Description des points homologues repérés sur le crâne.

Numéros	Définition
1	Extrémité antérieure du prémaxillaire
2	Extrémité antérieure de la suture inter-nasaux
3 et 58	Point le plus antérieur sur la suture prémaxillaire-nasal
4 et 59	Point d'intersection entre le frontal, le prémaxillaire et le maxillaire
5 et 60	Point d'intersection entre le frontal, le prémaxillaire et le nasal
6	Point d'intersection entre les sutures inter-nasaux et inter-frontaux
7 et 61	Point d'intersection entre le lacrymal, le prémaxillaire et le maxillaire
8 et 62	Point d'intersection entre la suture lacrymal et frontal sur l'orbite
9 et 63	Point d'intersection entre la suture lacrymal et maxillaire sur l'orbite
10 et 64	Intersection entre le maxillaire et le jugal sur le bord dorsal de l'arcade zygomatique
11 et 65	Intersection entre le jugal et le squamosal sur le bord dorsal de l'arcade zygomatique
12 et 47	Intersection entre le jugal et le squamosal sur le bord ventral de l'arcade zygomatique
13 et 48	Extrémité distale du squamosal sur l'arcade zygomatique
14 et 66	Point d'intersection entre le frontal, le squamosal et le pariétal
15	Intersection entre inter-frontal et inter-pariétal
16 et 56	Extrémité antérieure du méat auditif externe
17 et 57	Extrémité postérieure du méat auditif externe
18 et 67	Point d'intersection entre le pariétal, le squamosal et le supraoccipital
19	Intersection entre les sutures inter-pariétaux et supra-occipal
20	Point dorsal le plus distal du supra-occipal
21 et 40	Extrémité distale de l'alvéole de l'incisive
22 et 41	Extrémité antérieure du foramen incisif
23 et 42	Extrémité postérieure du foramen incisif
24 et 43	Intersection entre le prémaxillaire et maxillaire
25 et 44	Extrémité antérieure de la rangée dentaire
26 et 45	Extrémité postérieure de la rangée dentaire
27	Intersection entre les maxillaires et les palatins
28	Maximum de courbure sur le bord distal du palatin
29 et 46	Intersection entre le maxillaire et le jugal sur le bord ventral de l'arcade zygomatique
30 et 49	Point le plus antérieur sur la suture squamosal et alisphénoïde
31 et 50	Maximum de courbure sur les ailes ptérygoïdiennes
32 et 51	Extrémité des ailes ptérygoïdiennes
33	Intersection entre les sutures inter-basioccipitales et inter-basisphénoïdes
34 et 52	Intersection entre la suture basioccipital-basisphénoïde et la bulle auditive
35 et 53	Extrémité antérieure du <i>foramen lacerum</i>
36 et 54	Extrémité antérieure du condyle occipital
37 et 55	Extrémité latérale du condyle occipital
38	Point le plus antérieur de la région ventral du <i>foramen magnum</i>
39	Point le plus postérieur de la région dorsal du <i>foramen magnum</i>

La décomposition de la variation morphologique en une composante de taille et de forme constitue le point d'orgue des études de morphométrie géométrique (Bookstein, 1991 ; Dryden & Mardia, 1998). D'après Kendall (1977), cette notion de forme n'inclut pas les composantes de taille, de position et d'orientation relatives au système de coordonnées d'une configuration originale. Ici, la taille centroïde a été choisie comme estimateur de taille, elle se définit comme la racine carrée de la somme des distances au carré entre chaque landmark et le centroïde de la configuration.

Différentes techniques de superposition permettent une extraction de l'information liée à la forme. Les configurations obtenues après digitalisation ont été superposées à l'aide d'opérations n'altérant pas la forme par la méthode de superposition Procrustes généralisée des moindres carrés (GLS), qui minimise l'écart entre les points homologues des différentes configurations. L'application de cette méthode nécessite une procédure itérative séparée en trois étapes : une mise à l'échelle de toutes les configurations de landmarks à la taille centroïde, une translation du centroïde de chaque configuration sur l'origine du repère et pour finir une rotation des configurations autour de leur centroïde. Selon Dryden & Mardia (1998), cette procédure peut-être qualifiée de superposition Procrustes partielle ; une configuration consensus est alors obtenue, elle correspond à la moyenne de tous les spécimens alignés. L'écart de chaque landmark par rapport au consensus est appelé le "résidu Procrustes". Les nouvelles configurations ont les mêmes dimensions que les configurations originales ($k = \text{nb de points homologues} * m = 3$ dimensions), l'espace morphologique qui en découle est un espace à $3k-7$ dimensions (un degré de liberté est perdu lors de la mise à l'échelle, trois lors de la translation et trois lors de la rotation). Cette espace des formes est un hémisphère multidimensionnel non-euclidien (*e.g.* Bookstein, 1991 ; Rohlf, 1999). Une projection des coordonnées superposées de l'espace curviligne sur un espace tangent (perpendiculaire à la direction de la forme consensus) est donc nécessaire pour l'application de techniques statistiques conventionnelles car ces techniques supposent un espace Euclidien linéaire (Kent, 1994 ; Dryden & Mardia, 1998).

2.4 Visualisation des déformations, utilisation du logiciel MORPHOTOOLS

Toutes les analyses de morphométrie géométrique considérant des points homologues ont fait appel à une nouvelle méthode de visualisation des déformations morphologiques développée par Lebrun (2008), utilisant le logiciel MORPHOTOOLS. Un morphotype de référence et une forme d'intérêt sont nécessaires pour effectuer une telle comparaison morphologique (Fig. 2.2). Dans la présente étude, le morphotype de référence

correspond à la configuration consensus, *i.e.* le morphotype moyen pour l'échantillon considéré. Un individu de l'échantillon est alors choisi comme modèle surfacique. La surface correspondante est déformée deux fois avec une fonction *Thin Plate Spline* (TPS – Bookstein, 1991) à travers la configuration consensus et la forme d'intérêt. Deux approches sont alors utilisées pour quantifier les différences morphologiques (Lebrun, 2008). La première permet de quantifier les différences de surface locale (Fig. 2.2 A). La deuxième démarche quantifie les changements morphologiques directionnels : les changements parallèles à la surface étant représentés par des flèches et les changements perpendiculaires par un gradient de couleurs (Fig. 2.2 B).

2.5 Analyses statistiques

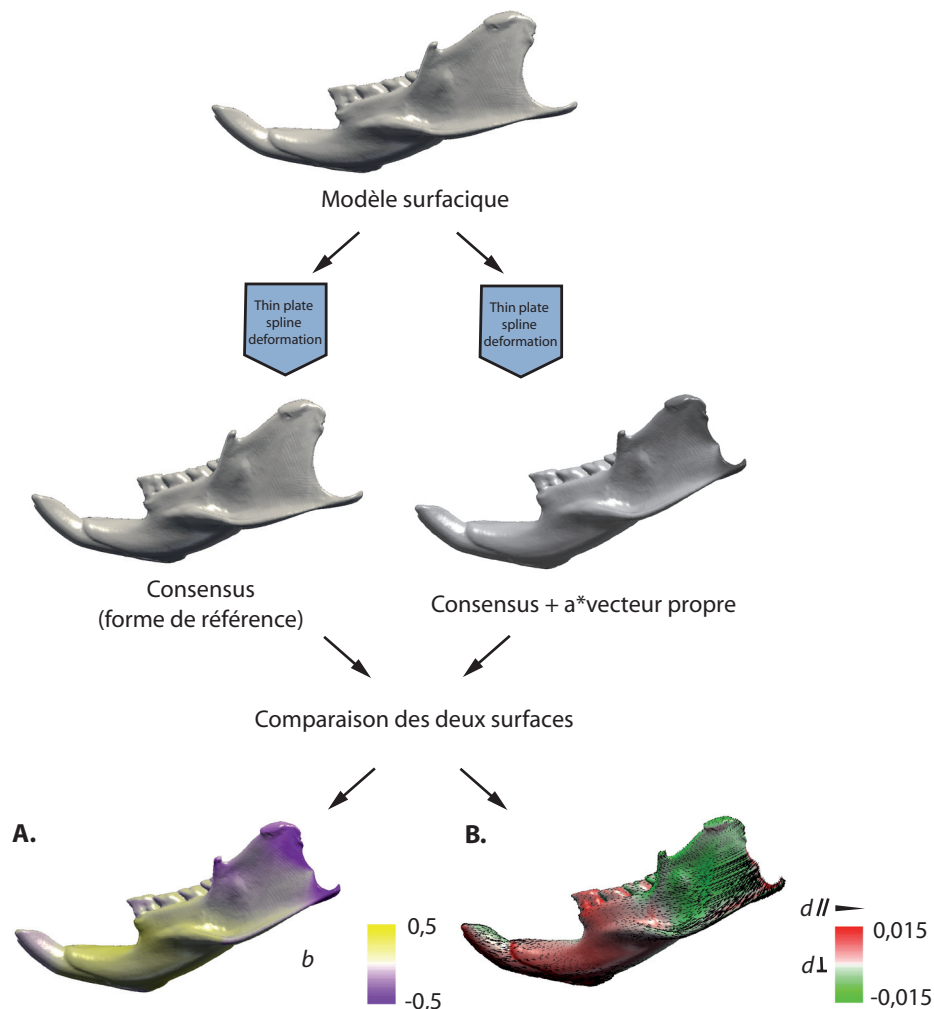


Fig. 2.2 Patrons de variation morphologique de la mandibule. **A**, les couleurs indiquent les changements morphologiques locaux nécessaires pour obtenir une forme donnée par rapport à une forme consensus (le jaune et le violet codent respectivement pour une augmentation ou une diminution de surface). **B**, les couleurs et les flèches indiquent l'amplitude et la direction du changement morphologique par rapport à une forme de référence ($d//$, changements parallèles à la surface ; $d\perp$, changements perpendiculaires à la surface, le rouge et le vert code des directions sortantes et rentrantes). Modifié d'après Lebrun (2008).

Quelle que soit la méthode employée, contour ou points homologues, un ensemble de variables est obtenu : coefficients de Fourier ou résidus Procrustes. De manière à considérer la variabilité dans son ensemble, des méthodes d'analyse multivariée ont été utilisées : Analyse en Composantes Principales (ACP) de manière à considérer la variabilité globale des structures étudiées, des analyses discriminantes de manière à tester si une morphologie peut être discriminée en fonction de certains facteurs dans un espace morphologique particulier (*e.g.* la diète ou le type de locomotion), des Analyses Multivariées de Variance (MANOVAS) qui permettent une estimation de l'importance de la variance inter-groupe sur la variance intra-groupe et pour finir des Analyses Multivariées de Covariance (MANCOVAS), utilisant la taille comme covariant. Ces techniques d'analyse multivariée permettent de décrire précisément les changements morphologiques et d'en déduire les patrons de variations associés à différents facteurs, tels que la cladogénèse, l'environnement ou le régime alimentaire (*e.g.* Zelditch *et al.*, 2000 ; Claude *et al.*, 2003).

Ces méthodes de morphométrie géométrique ont été quelquefois couplées à une analyse des micro-usures dentaires qui assure une évaluation indépendante du régime alimentaire et permettent de caractériser les directions de mastication.

2. Analyse des patrons de micro-abrasion

Les micro-usures dentaires sont générées au cours de l'attrition (contact dent à dent) et de l'abrasion entre les tissus énamélaires et les dernières particules alimentaires consommées (Greaves, 1973 ; Teaford & Oyen, 1989 ; Fortelius & Solounias, 2000). Des études récentes ont montré que la diète d'espèces éteintes pouvait être déduite d'un patron micro-abrasif (*e.g.* Solounias & Semperebon 2002 ; Merceron *et al.*, 2004), y compris pour les rongeurs (Nelson *et al.*, 2005 ; Gomes Rodrigues *et al.*, soumis). L'orientation des micro-stries peut également permettre d'identifier la direction des mouvements masticateurs (*e.g.* Charles *et al.*, 2007 ; Lazzari *et al.*, 2008). Dans notre travail, ces deux aspects ont été abordés, les patrons micro-abrasifs ayant été utilisés pour une tentative de reconstruction de la diète d'une espèce éteinte de Gliridae des Baléares (voir Partie II, Chap. 5) et comme indicateurs de la direction des mouvements masticateurs (voir Partie

III, Chap. 8). De nombreux protocoles ont été développés pour caractériser les patrons micro-abrasifs dentaires (Walker, 1976 ; Walker *et al.*, 1978 ; Gordon, 1982 ; Puech *et al.*, 1983 ; Teaford & Walker, 1984 ; Ungar, 1996 ; Solounias & Semprebon, 2002 ; Merceron *et al.*, 2004 ; Semprebon *et al.*, 2004 ; Merceron & Ungar, 2005 ; Scott *et al.*, 2005). Nous avons choisi d'utiliser celui développé par Merceron *et al.* (2004) qui couple la stéréomicroscopie lumineuse (Walker, 1976) avec une imagerie haute résolution (Ungar, 1996). Des moules translucides de facettes dentaires ont été digitalisés à l'aide d'une loupe binoculaire ZEISS® SV11 M2B, puis différentes variables ont été mesurées grâce au logiciel Optimas® (v.6.5.2 - Media Cybernetics®). Quatre variables ont été documentées (Fig. 2.3) : le nombre total de stries (Ns), le nombre total de ponctuations (Np), le nombre de larges stries (Nws) et le nombre de larges ponctuations (Nlp). Ces variables sont ensuite utilisées dans des analyses univariées (ANOVAS) et multivariées (MANOVAS et ACP) dans le but d'identifier les principales tendances inter et intra-groupes.

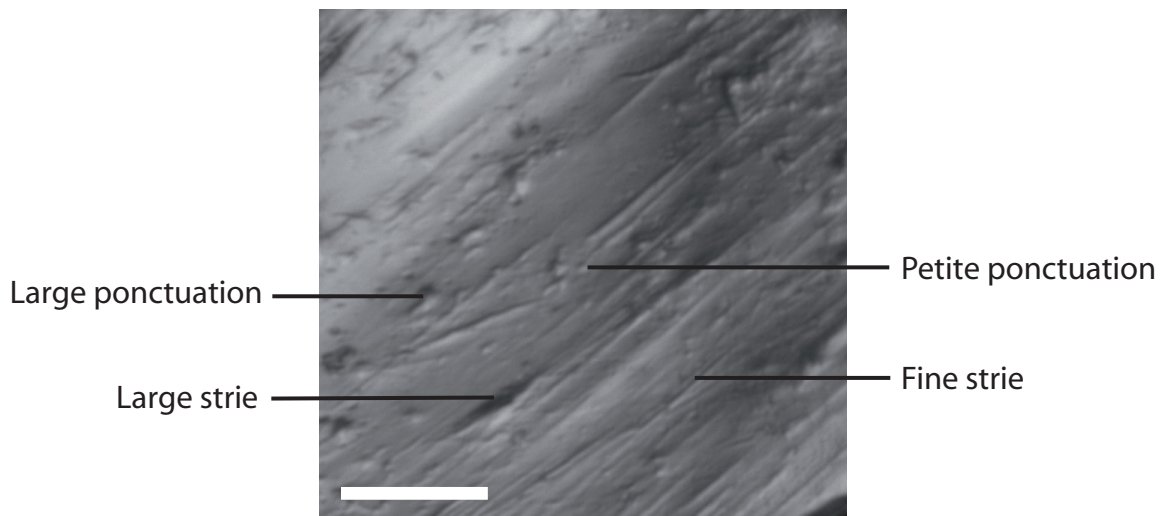


Fig. 2. 3 Types de variables documentées sur les facettes d'usure. Echelle: 300µm.

Deuxième partie

Plasticité, contraintes et évolution
morphologique

Chapitre 3

Emergence et fixation des patrons crâniens chez les rongeurs.

L'accroissement de la diversité morphologique est un des faits majeurs de l'évolution (Darwin, 1859 ; Rensch, 1947 ; Schmalhausen, 1949). Cet accroissement découle de l'émergence de traits morphologiques, dont la fixation s'accompagne de multiples modifications. Un exemple appliqué à l'évolution de l'appareil masticateur des rongeurs est présenté dans ce chapitre. Il montrera que l'apparition des plus anciens rongeurs est suivie d'une diversification des lignées qui se caractérise par la mise en place en parallèle d'innovations structurales crâniennes distinctes. Plusieurs questions sont ici soulevées : (1) Quel est le moteur de la variation phénotypique en évolution ? (2) Comment contribuer à l'explication d'un maintien d'innovations équivalentes du point de vue fonctionnel ? (3) L'analyse morphologique peut-elle donner une estimation fiable de la diversité des solutions morfo-fonctionnelles établies dans les quelques millions d'années qui suivent la première présence reconnue des rongeurs ?

Ce chapitre prend appui sur la publication suivante :

DOCUMENT 1. **HAUTIER L, MICHAUX J, MARIVAUX L, VIANEY-LIAUD M.** The evolution of the zygomasseteric construction in Rodentia, as revealed by a geometric morphometric analysis of the mandible of *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, sous presse.

1. Au commencement était la variation...

1.1 Le changement morphologique, origine et fixation

La principale source de variabilité phénotypique réside dans le pouvoir mutationnel du génome qui s'exprime au cours de la reproduction sexuée sous forme de mutations ou de recombinaisons génétiques. Les conditions environnementales peuvent également influencer la variation morphologique (plasticité phénotypique), tout comme des variations aléatoires du développement mais ces types de variation ne sont pas héréditaires. Avec les fossiles, chez les rongeurs, nous disposons de témoins qui n'ont pas de représentants identiques actuels et qui ont été tout aussi adaptés aux conditions de leur époque que le sont les formes actuelles. En conséquence, ils remplissaient les conditions exigées par leur environnement biologique et physique. Comment expliquer alors un changement? Deux mécanismes évolutifs distincts sont communément invoqués pour expliquer le changement morphologique au cours du temps : un processus stochastique, la dérive génétique et un processus déterministe et aléatoire, la sélection naturelle. En marge de ces deux processus, plusieurs auteurs (e.g. Baldwin, 1896 ; Waddington, 1942) ont tenté de caractériser de nouveaux facteurs du changement morphologique et ainsi de mettre en évidence l'existence de rétroactions entre le comportement, l'ontogenèse et l'évolution. En réalité, "*Effet Baldwin*" (Baldwin, 1896) et "*assimilation génétique*" (Waddington, 1942, 1957) entretiennent un rapport étroit avec le processus de sélection naturelle. Le paléontologiste, s'il doit être au fait de ces questions, peut difficilement intervenir dans le débat mécaniste, mais il peut tout du moins déblayer les faits anatomiques en levant les ambiguïtés, en donnant une image la plus exacte possible des réalisations passées ou en explorant le point de vue de la relation entre la forme, l'architecture et la fonction.

1.2 Vers une émergence non sélective des patrons morphologiques

Du fait de la stochasticité des facteurs liés au changement morphologique, Hodin (2000) ou Mayr (1983) considèrent comme vaine toute tentative d'estimation de la part relative du changement expliquée par la dérive génétique ou par la sélection naturelle. Pourtant, en développant sa "*théorie neutraliste de l'évolution*", Kimura (1983) confère à la dérive génétique l'essentiel de l'origine du changement morphologique. A l'inverse, plusieurs auteurs (e.g. Fisher, 1930 ; Haldane, 1932) attribuent à la sélection un rôle majeur dans l'origine de ce changement. En réalité, la sélection n'aura d'effet que s'il existe une variation, et une fonction ne peut s'immiscer dans l'interaction variation-

sélection que dans la mesure où elle devient effective (*i.e.* suivie d'effet). La possibilité de réponses évolutives distinctes à une même "demande spécifique" a été reconnue très tôt par Rensch (1947). Simpson (1953) arrive à une conclusion similaire et prévoit que des correspondants fonctionnels, pourtant divergents, de différents états de caractères existent dans divers groupes taxinomiques et que ces différences peuvent être perçues comme "non adaptatives".

Bock (1958) a été le premier à analyser en détail des exemples de réponses multiples à une même pression de sélection qui relèvent de ce qu'il nomme les "voies multiples de l'évolution" (*multiple pathways of evolution*). Selon lui, la caractérisation de "ces voies multiples" constitue un enjeu majeur pour la compréhension de l'évolution. Il propose que la sélection ne se focalise pas sur les détails structuraux d'un trait morphologique mais plutôt sur ses caractéristiques fonctionnelles telles que des paramètres géométriques (*e.g.* aire d'une insertion musculaire) ou mécaniques (*e.g.* allongement d'un muscle). Le constat majeur de Bock (1958) fut donc de distinguer la réponse à une pression de sélection et le trait morphologique qui est créé pour le développement de cette réponse. Pour une demande donnée, différentes options morphologiques sont donc possibles et leur fixation résulte de l'efficacité relative des phénotypes et non de leurs particularités morphologiques structurales. C'est le principe d'émergence non sélective de patrons morphologiques (Schmidt-Kittler, 1997) qui peut expliquer la persistance d'un polymorphisme au sein d'un groupe taxinomique.

1.3 Quelle origine pour la variation phénotypique du crâne des rongeurs ?

L'extrême diversification des rongeurs explique l'impossibilité d'aborder ce groupe zoologique sans s'appuyer sur une classification. Pour y arriver, force était de se rabattre sur les structures anatomiques classiques (le squelette) qui ont "fait leur preuve" pour d'autres groupes de mammifères. Leur squelette appendiculaire n'ayant fait l'objet que d'études isolées, l'analyse des caractères crâniens a pris une importance considérable. Il devenait alors difficile de ne pas tomber dans le piège de la typologie au moment d'aborder un matériel biologique que caractérise d'abord sa diversité. Se repérer dans une telle constellation de morphologies nécessitait de rassembler des espèces en groupements de plus en plus inclusifs, sur la base de caractères communs possédés. C'est ici que se referme le piège, en effet inconsciemment s'impose l'idée de "classes", c'est à dire de groupes dont tous les membres possèdent la même caractéristique. La cladistique a contribué au maintien, voire au retour de la pensée typologique.

Le fait que certains traits impliqués dans les performances biologiques soient

plus ou moins invariants au sein de groupes taxinomiques a été reconnu depuis près de deux siècles par les systématiciens morphologistes. Déjà, Cuvier et Geoffroy St Hilaire s’opposaient au sujet de l’unité des plans d’organisation (Hall, 1998). Si Darwin (1859) utilise le concept d’*“unity of descent”*, le terme *Baupläne* est employé pour la première fois par Woodger (1945) pour qualifier un ensemble de caractères invariants, transmissibles d’ancêtre à descendant, qui témoigne d’une relation de parenté. Il s’agit ici d’une vision évolutive du plan d’organisation (*“an evolutionary postulate”* selon Woodger, 1945). Ce concept de *Baupläne* a été depuis abondamment repris pour expliquer le maintien de traits morphologiques au cours de l’évolution de divers groupes d’organismes.

A ce titre, les rongeurs sont exemplaires et ont été classiquement divisés en quatre sous-ordres (*i.e.* Protrogomorpha, Sciuromorpha, Hystricomorpha et Myomorpha - [Brandt, 1855 ; Simpson, 1945 ; Wood, 1955, 1958]) sur la base de l’existence de quatre *Baupläne* définis sur la structure de la musculature masticatrice et des modifications ostéologiques crâniennes associées. Il s’agit plus exactement de *Unterbaupläne* au sens de Valentine (1986), c’est à dire des *Baupläne* de rang taxinomique inférieur au phylum. S’il ne fait désormais plus aucun doute que ces “plans d’organisation” ne correspondent pas à des unités taxinomiques mais bien à des grades morphologiques (Wood, 1958, 1965, 1974), il convient de s’interroger sur l’émergence de ces structures. En outre, comment expliquer la persistance d’un nombre aussi réduit de combinaisons morphologiques crâniennes dans un groupe aussi diversifié que celui des rongeurs ? Si l’homologie semble jouer un rôle déterminant dans l’établissement de ces traits, existe-t-il un moyen de caractériser l’évolution de ces patrons morphologiques sur la seule base de l’interprétation de caractères phénotypiques ?

2. Le mythe d’Ulysse et Polyphème, métaphore d’une sélection aveugle.

2.1 Les types crâniens des rongeurs, une évolution en grades

Quatre grands types crâniens ont été reconnus chez les rongeurs (Brandt, 1855 ; Simpson, 1945 ; Wood, 1955 - voir Partie I, Chap. 1, § 1.2 *Des classifications morphologiques*) : la protrogomorphie, la sciuromorphie, l’hystricomorphie et la myomorphie. Wood (1965) propose de reconnaître une distribution de ces divers types morphologiques en trois grades évolutifs sur la base de la microstructure de l’émail des

incisives, de la structure de la musculature masticatrice et sur l'indice d'hypsodontie des dents jugales. Nous nous attacherons ici à ne décrire que l'évolution de la condition zygomassétérique. Le grade I, qui rassemble les plus anciens rongeurs apparaissant dès la fin du Paléocène, implique une grande diversité de formes ayant conservé une musculature masticatrice mammalienne primitive (voir Introduction générale), *i.e.* des formes protrogomorphes. Chez ces rongeurs protrogomorphes, le masséter superficiel prend son origine sur la pointe latérale de l'extrémité mésiale du maxillaire et s'insère sur le bord ventral de l'apophyse angulaire (Fig. 3.1). Le muscle masséter latéral prend son origine sur le bord ventral de l'arcade zygomatique pour s'attacher sur la surface ventrale de l'apophyse angulaire. Le muscle masséter profond est réduit et prend son origine sur la surface médiale de l'arcade zygomatique ; il s'insère sur la surface dorsale de la crête massétérique au niveau de l'extrémité distale de la rangée dentaire (Wood, 1965).

Les autres conditions zygomassétériques correspondent au grade II tel que le définit Wood (1965). Elles se mettent en place à la suite d'une seconde radiation qui implique des formes dont la musculature masticatrice a été modifiée, et cela dans plusieurs directions. Ces nouvelles conditions se distinguent essentiellement de la condition primitive par des différences positionnelles de l'origine et de l'insertion des diverses couches du muscle masséter, accompagnées d'une modification profonde de la morphologie de la racine antérieure de l'arcade zygomatique. Si le muscle masséter superficiel demeure pratiquement inchangé au cours de l'histoire évolutive des rongeurs, il n'en est pas de même pour les muscles masséter latéral et profond qui subissent à plusieurs reprises d'importantes modifications. Chez les formes sciuriformes (Fig. 3.1), caractérisées par un foramen infraorbitaire réduit, le muscle masséter latéral migre mésio-dorsalement par rapport à l'arcade zygomatique ; il prend alors son origine sur une importante plaque zygomatique située sur la partie maxillaire de cette arcade. A l'inverse, chez les formes hystricomorphes, le muscle masséter profond s'étale sur la surface latérale du rostre en passant par l'intermédiaire d'un foramen infraorbitaire très élargi (Fig. 3.1). La myomorphie combine essentiellement les caractères retrouvés dans les deux conditions précédentes (sciuriformie et hystricomorphie) puisque les deux muscles, le latéral et le profond, ont migré mésialement ; le premier prenant son origine sur une plaque zygomatique (état sciuriforme) tandis que le second traverse le foramen infraorbitaire pour s'attacher sur la surface latérale du rostre (état hystricomorphe - Fig. 3.1). Toutefois, ce foramen, bien que de grande taille, est pincé ventralement en raison du développement de la plaque zygomatique (état sciuriforme - Fig. 3.1). Le grade III n'est pas aussi clairement défini que les grades précédents ; il rassemble l'ensemble des représentants des grades I et II ayant développé une hypsodontie des dents jugales.

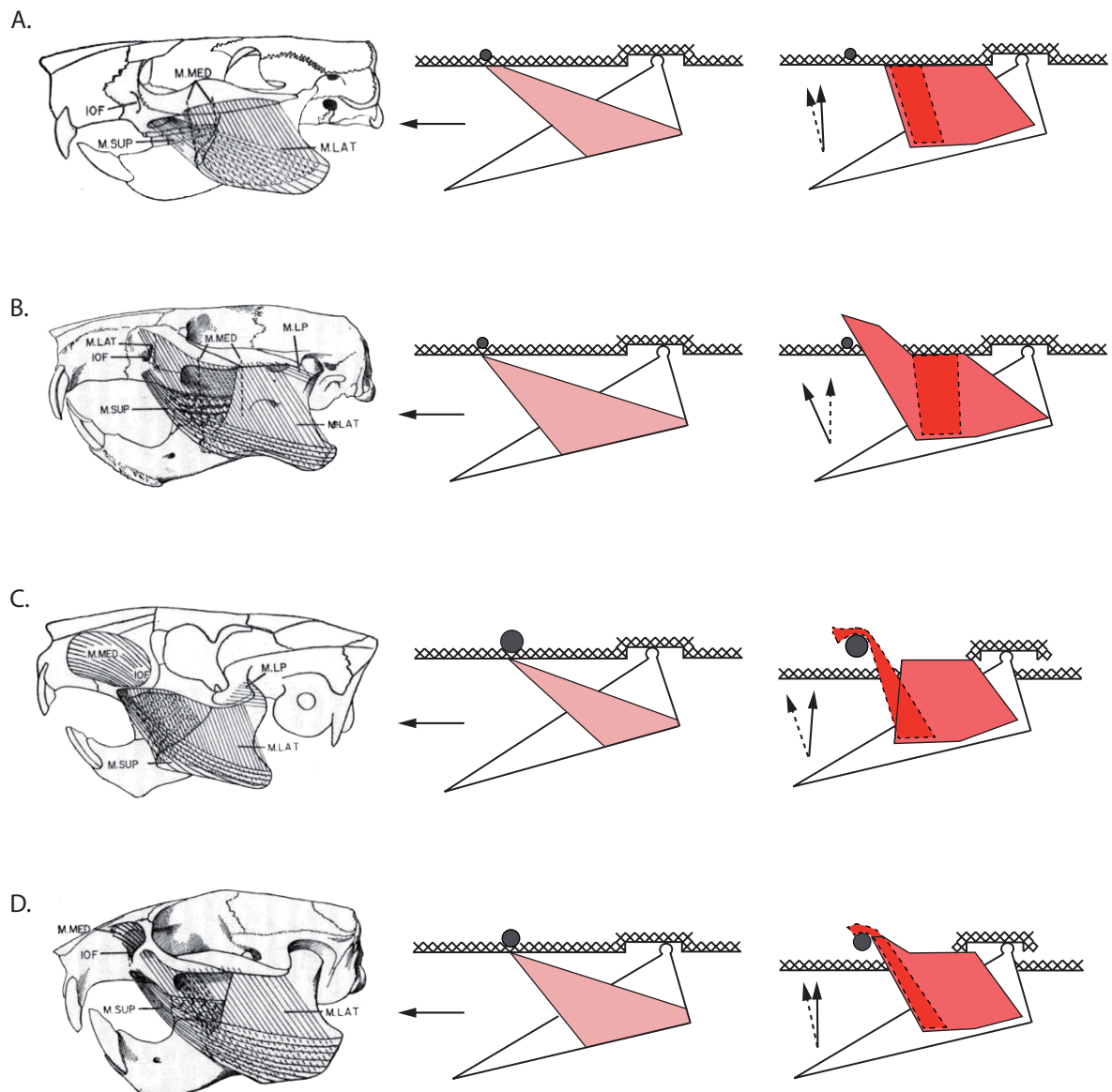


Fig. 3.1 Différents types de condition zygomassétérique: **A**, protrogomorphie ; **B**, sciurormorphie ; **C**, hystriormorphie ; **D**, myormorphie. Les diagrammes sur la droite montrent les changements dans les points d'origine et d'insertion des diverses couches du muscle masséter ainsi que les modifications de leur fonction. Partie centrale : position du masséter superficiel. A droite : masséter latéral (rose) et profond (rouge). *Abréviations* : IOF, foramen infraorbitaire ; M LAT, masseter latéralis ; MLP, masseter lateralis profundus ; M MED, masseter medialis ; M SUP, masseter superficialis. Modifié d'après Wood (1974)

2.2 Sur la sélection d'une performance

L'émergence de structures morphologiques distinctes, mais fonctionnellement équivalentes, en réponse à une pression de sélection constitue un moteur de diversité (Bock, 1958). Dans le cas de l'évolution de l'appareil masticateur des rongeurs, il est possible d'invoquer le concept des "*multiple pathways of evolution*" de Bock (1958) pour expliquer l'émergence et la persistance des différents types de conditions zygomassétériques. Déjà,

Wood (1965) considérait les trois conditions du grade II comme des alternatives structurales complexes équivalentes qui dérivent du grade I: “*The classic suborders represent alternative expressions of an advanced rodent grade, and may well have been achieved approximately simultaneously*”. Dès la fin du Paléocène, les plus anciens rongeurs ont occupé des niches écologiques voisines de celle des multituberculés (Van Valen & Sloan, 1966) ou d'autres formes diprotodontes avec lesquelles ils sont entrés en compétition. Dans le même temps, la multiplication des lignées fut accompagnée d'une sélection en faveur d'une efficacité plus grande de l'incisive, impliquant une série de modifications de l'appareil masticateur. Plusieurs interprétations sont alors possibles à travers un renforcement du rongement seul ou du rongement et du broyage par les dents jugales, une sélection pour des incisives plus efficaces induisant des effets sur la mastication par les dents jugales (Satoh, 1997).

L'apparition de nouveaux types crâniens peut être interprétée comme un renforcement de la fonction puisque les différentes parties du masséter se sont allongées suivant des directions diverses. Si une pression de sélection à travers un rongement plus efficient se développe, elle favorisera une différenciation du muscle masséter (individualisation en

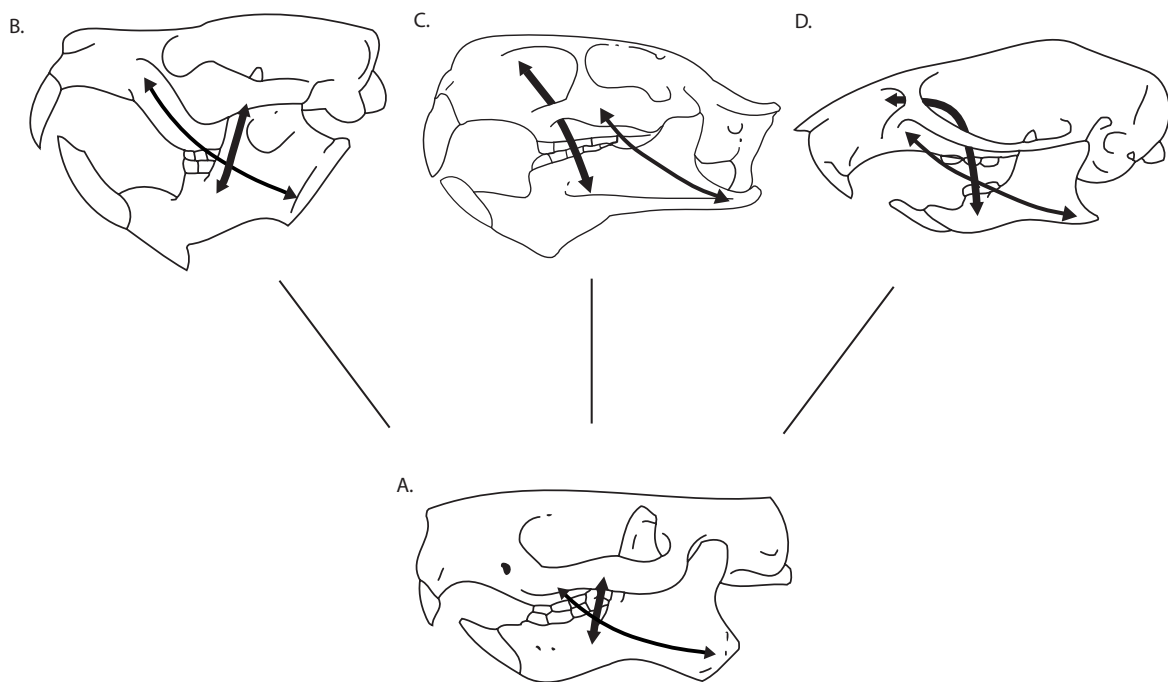


Fig. 3.2 Modèle considérant les relations entre les grades morphologiques crâniens définis par Wood (1965). Les figures B, C et D constituent des réponses alternatives distinctes en rapport avec la dérive du rongement et la différenciation des muscles masséter latéral (flèches fines) et median (flèches épaisses). **A**, protrogomorphie ; **B**, sciurumorphie ; **C**, hystricomorphie ; **D**, myomorphie.

diverses couches, extension des surfaces d'insertion, modifications de l'orientation des fibres musculaires) sans pour autant se focaliser sur les moyens de la mettre en place (les patrons phénotypiques crâniens). Le fait que de nouvelles structures biologiques, telles que les trois grands types crâniens du grade II, puissent émerger en dehors du contrôle de la sélection semble trouver un écho dans le mythe d'Ulysse et de l'ogre Polyphème (Schmidt-Kittler, 1997). En effet, le héros et ses compagnons parvinrent à s'échapper d'une grotte dont l'entrée était strictement gardée par un géant aveugle. Accrochés sous le ventre de moutons, qui quittaient la grotte tous les matins pour aller pâturer, ils ne furent pas repérés par l'ogre Polyphème qui ne contrôlait que le dos des animaux lors de leur passage. Il s'agit d'une représentation allégorique du rôle de la sélection : dans notre cas, les types crâniens sont les héros non repérés par ce géant aveugle que représente la sélection car celle-ci ne se focalise que sur l'efficacité du rongement (*i.e.* le dos des moutons).

3. De la sélection à la convergence

3.1 Patterns itératifs : homologie ou homoplasie ?

Quelques définitions - La convergence est un phénomène parfaitement reconnu au cours de l'évolution des plantes (*e.g.* Niklas, 1997) et des animaux (Moore & Wilmer, 1997; Conway Morris, 1998). L'homoplasie se définit comme le partage d'un même caractère par des espèces sans ascendance commune (Tassy, 1986), autrement dit un ensemble de similarités ne résultant pas d'un ancêtre commun (Hodin, 2000). Ce terme recouvre trois phénomènes : la convergence, le parallélisme et la réversion. Convergence et parallélisme correspondent à des évolutions indépendantes et ne diffèrent que par la nature de leur processus développementaux : "*Parallelisms are a class of homoplasy in which the two lineages have come up with the same solution independently using the same ontogenetic mechanism [...] convergence is superficial similarity in morphological structures in which the underlying ontogenetic mechanisms are distinct*" (Hodin, 2000). Le parallélisme correspond à l'apparition de ressemblances dans différents taxa proches (Tassy, 1986). La réversion est un cas particulier d'homoplasie où des phénotypes dérivés ont retrouvé un état ancestral (Hodin, 2000). La définition de l'homologie est plus controversée, Van Valen (1982) la définit comme "une ressemblance causée par une continuité d'information".

Emergence homoplasique des patrons phénotypiques et questions posées - Des problèmes d'interprétation liés à l'évolution convergente de caractères ont été mentionnés à plusieurs reprises chez les rongeurs (*e.g.* Thaler, 1966 ; Lavocat, 1973 ; Maier & Schrenk, 1987 ; Bryant & Mc Kenna, 1995) tant pour des phénomènes de parallélismes que pour des cas de convergences (Haas & Simpson, 1946 ; Vianey-Liaud, 1972, 1985b, 1989b). Il apparaît désormais que l'homoplasie constitue une tendance évolutive majeure dans cet ordre. Une telle caractéristique trouve des explications dans l'évolution singulière de ce groupe qui a développé très tôt des traits morphologiques hautement spécialisés. Chez les formes primitives de rongeurs, l'acquisition d'incisives à croissance continue associée à des modifications profondes de l'appareil masticateur a contraint l'évolution du groupe dans une direction privilégiée pour laquelle ils ont totalement divergé du reste des mammifères. Toutefois, leur grande diversité spécifique et leur capacité de reproduction ont assuré leur succès, ce qui s'est traduit par le développement de nombreuses lignées indépendantes continuant d'évoluer dans une direction similaire. Ainsi, il est désormais avéré que les différents grades morphologiques crâniens ont été acquis par convergence (*e.g.* Wood, 1965 ; Lavocat, 1973 ; Maier & Schrenk, 1987 ; Vianey-Liaud, 1989 ; Bryant & Mc Kenna, 1995 ; Maier *et al.*, 2003). Ce constat soulève plusieurs interrogations : compte tenu de sa correspondance fonctionnelle avec le crâne, comment la mandibule enregistre-t-elle la diversification des types crâniens ? La mise en place itérative d'un type crânien est elle accompagnée par des variations similaires de la mandibule ? Pour éviter tout biais interprétatif lié à une approche typologique de la condition zygomassétérique, nous rechercherons un signal de cette condition sur la morphologie mandibulaire et ainsi nous tenterons de caractériser l'émergence homoplasique de patrons phénotypiques par un examen attentif de ces structures et de leur fonction.

3.2 Cadre de l'étude

Matériel - Au sein des rongeurs actuels, aucune famille ne présente plus d'un type de condition zygomassétérique à l'exception de la famille des Gliridae qui possède des représentants myomorphes et hystricomorphes. Compte tenu de sa condition hystricomorphe, la position systématique de la sous-famille des Graphiurinae avait fait l'objet de vifs débats (Wahlert *et al.*, 1993 ; Daams & De Bruijn, 1995 ; Koenigswald, 1995 ; Vianey-Liaud & Jaeger, 1996 ; Bentz & Montgelard, 1999 ; Montgelard *et al.*, 2003 ; Nunome *et al.*, 2007). La famille des Gliridae offre donc un cadre de choix pour aborder la question de l'évolution de ces deux conditions zygomassétériques. Le jeu de données utilisé consiste en 323 mandibules de rongeurs sciurognathes hystricomorphes

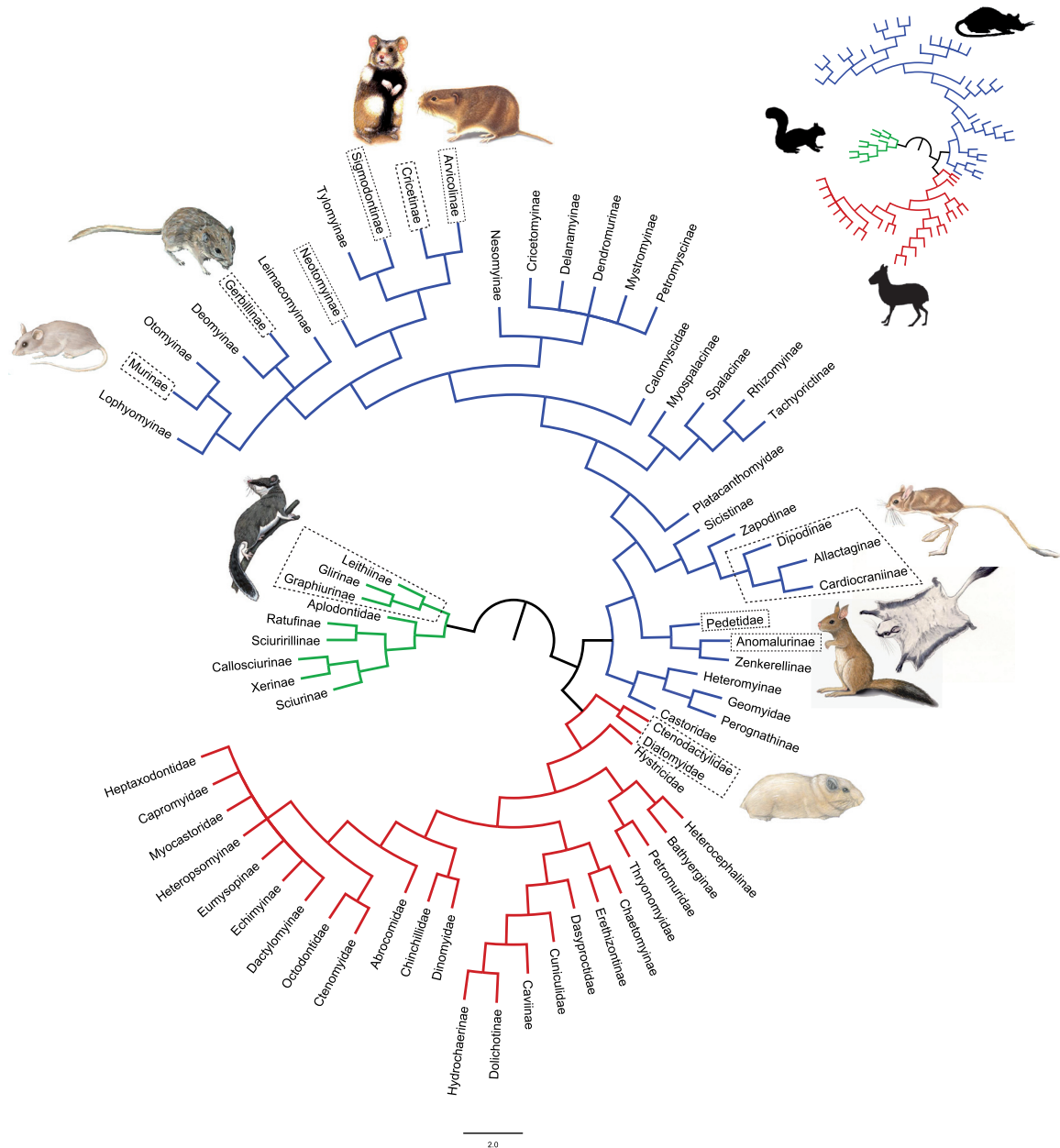


Fig. 3.3 Familles considérées dans la présente étude encadrées en pointillés ; super-arbre des rongeurs obtenu par une approche de supermatrices (DOCUMENT7). En bleu, clade apparenté aux souris (“Mouse related clade”) ; en vert, clade apparenté aux écureuils (“Sciurid related clade”) ; en rouge, Ctenohystrica.

et myomorphes, représentant 34 genres répartis en 8 familles (Fig. 3.3) : Gliridae (myomorphe et hystricomorphe, 7 genres), Ctenodactylidae (hystricomorphe, 4), Dipodidae (hystricomorphe, 4), Anomaluridae (hystricomorphe, 2), Cricetidae (myomorphe, 10), Nesomyidae (myomorphe, 3), Muridae (myomorphe, 3) et Pedetidae (hystricomorphe, 1). La liste complète des spécimens étudiés est présentée dans le DOCUMENT 1 (Appendices). Les rongeurs protrogomorphes et sciuriformes n’ont pas été inclus car ils illustrent une

voie évolutive de la condition zygomassétérique distincte de celle des Gliridae.

Méthodes - La méthode des Transformées de Fourier Elliptique utilisée dans ce chapitre est présentée dans la première partie, Chap. 2, section 2.2. L'utilisation d'une Analyse en Composantes Principales (ACP) a permis de quantifier la variabilité morphologique de la mandibule. Une analyse discriminante linéaire et une Analyse Multivariée de Variance (MANOVA) ont été conduites pour évaluer la correspondance entre la morphologie mandibulaire et la condition zygomassétérique du crâne (myomorphie ou hystricomorphie).

3.3 Evolution de la condition zygomassétérique et morphométrie de la mandibule

Correspondance morphologique entre la mandibule et la construction zygomatique- Une MANOVA réalisée sur les coefficients de Fourier indique une différenciation morphologique significative du contour mandibulaire à travers les groupes définis sur la base de la condition zygomassétérique (myomorphie ou hystricomorphie). Les deux types crâniens structurent l'espace morphologique de la mandibule. L'effet du développement d'une condition zygomassétérique apparaît nettement sur le premier axe de l'ACP. Ainsi, les espèces hystricomorphes (à l'exception du genre *Graphiurus*) sont clairement distinctes des espèces myomorphes et les différences morphologiques portent essentiellement sur la taille et la position des apophyses coronoïde et angulaire. Toutes les espèces des familles hystricomorphes (Ctenodactylidae, Dipodidae, Anomaluridae et Pedetidae) présentent une mandibule caractérisée par un processus coronoïde réduit et par le développement distal de l'apophyse angulaire (Fig. 3.4). A l'inverse, les mandibules des familles myomorphes (Cricetidae, Muridae, et Gliridae [Glirinae and Leithiinae]) se distinguent de celles des familles hystricomorphes par une forte individualisation du processus coronoïde et par un faible développement distal de l'apophyse angulaire (Fig. 3.4).

Découplage fonctionnel entre les muscles masséter et temporal - Chez les rongeurs hystricomorphes, la réduction du processus coronoïde semble être corrélée à un développement du foramen infraorbitaire. En effet, au sein de l'espace morphologique mandibulaire, les représentants de la famille des Anomaluridae se singularisent vis à vis des autres familles hystricomorphes par un fort développement de leur processus coronoïde alors même que cette famille présente le foramen infraorbitaire le plus étroit du groupe. Au contraire, la famille des Ctenodactylidae possède le foramen le plus large et le processus coronoïde le plus réduit de l'ensemble des rongeurs hystricomorphes.

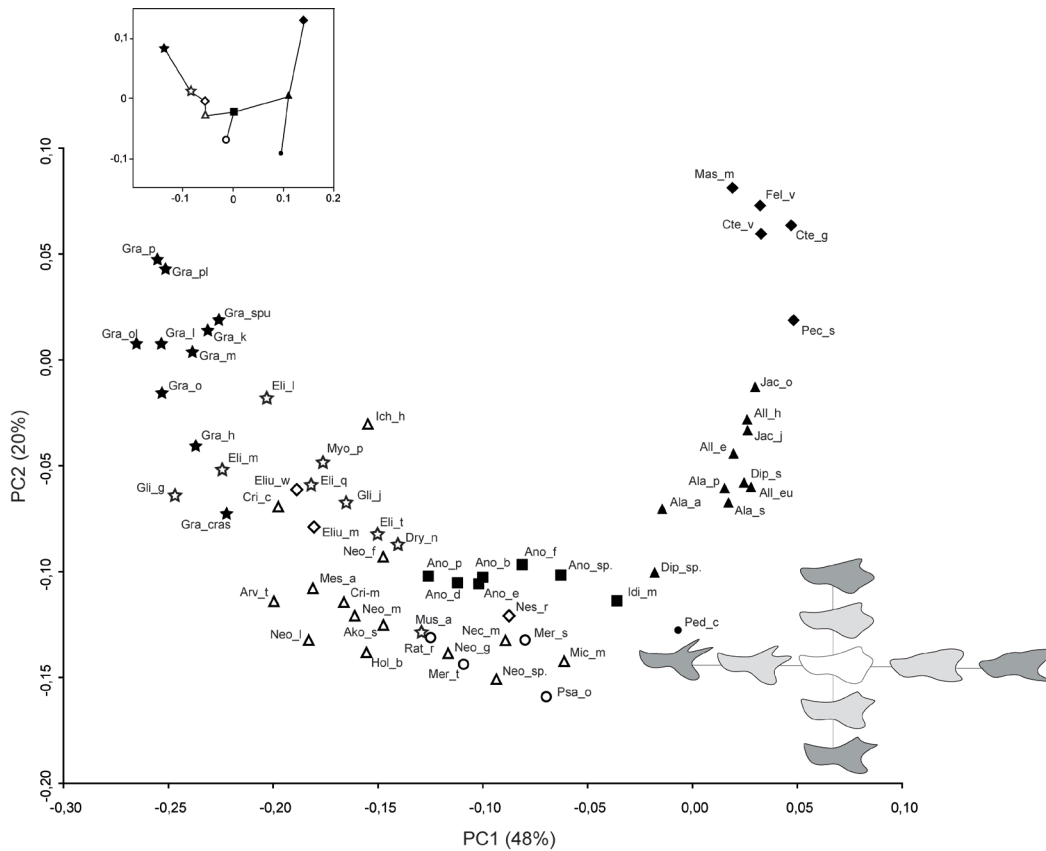


Fig. 3.4 Analyse en composantes principales réalisée sur les coefficients de Fourier des sept premières harmoniques (accompagnée d'un minimum spanning tree). Les contours ont été reconstruits sur les deux premières composantes principales. Les formes hystéricomorphes sont représentées par des symboles pleins: carrés, Anomaluridae; losanges, Ctenodactylidae; cercles, Pedetidae; triangles, Dipodidae; étoiles, Graphiurinae. Les formes myomorphes sont représentées par des symboles vides: étoiles, Gliridae (Glirinae/Leithiinae); losanges, Nesomyidae; cercles, Muridae; triangles, Cricetidae.

Cette observation permet de mettre en évidence un transfert des forces élévatrices entre les muscles masséter médian et temporal. L'association morphologique rencontrée chez les rongeurs myomorphes ne semble pas venir contredire cette hypothèse. Dans leur cas, l'extension latérale du foramen infraorbitaire est limitée par la présence d'une plaque zygomatique qui assure l'ancrage du muscle masséter latéral. Le moindre développement du muscle masséter médian, traversant ce foramen infraorbitaire, s'accompagne de la préservation d'un muscle temporal puissant qui s'insère sur un processus coronoïde nettement individualisé.

Existe t'il des grades mandibulaires ? - Dans l'espace morphologique défini par les deux premières composantes principales de l'ACP, le nuage de points constitué par les différents représentants de la famille des Gliridae (Glirinae, Leithiinae et Graphiurinae) se superpose largement à celui des autres familles myomorphes (Cricetidae, Muridae).

Au contraire, les familles hystricomorphes présentent une large gamme de variation, leur morphologie mandibulaire étant parfaitement discriminée par le deuxième axe de l'ACP. Cette variation peut en partie être expliquée par des évolutions indépendantes de la condition hystricomorphe (Fig. 3.5). L'acquisition de la condition myomorphe, et donc le développement de la plaque zygomatique, s'est produit à deux reprises : chez les Cricetidae/Muridae et chez les Gliridae (Glirinae/Leithiinae - Vianey-Liaud, 1989b). Pourtant, nous avons pu constater que l'établissement d'une plaque zygomatique sur le crâne s'accompagne systématiquement d'une préservation du processus coronoïde sur la mandibule (voir § précédent). Ainsi, la mandibule des rongeurs myomorphes présente des traits morphologiques proches de ceux observés sur la mandibule de rongeurs primitifs protrogomorphes (Wood, 1962) caractérisée par un processus coronoïde développé. Ceci explique l'absence de différenciation de ces formes dans l'espace morphologique (Fig. 3.5). Le constat est identique pour les rongeurs sciuriformes, non étudiés ici, qui sont également polyphylétiques et où le développement d'une plaque zygomatique s'effectue en parallèle d'une préservation du processus coronoïde de la mandibule. La reconnaissance de grades morphologiques mandibulaires apparaît donc beaucoup plus problématique. La mandibule n'assurant qu'une seule fonction masticatrice, elle est plus simple d'un point de vue fonctionnel et embryologique que le crâne.

Un exemple d'évolution convergente : l'hystricomorphie du genre Graphiurus - Sur la première composante principale de l'ACP, le genre *Graphiurus* n'est pas séparé des formes myomorphes. Ainsi, la mandibule n'enregistre pas de distinction entre les deux conditions crâniennes (*i.e.* la myomorphie et l'hystricomorphie des Graphiurins), ces deux types étant associés au sein de l'espace morphologique du fait d'un développement de l'apophyse coronoïde. Une analyse discriminante réalisée sur les coefficients de Fourier a permis de discriminer la morphologie mandibulaire en fonction de l'acquisition d'un type crânien. Une nouvelle fois, la morphologie mandibulaire du genre *Graphiurus* est plus proche des formes myomorphes que des formes hystricomorphes. Le fait que la morphologie mandibulaire du genre *Graphiurus* soit significativement différente de celle des autres rongeurs hystricomorphes montre qu'il n'existe pas de correspondance simple entre la forme de la mandibule et la structure zygomassétérique du crâne. Par ailleurs, ces résultats suggèrent que la condition hystricomorphe retrouvée chez les graphiures a été acquise de manière convergente à celle retrouvée chez les autres genres hystricomorphes (Fig. 3.5).

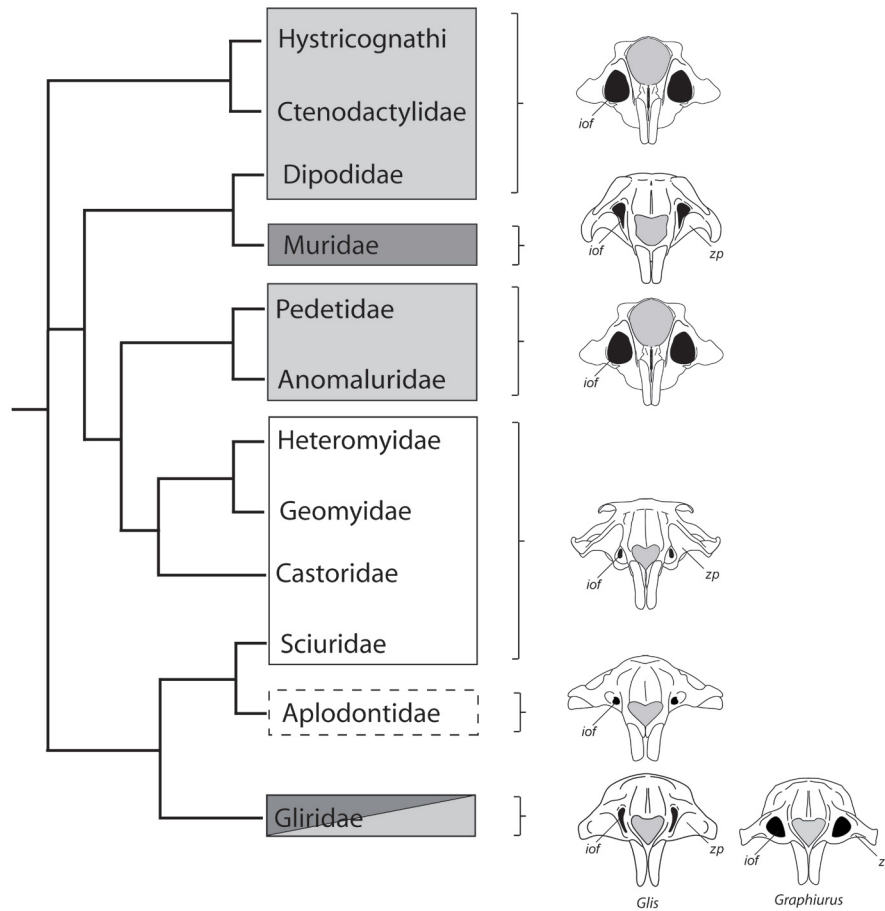


Fig. 3.5 Distribution des différents types zygomassétériques sur une phylogénie moléculaire (Huchon *et al.* 2002 ; Adkins *et al.* 2003). Encadrés : pointillés, condition protrogomorphe ; blanc, condition sciuriforme ; gris clair, condition hystricomorphe ; gris foncé, condition myomorphe. Abréviations : iof, foramen infra-orbitaire ; zp, plaque zygomatique.

Evolution zygomassétérique chez les Gliridae - Selon Wahlert *et al.* (1993), Maier *et al.* (2003) et Pavlinov & Potapova (2003), l'hystricomorphie des Graphiurinae doit être considérée comme la condition primitive des Gliridae et la myomorphie comme une condition dérivée. Pourtant, en proposant le concept de "pseudo-myomorphie", Vianey-Liaud (1989b) a montré, à partir de l'étude du registre fossile européen, que la myomorphie des Gliridae (Glirinae/Leithiinae) dérivait d'un état protrogomorphe, sans passage par un état intermédiaire hystricomorphe comme c'est le cas chez les Cricetidae et les Muridae. Dans l'état actuel des connaissances, aucun argument ne permet d'affirmer que l'hystricomorphie des Graphiurinae représente un état primitif de la condition zygomassétérique des Gliridae d'autant que l'histoire évolutive de cette sous-famille reste largement méconnue puisque le registre fossile est pratiquement inexistant (Pocock, 1976 ; Hendeby, 1981). A travers une analyse de l'ontogénie du muscle masséter, Maier *et al.* (2003) ont pu montrer que cette condition hystricomorphe ne pouvait pas dériver d'un

état ancestral myomorphe. Notre étude suggère que la condition zygomassétérique des graphiures représente un cas singulier de transformation de cette partie du crâne, illustrant une fois de plus une évolution en mosaïque du complexe massétéric, ses différentes parties ayant évolué selon différents taux (Fig. 3.6 ; DOCUMENT 1).

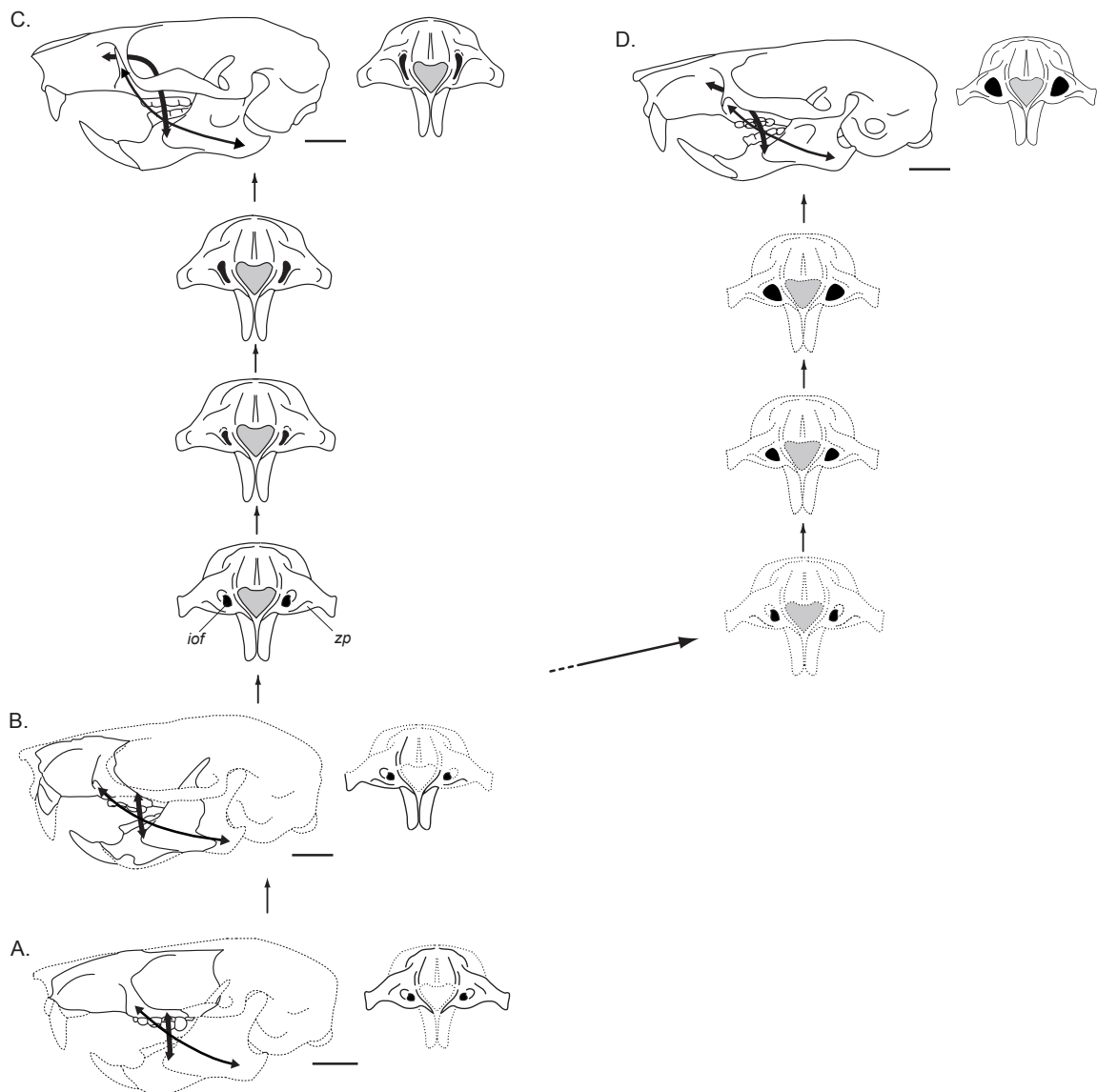


Fig. 3.6 Modèle d'évolution de la condition zygomassétérique chez les Gliridae en relation avec le développement des masséters latéral (flèches fines) et médian (flèches épaisses). **A**, QP 625, *Gliravus majori* (Quercy, France, Oligocène), protrogomorphe; **B**, ITD 140 *Bransatoglis micio* (Itardies, Quercy, Oligocène inférieur [MP23]), protrogomorphie "dérivée"; **C**, *Glis glis*, myomorphe; **D**, *Graphiurus hueti*, hystricomorphe. *Abréviations* : iof, foramen infraorbitaire ; zp, plaque zygomatique. Echelle : 5 mm.

4. Conclusion

Les grades morphologiques crâniens définis par Wood (1965) peuvent être considérés comme autant de réponses alternatives distinctes des rongeurs aux interactions biologiques subies pendant leur diversification éocène. Il s'agit d'options morphologiques retenues pour le développement d'une demande spécifique en réponse à une pression de sélection donnée, à savoir la différenciation du muscle masséter en rapport avec la dérive du rongement. Pour autant, le nombre de ces options structurales équivalentes reste limité par leur situation ancestrale : la protrogomorphie des plus anciennes espèces, seule condition zygomassétérique qui pourrait correspondre à un véritable clade (Wood, 1965). Le cas du genre *Graphiurus* montre dans quelle mesure une analyse des structures, de leur fonction et de leur développement a permis de révéler une évolution homoplasique de certains traits phénotypiques.

La mise en évidence d'une évolution indépendante des conditions zygomassétériques du grade II (Wood, 1965) permet de démontrer l'existence de biais qui modulent la forme, c'est à dire des contraintes d'ordre génétique, phylogénétique, fonctionnel, développemental (contraintes internes) ou environnemental (contraintes externes) qui limitent le potentiel évolutif. Dans le chapitre suivant, nous tenterons de caractériser les facteurs qui déterminent les patrons de variation morphologique de la mandibule des rongeurs sciurognathes. Nous chercherons ensuite à évaluer le rôle des contraintes internes et externes dans la structuration de l'espace morphologique de la mandibule.

Chapitre 4

Déterminisme des patrons de variation morphologique de l'appareil masticateur.

Ce quatrième chapitre propose une discussion du point de vue adaptationniste auquel les études qui traitent de l'évolution des rongeurs se sont souvent référées. La sélection naturelle pourrait ne pas expliquer seule tous les cas d'évolution morphologique. Une analyse des patrons de variation morphologique devrait alors permettre de mieux appréhender le rôle respectif joué par les conditions environnementales et les facteurs susceptibles d'interagir avec la sélection. Dans un premier temps, nous procéderons à une revue non exhaustive des multiples définitions des deux mécanismes que constituent la sélection et les contraintes. Puis, nous tenterons de montrer dans quelle mesure une évaluation du rôle de la sélection et des contraintes apparaît possible à partir de l'interprétation de l'évolution morphologique de la mandibule.

Ce chapitre est basé sur les publications suivantes :

DOCUMENT 2. MICHAUX J, HAUTIER L, SIMONIN T, VIANEY-LIAUD M. Morphological diversity of the Sciuridae (Rodentia, Mammalia) mandible in relation with phylogeny and adaptation. *Mammalia*, sous presse.

DOCUMENT 3. HAUTIER L, FABRE PH, MICHAUX J. Mandible shape in dwarf tree et flying squirrels (Rodentia, Mammalia): interaction of allometry with phylogenetic and adaptive constraints. *Naturwissenschaften*, en révision.

1. Morphologie, adaptation et sélection

1.1 L'adaptation, une seule définition ?

L'adaptation est un concept central en biologie évolutive. Le terme adaptation renvoie à de multiples définitions, d'où une impression de confusion (Gould & Vrba, 1982 ; Kimbas, 1984, Reeve & Sherman, 1993). La mise en évidence d'une adaptation n'est jamais une tâche aisée à tous les niveaux, de l'organisme à l'espèce. Pourtant, son étude a permis à Darwin (1859), notamment par une analyse de la sélection artificielle, de proposer la théorie de la sélection naturelle. L'ambiguïté tient au fait que l'adaptation se réfère à la fois à un trait morphologique mais également au mécanisme assurant l'élaboration de ce trait. Dans un contexte purement évolutif, le terme adaptation comporte deux définitions principales. La première concerne les processus évolutifs, dans ce cas le terme adaptation renvoie aux modifications transgénérationnelles de traits et à la capacité des organismes à utiliser ces modifications pour résoudre des problèmes imposés par leur environnement, des problèmes liés à l'intégration ou encore des problèmes de reproduction. Selon la théorie de l'évolution, ces changements résultent de la survie différentielle des individus présentant un avantage conspécifique vis-à-vis de ces problèmes.

La deuxième définition se réfère directement aux traits qui caractérisent un organisme : un caractère morphologique est alors considéré comme une adaptation s'il est le produit d'un processus d'adaptation. Ainsi, et de manière à établir un lien entre l'adaptation et la sélection naturelle, un trait morphologique peut être perçu comme une adaptation si, et seulement si, il est le produit d'une sélection pour le trait en question (Waddington, 1957 ; Sober, 1984). Une autre définition, d'usage courant, considère un trait morphologique comme une adaptation s'il contribue à la survie reproductive d'un organisme (la fitness), cette définition ne prenant pas en compte l'histoire évolutive d'un groupe. A ce titre, et dans un esprit de synthèse, Reeve & Sherman (1993) proposent la définition suivante : sera considéré comme une adaptation tout "*variant phénotypique qui résulte de la meilleure fitness atteinte au sein d'un échantillon spécifique de variants dans un environnement donné*". Cette définition, s'appuyant sur le concept de fitness, ne permet plus de définir une adaptation sur la seule base de caractères morphologiques ; elle est donc totalement inutilisable dans le cas de l'étude du registre fossile.

Pour Curio (1973), quand un même caractère est employé dans plus d'un contexte et contribue à la fitness dans tous ces contextes, il doit être considéré comme une adaptation uniquement dans le contexte où il contribue à plus de fitness. De manière à éviter toute interprétation téléologique de l'adaptation, Williams (1966) envisage de la considérer

uniquement d'un point de vue fonctionnel sans faire intervenir des notions de sélection naturelle ou de succès reproducteur. Pour mettre en évidence une adaptation il suffira alors simplement de démontrer une continuité fonctionnelle. Dans cette optique, tout caractère assurant une fonction pour un organisme pourra être considéré comme une adaptation. Ce concept de l'adaptation permet ainsi d'assurer le lien entre une morphologie et une fonction ; sa définition peut alors être simplement déduite d'une étude précise des traits morphologiques. Mayr (1986) suggère à ce propos de substituer au terme "adaptation" le terme "adaptedness" pour qualifier la propension d'un organisme à se reproduire et à survivre dans un environnement donné.

1.2 Les critiques du "programme adaptationniste" : vers de nouvelles confusions

En considérant ces multiples définitions de l'adaptation, il est clair que toutes les évolutions morphologiques ne peuvent être expliquées par la sélection naturelle. Dans leur effort d'interpréter la variation de traits morphologiques, de nombreux biologistes ont souvent invoqué sans preuves empiriques le rôle de la sélection. L'emploi constant du terme adaptation et la facilité avec laquelle elle permet d'interpréter des caractères comme résultant de la sélection ont conduit à retenir l'idée que tous les caractères morphologiques sont adaptatifs. Toutefois, plusieurs auteurs se sont prononcés en faveur d'un emploi mesuré de ce terme (Williams, 1966 ; Curio, 1973 ; Gould & Lewontin, 1979). Ils mettent l'accent sur l'importance de considérer des hypothèses alternatives pour expliquer la morphologie de traits simples comme de traits complexes. Il peut s'agir en particulier de présupposer que cette morphologie puisse résulter de forces sélectives n'opérant plus (formes vestigiales) ou que des traits corrélés qui résultent de processus développementaux puissent avoir évolué en rapport avec la sélection sur une partie associée du phénotype.

Ainsi, Stephen Jay Gould (1984) considère que les réponses morphologiques à des variations de conditions environnementales, les écophénotypes, ne doivent pas être considérées comme des adaptations car elles ne sont pas transmises génétiquement ("genetically mediated"). Il propose également que la covariation de caractères soit perçue comme une preuve de nonadaptation. Gould & Lewontin (1979) se sont par ce fait vivement opposés à la vision répandue qui systématise l'interprétation du rôle de la sélection naturelle. Ils introduisent la notion de "programme adaptationniste" (ou programme atomiste et perfectionniste selon Mayr, 1983), selon lequel trop souvent est proposée une interprétation *ad hoc* de divers traits phénotypiques en prétextant l'intervention de la sélection naturelle sans pouvoir en apporter la moindre démonstration. La fonction ou l'utilité d'un caractère n'implique en aucun cas que cette fonction soit à l'origine de

son apparition. Selon ces auteurs, un trait morphologique peut simplement résulter d'une dérive génétique ou peut apparaître par sélection indirecte sur un autre caractère pour des raisons développementales ou génétiques (*e.g.* pléiotropie). Dans certains cas, un trait pourrait avoir été effectivement sélectionné, son origine étant liée à une autre fonction (définition de l'exaptation au sens de Gould & Vrba, 1982).

En accordant un rôle majeur aux contraintes dans l'interprétation des caractères morphologiques d'un organisme, Gould & Lewontin (1979) développent une nouvelle conception de l'évolution morphologique qui conduit à l'établissement d'une nouvelle école de pensée, le "paradigme spandrellien" (en rapport avec le titre de leur article "*the spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm*"). Cette vision fut à l'origine de l'opposition entre les "pan-selectionists" et les "pan-constraintionists" (Arthur, 2001). En réalité, la notion même de nonadaptation nécessite une analyse partielle de l'adaptation puisqu'il est impossible de déterminer sur une simple analyse de covariation quel trait d'un ensemble covariant intervient dans l'origine et la fixation des autres traits morphologiques. L'estimation de la part relative de l'adaptation, de la sélection et des contraintes sur l'évolution phénotypique fait toujours l'objet de controverses et de nombreux auteurs continuent de considérer à tort ou à raison l'adaptation comme l'hypothèse explicative centrale du changement morphologique. Pour Lewontin (1978), les biologistes sont de toute façon "contraints" de suivre une démarche adaptationniste car les hypothèses alternatives, bien qu'avérées dans de nombreux cas, sont souvent difficiles à tester.

2. Phylogénie, adaptation et morphologie mandibulaire chez les Sciuridae

2.1 Les sources de la variation morphologique

Dans la tradition fonctionnaliste, la diversité des formes reflète majoritairement les caractéristiques en rapport avec la survie et la reproduction d'un organisme (adaptation). A l'opposé, l'approche structuraliste s'intéresse aux règles générales des modalités de transformation et de modification de la structure des organismes. Mais finalement la prise en compte du temps nécessaire à l'établissement de changements morphologiques impose une vision historique associée à l'enchaînement des générations (phylogénie). Ces trois points de vue sont classiquement considérés comme les sommets d'un triangle dont les différentes extrémités représentent les sources de diversité morphologique (triangle de

Seilacher, 1970 - Fig. 4.1). Une étude de l'adaptation suit la ligne qui réunit les sommets structural et fonctionnel tandis qu'une analyse conduite le long du côté reliant les sommets structural et historique fera ressortir le rôle des contraintes dans l'évolution des fonctions (Gould, 1989).

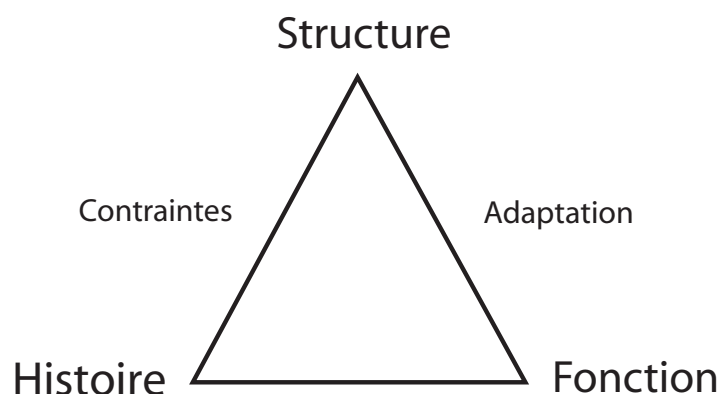


Fig. 4. 1 Triangle de Seilacher (1970). Modifié d'après Raup (1972). Une étude de l'adaptation réunit les sommets structurel et fonctionnel, alors qu'une étude des contraintes s'aligne sur les sommets structurel et historique.

En pratique, il ne peut exister de visions exclusives (Cubo *et al.*, 2008), mais l'importance relative accordée à chacune de ces composantes varie suivant les études. L'approche fonctionnaliste, par exemple, ne peut s'opposer au fait que l'adaptation ne peut se faire qu'à travers une variation disponible et que cette variation est contingente et dépendante des règles de construction de l'organisme. Si une variation est toujours disponible, les règles de construction apparaissent en revanche moins plastiques car elles reflètent des exigences liées à des adaptations passées et imposent le maintien de l'intégration des différentes parties de l'organisme (Arthur, 2001). La sélection étant omniprésente, les interprétations morphologiques vont naturellement glisser vers le sommet fonctionnel du triangle de Seilacher. Toutefois, seule l'histoire d'un groupe, en rendant compte du cheminement évolutif et des divergences morphologiques, pourra révéler la part des contraintes structurelles et de l'adaptation qui accompagnent la réalisation des formes. La validité de ces démarches repose donc sur une phylogénie solide.

Dans ce cadre conceptuel, la diversité des niches écologiques occupées par les représentants de la famille des Sciuridae offre une opportunité intéressante de conduire une étude de l'adaptation. En effet, ces niches sont clairement identifiables, ce qui n'est pas forcément le cas pour toutes les familles de rongeurs, et permettent d'aborder différentes facettes de l'organisme. Il a été en effet relativement aisé de proposer des hypothèses adaptatives en rapport avec le mode de vie, terrestre ou arboricole, des Sciuridae. Ainsi,

bien souvent, de telles études se sont focalisées sur le pôle adaptatif du triangle de Seilacher (Fig. 4.1) en associant structure et fonction. L'extrême diversification de la famille des Sciuridae permet d'envisager une estimation de la part relative de ces facteurs dans l'évolution morphologique. L'utilisation de techniques de morphométrie géométrique couplées à des analyses statistiques multivariées permettra de tester le rôle des contraintes phylogénétiques et du mode de vie dans la structuration de l'espace morphologique de la mandibule.

2.2 Cadre de l'étude

Matériel - Le jeu de données consiste en 280 mandibules, représentant 35 genres et 39 espèces répartis en tribus (Thorington & Hoffmann, 2005) : 5 Sciurillini, 10 Ratufini, 49 Sciurini, 44 Pteromyini, 45 Protoxerini, 66 Callosciurini, 34 Marmotini et 20 Xerini. Le taxon oligocène *Palaeosciurus goti* (Vianey-Liaud, 1974), rapproché des Marmotini, a été inclus dans l'analyse. Le castor des montagnes (*Aplodontia rufa*, Aplodontidae) a également été inclus à titre de comparaison. La liste complète des spécimens étudiés est présentée dans le DOCUMENT 2 (Table 1).

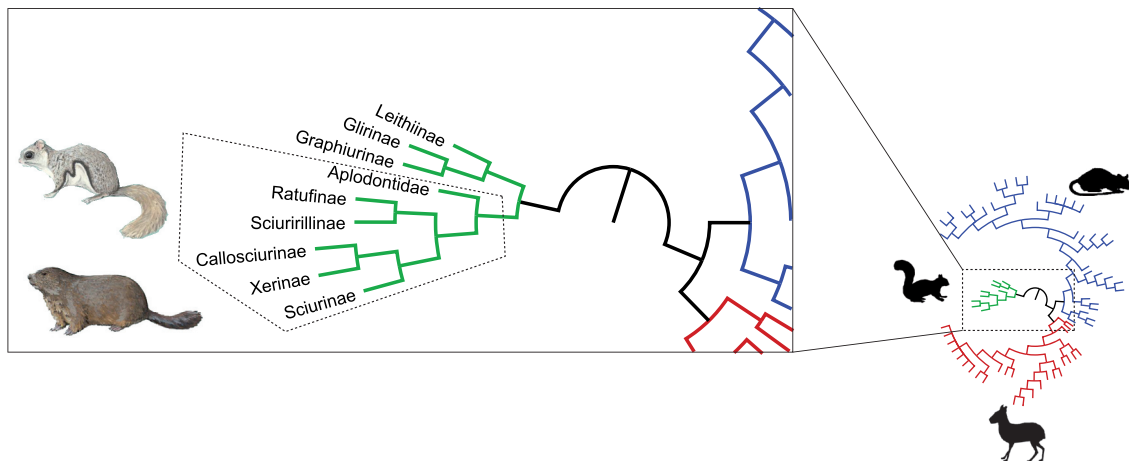


Fig. 4. 2 Sous-familles considérées dans la présente étude encadrées en pointillés ; super-arbre des rongeurs obtenu par une approche de supermatrices (DOCUMENT7). En bleu, clade apparenté aux souris (“Mouse related clade”) ; en vert, clade apparenté aux écureuils (“Sciurid related clade”) ; en rouge, Ctenohystrica.

Méthodes - La méthode des Transformées de Fourier Elliptique utilisée dans ce chapitre est présentée dans la première partie, Chap. 2, section 2.2. L'utilisation d'une Analyse en Composantes Principales (ACP) a permis de quantifier la variabilité morphologique de la mandibule. Une procédure de relocalisation a ensuite été utilisée pour classer *a posteriori* la morphologie mandibulaire des spécimens du taxon fossile

Palaeosciurus goti. Une analyse discriminante linéaire et une Analyse Multivariée de Variance (MANOVA) ont été conduites pour évaluer une discrimination de la morphologie mandibulaire en fonction de différents facteurs. Les facteurs considérés sont la cladogénèse (appartenance à une tribu), le régime alimentaire, le type de locomotion et la morphologie dentaire. Pour chaque genre, le type de locomotion et le régime alimentaire sont issus de la littérature (Nowak, 1999). Les types de locomotion se répartissent en trois catégories : terrestres, partiellement terrestres et arboricoles. En ce qui concerne le régime alimentaire, autour d'une majorité de formes omnivores, des formes hypercarnivores s'opposent à des formes herbivores. Les catégories trophiques correspondent aux catégories récemment établies sur la base d'analyse morphologiques (Evans *et al.*, 2007). La réalisation d'un phénoگرامme basé sur les distances morphologiques a permis d'estimer le degré de similitude morphologique entre les mandibules.

2.3 Détermination des patrons de variation morphologique de la mandibule

Changement morphologique et écologie - L'écologie, et dans une moindre mesure l'environnement, structurent l'espace morphologique de la mandibule. Les patrons de variation associés au mode de vie ont été évalués après avoir retiré la part respective de variance liée à la diète et à la phylogénie. Une MANOVA effectuée sur les coefficients de Fourier indique une différenciation morphologique très significative de la forme de la mandibule en fonction du mode de vie. L'effet de ce facteur apparaît nettement sur les premières composantes principales de l'ACP. En effet, les formes terrestres d'écureuils se distinguent aisément des formes arboricoles par une forte compression dorso-ventrale de leur mandibule accompagnée par un développement distal de l'apophyse angulaire. La position d'*Aplodontia rufa*, rongeur terrestre groupe frère des Sciuridae, vient renforcer ces observations. L'allométrie joue un rôle important dans la différenciation des patrons de variation morphologique liés à l'écologie, l'essentiel des formes de grande taille étant terrestres, celles de petite taille étant à l'inverse majoritairement arboricoles.

Changement morphologique et phylogénie - Les tribus sont faiblement individualisées dans l'espace morphologique de la mandibule, il est donc difficile de décrire avec précision les différences morphologiques du contour entre ces différents clades. Les patrons de variation liés à l'effet de la phylogénie ont été évalués après avoir retiré la part respective du régime alimentaire et de l'environnement. Il est probable que les effets de l'écologie et de la cladogénèse concernent des composantes distinctes de l'espace morphologique mandibulaire. Malgré cette faible individualisation, une MANOVA

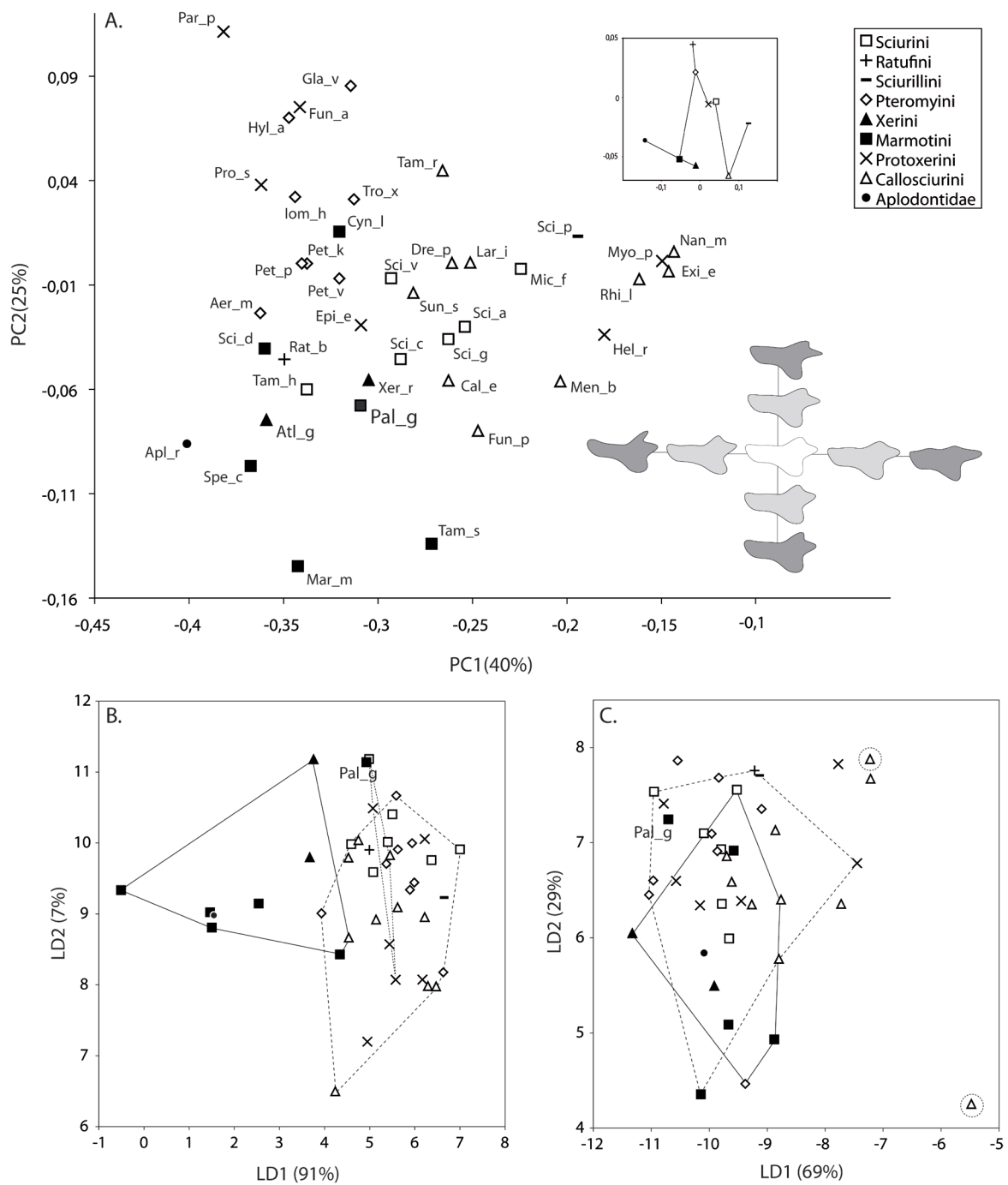


Fig. 4.3 **A**, Analyse en composantes principales réalisée sur les coefficients de Fourier des sept premières harmoniques (accompagnée d'un minimum spanning tree). **B** et **C**, Analyses discriminantes réalisées sur les coordonnées des cinq premières composantes principales en fonction du mode de vie et du régime alimentaire. **B**, Les formes arboricoles sont représentées par un trait pointillé, les formes terrestres par un trait plein, les formes intermédiaires par un trait plus finement pointillé. **C**, Les formes omnivores sont représentées par des pointillés, les formes végétariennes par un trait plein et les formes carnivores par un trait plus finement pointillé. *Ab* : *Pal_g*; *Palaeosciurus goti*. Liste complète des abréviations dans le DOCUMENT 2.

indique une nette différenciation morphologique du contour mandibulaire entre les différentes tribus de Sciuridae. L'analyse phénétique réalisée sur les variables de forme confirme certaines associations récemment proposées par les phylogénies moléculaires : c'est le cas pour *Sciurotamias* et *Tamias*, deux Marmotini ; pour *Funisciurus* et *Paraxerus*, deux Protoxerini ; et enfin pour *Funambulus* qui se retrouve associé à l'ensemble des Callosciurini (DOCUMENT 2).

Lien entre la morphologie mandibulaire et le régime alimentaire – Si le mode de vie et la phylogénie structurent l'espace morphologique de la mandibule, celle-ci ne semble pas enregistrer d'effet du régime alimentaire. Ce résultat doit être mis en relation avec le fait que les sciuridés sont fondamentalement omnivores et que seuls quelques cas extrêmes sont clairement identifiables (e.g. *Rhinosciurus*).

Interactions entre des composantes d'un système fonctionnel – Nos résultats démontrent qu'il n'existe pas de lien entre la direction de mastication, la morphologie de la couronne dentaire et la forme de la mandibule chez les sciuridés. Cette absence de corrélation s'explique par la faible divergence morphologique qui caractérise l'évolution de la dentition des sciuridés comparativement à d'autres familles de rongeurs (e.g. Muridae). La morphologie dentaire dans cette famille est restée relativement proche de celle de rongeurs primitifs tels que les Paramyidae (Stehlin & Schaub, 1951 ; Wood, 1962).

2.4 Apport du registre fossile, enrichissement du spectre morphologique

Suite aux résultats précédents, une analyse du registre fossile apparaissait indispensable puisque les fossiles représentent des témoins directs de l'ordre d'acquisition des caractères d'un clade et permettent en outre de retrouver des associations de caractères "effacées" au cours de l'évolution d'un groupe (évolution et extinction). Au demeurant, les résultats précédents nous ont permis d'envisager une application de reconstruction du mode de vie d'une forme éteinte de Sciuridae : *Paleosciurus goti* (Oligocène - Quercy, France). *P. goti* a été considéré comme une forme terrestre d'écureuil, sur la base de l'interprétation des proportions du squelette appendiculaire et de l'inclinaison de la plaque zygomatique sur l'axe basicrânial (Vianey-Liaud, 1974 – Fig. 4.4). La présente étude a rapproché de manière équivoque la morphologie mandibulaire de *P. goti* aux formes terrestres actuelles de Sciuridae. Contrairement aux mandibules de ces dernières, qui se caractérisent par une compression dorso-ventrale de leur branche montante et un développement distal de leur apophyse angulaire (Bryant, 1945 - Fig. 4.4), *P. goti* a conservé une morphologie

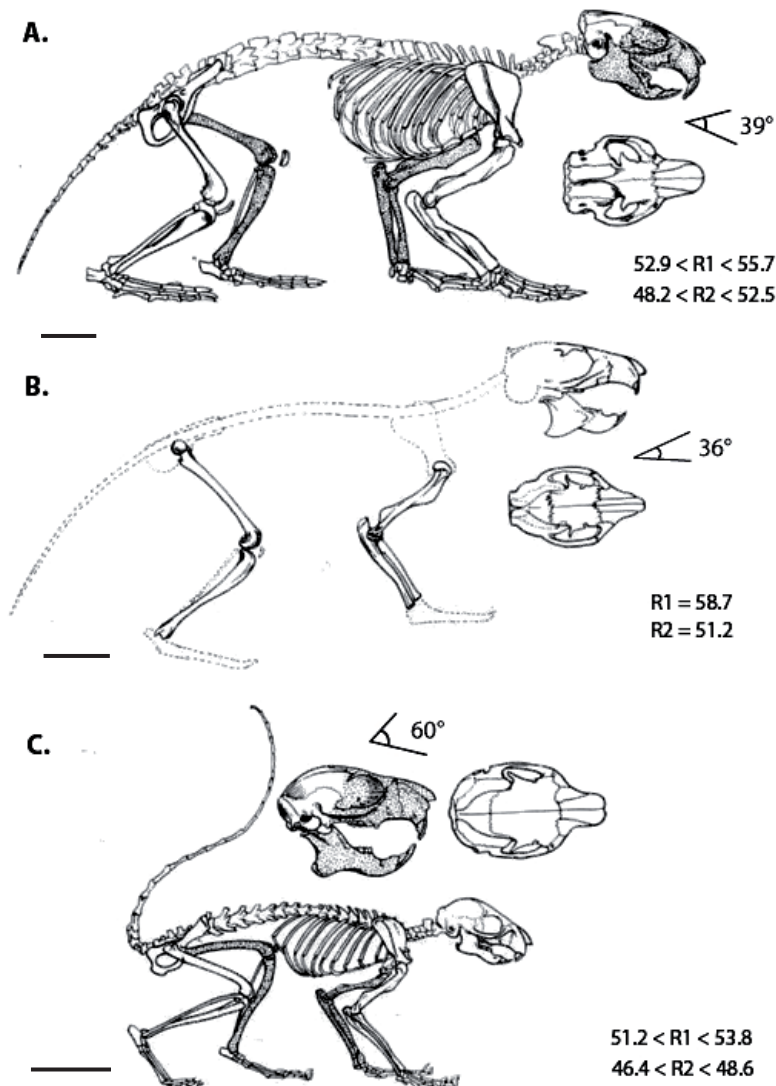


Fig. 4.4 Comparaison des proportions des membres et de l'angle du plateau zygomatique avec le plan basi-crânial de *Paleosciurus goti* du Mas de Got avec ceux d'un Sciuridae terrestre actuel : *Marmota Marmota* et d'un écureuil arboricole actuel : *Sciurus vulgaris*. Echelle : 5cm. Modifié d'après Vianey-Liaud (1974).

mandibulaire primitive (Vianey-Liaud, 1974), proche de celle des Paramyidae (Wood, 1962). Cet exemple met en évidence le caractère "pléiotrope" (au sens étymologique du terme) d'une spécialisation écologique, l'appareil masticateur et le squelette appendiculaire de cette forme fossile ayant visiblement évolué à différents taux. *P. goti* était probablement terrestre mais sans avoir développé l'ensemble des traits morphologiques présents chez les écureuils terrestres actuels. Cet exemple démontre les limites d'une simple comparaison morphologique pour l'analyse d'une divergence affectant un groupe issu d'une radiation ancienne et souligne l'intérêt des fossiles qui permettent de définir des combinaisons de caractères inédites et inconnues chez des formes actuelles.

3. Le nanisme chez les Sciuridae : interaction entre allométrie et adaptation.

3.1 Sur la notion de contraintes

Traditionnellement, les contraintes désignent des mécanismes ou des processus qui limitent les possibilités d'évolution d'un phénotype ou qui forcent le changement morphologique dans certaines directions (Arnold, 1992 ; Schwenk & Wagner, 2003). Au-delà de cette définition très générale, peu d'auteurs s'accordent sur une réelle définition de ce terme (*e.g.* Gould & Lewontin, 1979 ; Alberch, 1982 ; Maynard Smith *et al.*, 1985 ; Stearns, 1986 ; Arthur, 2001). Deux grands groupes de contraintes sont reconnus (Maynard Smith *et al.*, 1985 ; Stearns, 1986) : les contraintes internes ou locales et les contraintes externes ou universelles. Les premières regroupent les contraintes intrinsèques de l'organisme d'ordre génétique, phylogénétique, fonctionnel et développemental. Il existe des interactions fortes entre ces différentes contraintes locales. Les contraintes externes sont relatives au milieu de vie, elles ne dépendent donc pas des contraintes internes. Parmi elles, les contraintes sélectives correspondent aux limitations liées à la sélection, directionnelle ou stabilisante.

Stimulé par la critique du "programme adaptationniste" (Gould & Lewontin, 1979), les biologistes de l'évolution ont souvent fait intervenir des contraintes pour expliquer l'aspect directionnel du changement morphologique. Une approche dichotomique de la sélection et des contraintes a ainsi vu le jour suggérant que la sélection ne peut être reconnue comme une cause de contraintes (Schwenk, 1995). Une certaine confusion entourant la relation qui unit la sélection aux contraintes souligne l'importance de nuancer le rôle de ces dernières. Une approche relativiste pourrait permettre de satisfaire les exigences de bien des évolutionnistes à propos du concept de contraintes : la sélection doit pouvoir agir comme une contrainte mais uniquement dans certaines conditions. Par exemple, si une limitation morphologique est imposée par une sélection stabilisante ou des conditions environnementales changeantes (Sheldon, 1996), on évoquera des contraintes écologiques et ainsi les rôles respectifs des contraintes et de la sélection seront confondus. De manière à réconcilier contraintes et sélection, Schwenk & Wagner (2003) définissent une contrainte comme "*un processus qui limite la réponse évolutive d'un caractère vis-à-vis d'une force de sélection externe agissant au cours d'une étape donnée de la vie*". Cette définition permet de relativiser les visions dualistes antérieures en suggérant que les contraintes se manifestent dans leur effet lors de la sélection et que la sélection peut agir en tant que

contrainte.

3.2 Nanisme chez les Sciuridae : un exemple de contraintes ?

La systématique des écureuils nains a été très discutée. Ces formes furent initialement réunies dans une seule sous-famille (Forsyth Major, 1893 ; Miller & Gidley, 1918) en raison de leurs similarités morphologiques et comportementales. Ce point de vue est désormais abandonné, de nouvelles analyses morphologiques, écologiques (Pocock, 1923 ; Hill, 1959), et les données moléculaires (Mercer & Roth, 2003 ; Herron *et al.*, 2004; Steppan *et al.*, 2004b) ont démontré que l'ensemble des écureuils nains représente un groupe polyphylétique. Toutefois, la famille des Sciuridae est unique dans la mesure où elle présente sept clades qui comportent chacun des espèces naines, aussi bien arboricoles (*Exilisciurus*, *Nannosciurus*, *Microsciurus*, *Myosciurus* et *Sciurillus*) que planeuses (*Petaurillus* et *Petinomys*). Ainsi, son étude offre une rare opportunité d'évaluer l'évolution morphologique du crâne et de la mandibule en lien avec une réduction de taille corporelle et un changement de mode de vie. Sans prendre en compte la morphologie du crâne des formes naines planeuses, plusieurs auteurs suggèrent de considérer la morphologie des écureuils nains comme un variant allométrique de formes arboricoles classiques (Ball & Roth, 1995 ; Roth, 1996 ; Velhagen & Roth, 1997). Ainsi, se posent les questions suivantes : les écureuils nains planeurs suivent-ils la même trajectoire allométrique que les autres formes naines grimpeuses ? Existe-t-il un seul patron de variation morphologique pour la mandibule des écureuils nains arboricoles ?

3.3 Cadre de l'étude

Matériel - Le jeu de données consiste en 217 mandibules de 32 espèces de Sciuridae arboricoles, réparties en 7 tribus (Thorington & Hoffmann, 2005). L'échantillon comprend: 5 Sciurillini, 10 Ratufini, 49 Sciurini, 44 Pteromyini, 7 Marmotini, 45 Protoxerini et 57 Callosciurini. La liste complète des spécimens étudiés est présentée dans le document (Electronic supplementary material). Parmi les Sciuridae arboricoles, sept lignées ont développé des cas de nanisme : 5 sont des écureuils nains grimpeurs (*Exilisciurus*, *Nannosciurus*, *Microsciurus*, *Myosciurus* et *Sciurillus*) et 2 sont des écureuils nains volants (*Petaurillus* et *Petinomys*).

Méthodes - La méthode des Transformées de Fourier Elliptique utilisée dans ce chapitre est présentée dans la première partie, Chap. 2, section 2.2. L'utilisation

d'une Analyse en Composantes Principales (ACP) a permis de quantifier la variation morphologique de la mandibule. Une analyse discriminante linéaire et une Analyse Multivariée de Covariance (MANCOVA) ont été conduites pour évaluer l'effet de la phylogénie (attribution à une tribu) ou de l'adaptation (grimpeurs *versus* volant). Les composantes principales ont été comparées à la taille (racine carré de l'aire du contour) pour détecter une relation allométrique. Les pentes entre les droites de régression ont été comparées dans le but de caractériser d'éventuelles différences entre les groupes écologiques.

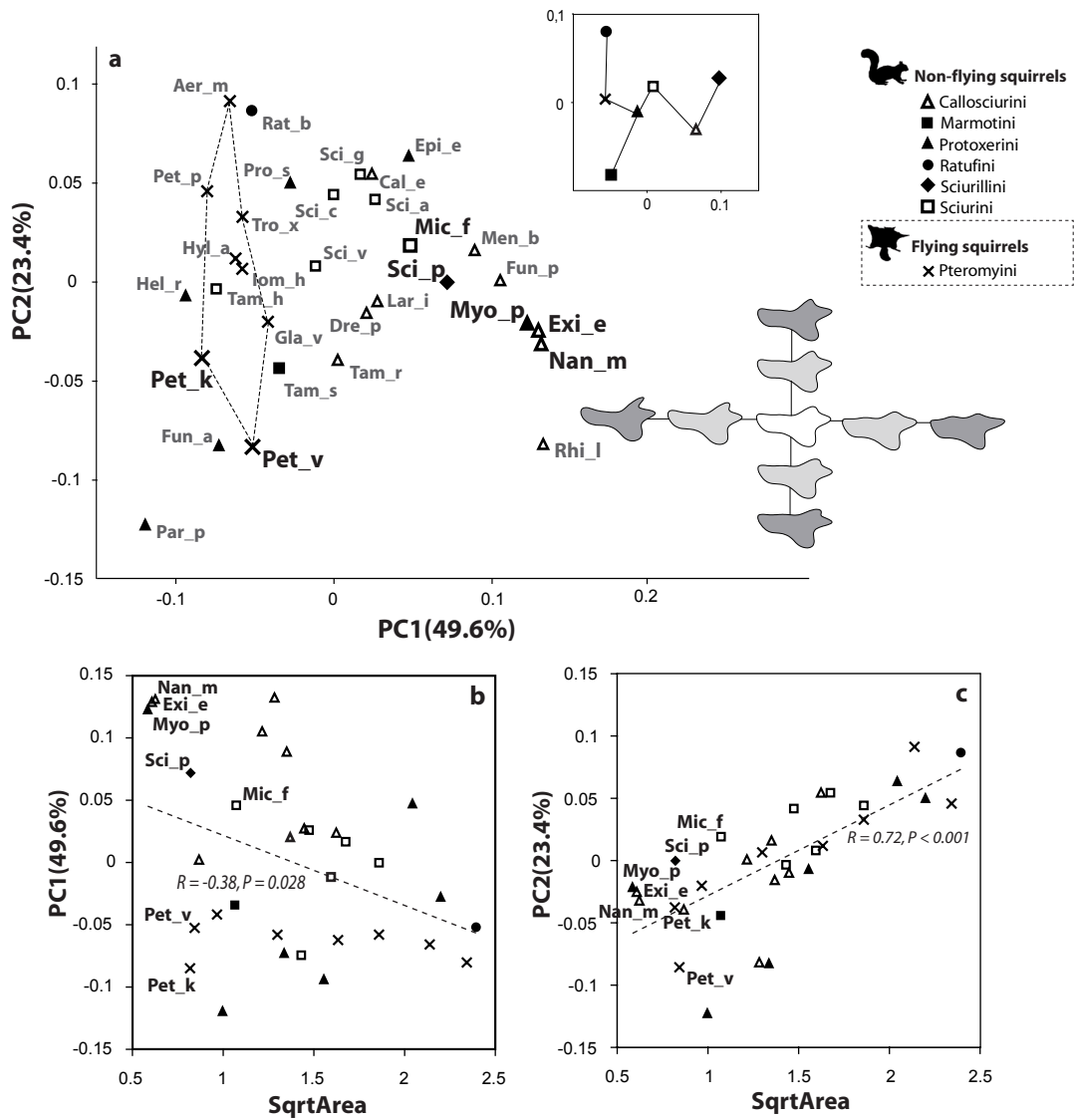


Fig. 4.5 a. Analyse en composantes principales réalisée sur les coefficients de Fourier des sept premières harmoniques (accompagné d'un minimum spanning tree). Les formes naines sont représentées par des symboles de plus grand format ; les traits pointillés entourent les formes volantes. **b** et **c** Relation allométrique entre la taille (estimée par la racine carrée de l'aire) et la forme (scores sur les deux premières composantes principales). Liste complète des abréviations dans le DOCUMENT 3.

3.4 Patrons de variation mandibulaires chez les écureuils nains

Nos résultats montrent qu'il n'existe pas un morphotype mandibulaire unique chez les écureuils nains. La première composante principale de l'ACP oppose les mandibules des écureuils nains planeurs à celles des formes arboricoles (Fig. 4.5a). Il a été montré que les deux groupes écologiques suivent des trajectoires allométriques différentes. Sur les mandibules de *Nannosciurus*, *Exilisciurus*, *Microsciurus*, *Myosciurus* et *Sciurillus* (formes naines non volantes) l'apophyse coronoïde réduite est déjetée mésialement et le condyle est réduit à une faible proéminence convexe en forme de tranchant de hache. À l'inverse, les mandibules de *Petaurillus* et *Petinomys* (formes naines volantes) présentent un condyle et un processus angulaire large ; l'apophyse coronoïde est bien développée et placée distalement, en particulier chez *Petinomys* où la pointe de cette apophyse est proche du condyle (Fig. 4.5a). Ces différences de développement de l'apophyse coronoïde s'accompagnent d'un réarrangement musculaire qui induit des différences de forces de levier. Chez l'écureuil pygmée africain (*Myosciurus pumilio*), un large masséter profond contraste avec le faible développement du temporal médian (Fig. 4.6), le plus faible constaté chez les Sciuridae (Thorington & Darrow, 1996). La position très mésiale de la rangée dentaire et des aires d'origine et d'insertion du muscle masséter latéral antérieur indiquent que ce muscle joue un rôle important de protraction et d'élévation de la mandibule (Ball & Roth, 1995).

Roth (1996) a montré que les différences morphologiques observées entre les écureuils nains et les écureuils volants ont leurs correspondants sur le crâne. Les premiers se caractérisent par un bombement du crâne et des yeux en position reculée. Au contraire, cette région orbitale est déplacée vers l'avant chez les écureuils volants (*Glaucomys volans*). La réduction de l'apophyse coronoïde des écureuils nains pourrait être alors due à une contrainte biomécanique puisqu'un développement de ce processus interférerait avec le globe oculaire et les muscles extra-oculaires. Les caractères crâniens de *Petaurillus* et *Petinomys* témoignent d'un développement du temporal médian associé à une réduction du masséter profond, une combinaison musculaire proche de celle des autres Pteromyini (Ball & Roth, 1995).

3.5 Interférence entre des tendances allométrique et sélective

Velhagen & Roth (1997) suggèrent que l'évolution morphologique mandibulaire des écureuils du Nouveau Monde, y compris les formes planeuses (*Glaucomys volans*), est principalement isométrique à l'exception de quelques traits, le condyle étant allongé

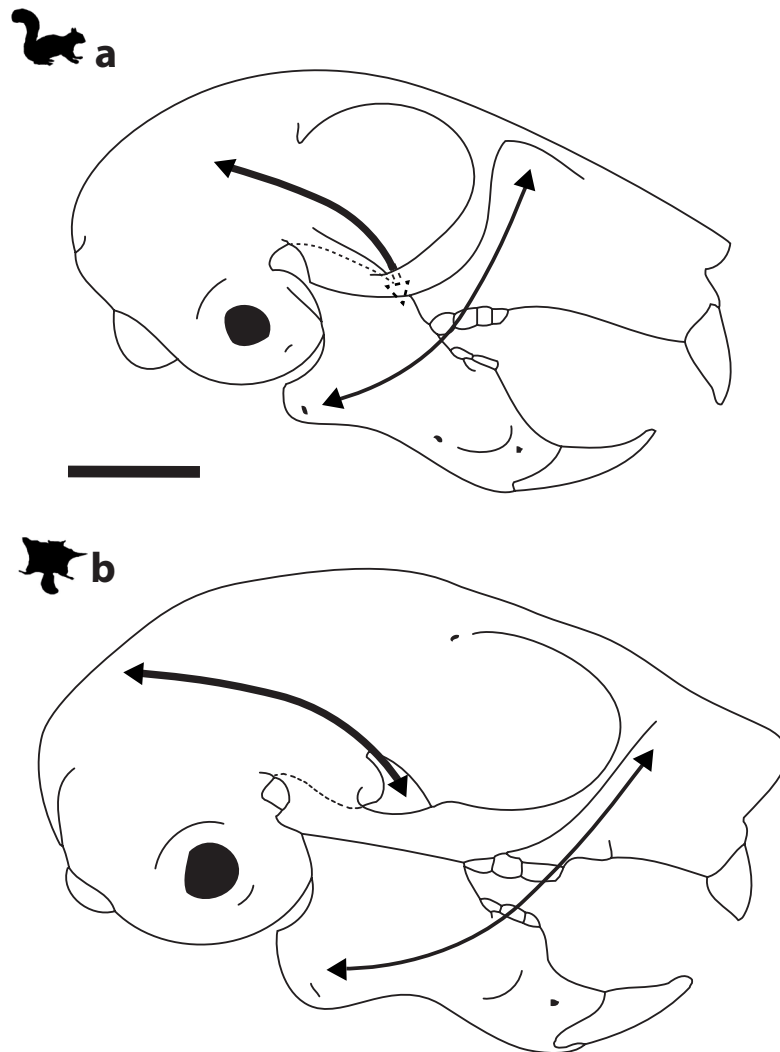


Fig. 4.6 Condition zygomassétérique chez *Myosciurus pumilio* (a), et *Petaurillus kinlochii* (b). Masséter latéral antérieur, flèches fines ; medial temporalis, flèches épaisses. Echelle 5 mm.

et l'apophyse coronoïde réduite chez les espèces de petite taille. La combinaison d'une allométrie positive pour l'apophyse coronoïde de la mandibule et d'une allométrie négative pour l'orbite a été largement invoquée pour expliquer l'association de caractères morphologiques de la mandibule des écureuils nains (Ball & Roth, 1995 ; Roth, 1996 ; Velhagen & Roth, 1997). En considérant le rôle accordé à l'allométrie, nos hypothèses prévoient un faible développement du muscle temporal médian associé à une réduction de l'apophyse coronoïde chez tous les écureuils nains. Pourtant, la mandibule de *Petaurillus* et *Petinomys* présente une apophyse coronoïde développée (Fig. 4.7). Cette situation résulterait d'une contrainte adaptative liée à l'écologie, la vue étant développée chez les autres rongeurs planeurs, Petauristinae et Anomaluridae. Les formes naines volantes ne

dérogent pas à cette exigence, celle d'une estimation des distances nécessaires à la prise d'envol, lors de l'individualisation de leurs lignées à partir d'une forme arboricole de plus grande taille. La sélection a alors joué en faveur d'une position avancée des yeux ce qui a permis la préservation de traits morphologiques plésiomorphes de la mandibule. Il s'agirait alors d'un bon exemple d'interférence entre des tendances allométrique et

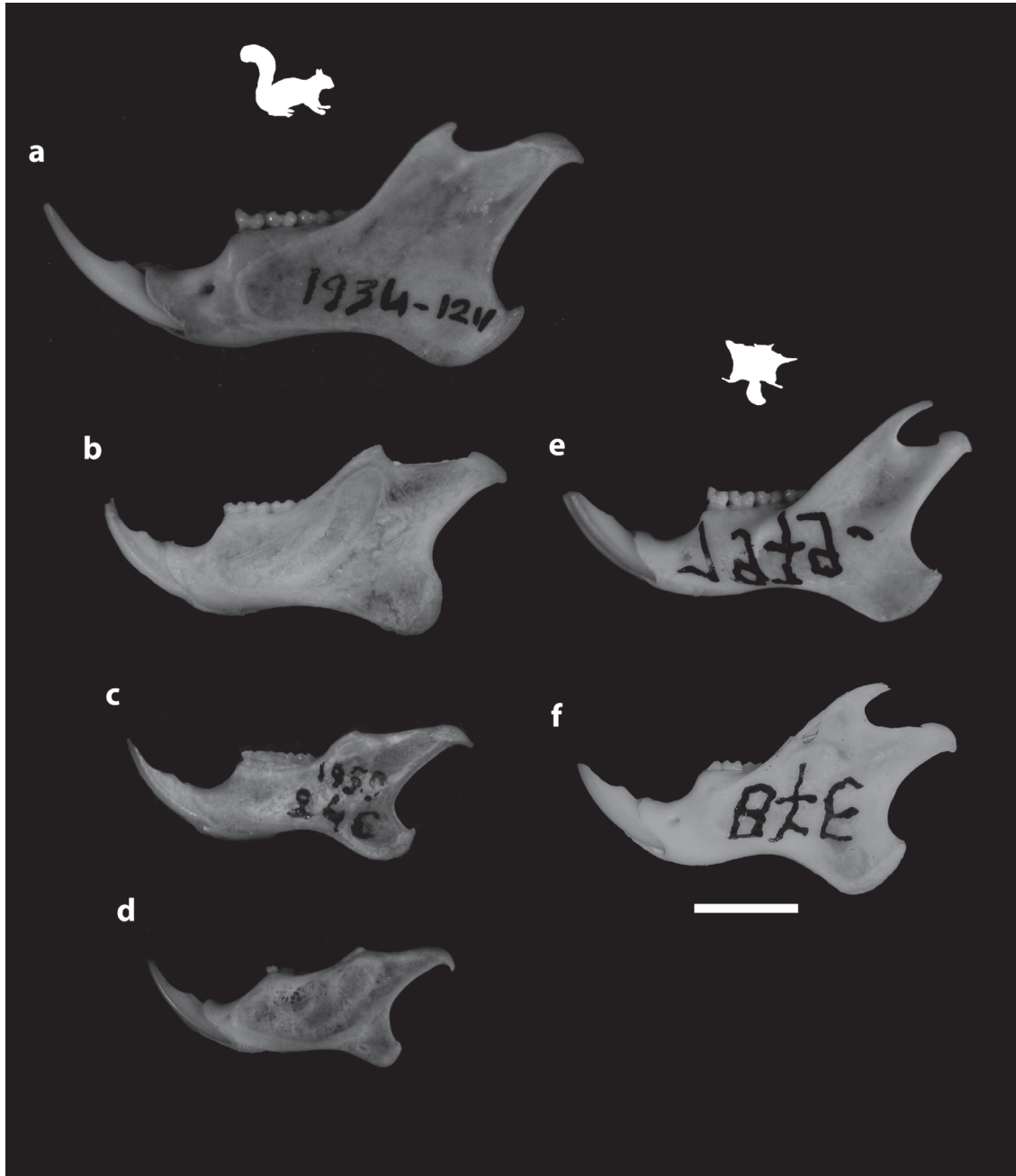


Fig. 4.7 Mandibules des écureuils nains arboricoles : *Microsciurus flaviventer* (a – MNHN 1934-1211), *Sciurillus pusillus* (b – MNHN 1983-339), *Nannosciurus melanotis* (c – MNHN 1959-246) et *Myosciurus pumilio* (d – MNHN 1957-1417) ; des écureuils nains planeurs : *Petaurillus kinlochii* (e – MNHN 1979-378) et *Petinomys vordermanni* (f – MNHN 1979-346). Echelle : 5 mm.

sélective (Gould, 1973).

En biologie, le terme “contraintes” a été employé de façon erratique ce qui a conduit à faire de ce terme une notion vague sans valeur heuristique utilisée pour décrire tout changement morphologique directionnel. Deux problèmes majeurs apparaissent dans la littérature au sujet des contraintes. Le premier concerne les reformulations peu concluantes de patterns déjà reconnus. Par exemple, on peut considérer que la longue période de gestation des rongeurs hystricognathes représente une “contrainte phylogénétique”. En réalité, dans ce cas aucune interprétation n’est ajoutée aux faits déjà connus, et la période de gestation de ces rongeurs apparaît alors simplement comme un phénomène anormal. Le deuxième problème concerne la notion de contraintes à proprement parler qui selon certains auteurs doit être absolue et exclusive, ce qui est insurmontable et donc ne présente que peu d’intérêt. Gould & Lewontin (1979) ont considéré l’allométrie comme une alternative possible pour expliquer le changement morphologique en apportant une interprétation nonadaptative à des différences phénotypiques.

Certaines directions pourraient apparaître plus facilement que d’autres, c’est ce qui semble être le cas pour la réduction de l’apophyse coronoïde de la mandibule accompagnant la différenciation des écureuils nains arboricoles. Si on considère la direction des changements évolutifs chez les écureuils nains, la tendance allométrique générale à une réduction de l’apophyse coronoïde agit comme une contrainte locale. Une nouvelle fois, ce constat n’explique en rien l’origine de cette tendance qui nécessite de connaître les modalités du développement de la mandibule (Atchley & Hall, 1991). En principe, la structure embryologique composite du dentaire conduit à envisager que de telles tendances allométriques puissent résulter de covariances génétiques entre des traits polygéniques. Des études de génétique quantitative ont montré que la covariance génétique peut être facilement modifiée, par la sélection directionnelle par exemple. En somme, il apparaît dans ce cas que l’allométrie n’agit pas contre la sélection puisque les écureuils nains arboricoles ont su exploiter cette tendance allométrique (Ball & Roth, 1995). Des morphologies particulières qui s’écartent de celles liées à une tendance allométrique du groupe “ancestral”, comme observées chez les écureuils nains volants, montrent qu’il doit exister d’autres contraintes, ici des contraintes mécaniques liées à la position antérieure des yeux. Ainsi, la combinaison morphologique qui caractérise la mandibule des écureuils nains volants est le résultat d’un compromis entre deux exigences, celle de la contrainte allométrique et celle de la position antérieure des yeux.

4. Conclusion

Les Sciuridae ont une longue et riche histoire qui nous a permis de tester de multiples hypothèses et d'aborder des questions générales d'évolution tout en démontrant l'importance du registre fossile. Le programme adaptationniste s'appuie sur le constat qu'un équilibre adaptatif issu de la sélection conduit une structure à s'aligner sur une fonction. Or nous avons pu montrer que l'analyse de cette relation dyadique nécessite d'être replacée en priorité dans un cadre historique qui donne une direction temporelle des changements de formes et permet ainsi de mieux appréhender les notions d'adaptation ou de contraintes. Il est possible que des changements de taille corporelle et la mise en place d'une tendance allométrique interagissent avec une pression de sélection. Les variants de taille et de forme sur lesquels agit la sélection ne sont pas quelconques, et à long terme une tendance peut s'exprimer. L'inflexion de cette tendance est possible dès lors qu'une sélection intervient sur un autre caractère. Gould (1989) a suggéré que des études sur les contraintes pourraient se poursuivre mais avec une référence limitée à l'adaptation. Nous avons montré qu'une telle approche est difficilement envisageable. L'exemple de la diversification des Sciuridae montre qu'une approche structuraliste ne peut être conduite qu'en étroite interaction avec les deux autres sommets du triangle de Seilacher (1970). L'allométrie représente une contrainte locale qui peut infléchir la direction de l'évolution, la reconnaissance de ces contraintes est cruciale pour mieux comprendre des cas particuliers de variation morphologique.

A tous les niveaux, des interactions entre des contraintes relatives mettent en place des biais qui modulent la forme et le potentiel de sélection. Si un biais existe réellement, le cas des écureuils nains suggère que la contrainte reflétée par la tendance allométrique de leur mandibule n'est pas absolue. Les cas avérés d'espèces s'écartant d'une tendance allométrique, telles que les écureuils nains volants, sont rares mais démontrent la possibilité de dépasser ces contraintes, certainement sous sélection directionnelle. Bien que l'accent soit généralement mis sur les tendances allométriques interspécifiques globales, l'analyse de ces exceptions pourrait être plus révélatrice du rôle des contraintes dans l'évolution morphologique. La reconnaissance de tendances allométriques et de ces cas extrêmes de la variation morphologique constitue deux aspects importants dans une perspective structuraliste.

Le chapitre suivant aborde le problème de l'évolution insulaire et nous permettra de tester dans quelle mesure les interactions interspécifiques influencent l'évolution morphologique de la mandibule.

Chapitre 5

Adaptation, contraintes et évolution de la spécialisation en milieu insulaire

Le fait que l'évolution apparaisse orientée a été abondamment débattu et est toujours utilisé par les mouvements néocréationnistes pour justifier que le changement morphologique s'effectue sous contrôle d'un "dessein intelligent". Pourtant, les synthèses évolutives modernes ont montré que de telles interprétations théologiques, telles que l'orthogénèse et l'aristogénèse, étaient fallacieuses (Romer, 1949 ; Mayr, 1988). Plusieurs théories biologiques ont proposé que l'aspect directionnel du cours de l'évolution résulte de l'interaction de facteurs extrinsèques et intrinsèques qui agissent sur les populations d'individus (Gould & Lewontin, 1979 ; Alberch, 1980 ; Gould, 1989). La réversion, un cas d'évolution directionnelle qui a reçu jusqu'alors une attention toute relative (e.g. Romer, 1949 ; Lande, 1978 ; Bull & Charnov, 1985), semble permettre une évaluation de ces interactions. En effet, si les tendances évolutives sont le fait de réponses adaptatives à des stress environnementaux, tout observateur est en droit de supposer qu'un retour aux conditions environnementales qui prévalaient lors de l'individualisation d'un groupe ou encore un relâchement de pressions de sélection puissent entraîner une restauration de traits morphologiques ancestraux (Gibbs & Grant, 1987). De manière à tester cette hypothèse, nous étudierons un exemple de différenciation morphologique chez un genre endémique de rongeur des îles Baléares.

Le présent chapitre s'appuie sur la publication suivante :

DOCUMENT 4. **Hautier L**, Bover P, Alcover JA, Michaux J. Mandible morphometrics, dental microwear pattern, and the palaeobiology of the extinct Balearic Dormouse *Hypnomys morpheus* Bate 1919 (Rodentia, Gliridae). *Acta Paleontologica Polonica*, en révision.

1. Hypnomys et la colonisation des îles Baléares

1.1 Contexte historique de la colonisation

Les dépôts pléistocènes des îles de Majorque et Minorque (îles Baléares, Espagne – Fig. 5.1) ont livré de nombreux restes fossiles d’une faune mammalienne unique qui comprenait un Gliridae de grande taille, *Hypnomys morpheus* (e.g. Bate, 1919 ; De Bruijn 1966 ; Mills 1976). Cette faune est très appauvrie puisque *H. morpheus* est associé

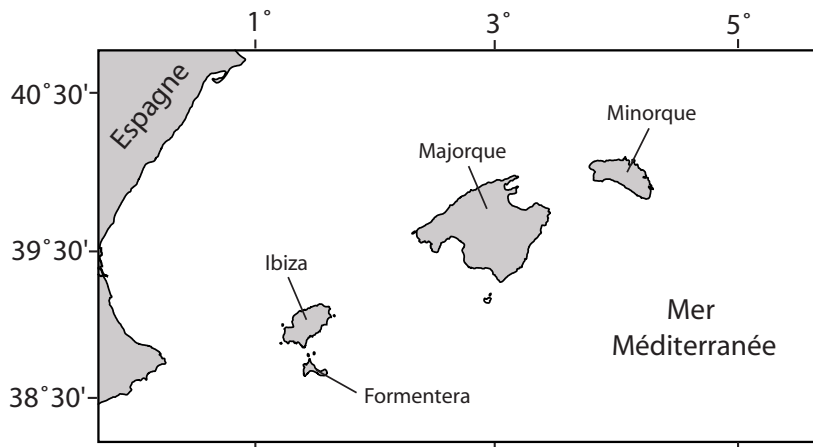


Fig. 5.1 Les îles Baléares.

uniquement à deux autres taxons : *Nesiotites hidalgo* (Soricidae - Bate, 1945) et *Myotragus balearicus* (Caprinae - Bate, 1909). La colonisation de ces îles par l’homme, à la fin du Pléistocène (entre 2350 et 2150 avt JC - Alcover, soumis; Bover & Alcover, 2008), pourrait expliquer leur extinction par l’introduction d’un cortège d’animaux domestiques (*Ovis aries*, *Capra hircus*, *Bos tauros* et *Sus scrofa*) et de quelques espèces sauvages (*Apodemus sylvaticus* et *Eliomys quercinus*). Les dernières occurrences connues pour les espèces mammaliennes endémiques se situent autour de 3650 avt JC pour *Myotragus balearicus*, vers 3030 avt JC pour *Nesiotites* et autour de 4840 avt JC pour *Hypnomys* (Bover & Alcover 2003, 2008). Compte tenu des incertitudes, il est difficile d’écarter que les premiers colons aient coexisté momentanément avec ces trois espèces (Bover & Alcover, 2008). Les causes exactes de l’extinction des formes endémiques restent pourtant largement inexplicées, notamment pour *H. morpheus* (Bover & Alcover, 2008). Suite à l’arrivée de l’homme, la faune mammalienne sauvage est passée de trois espèces (*H. morpheus*, *N. hidalgo*, *M. balearicus*) à seulement deux (*A. sylvaticus* et *E. quercinus*). Une nouvelle vague de migrants (rats, souris domestiques, musaraignes, lapins, cerfs, geckos, serpents, chats, chevaux, hermines) accompagnera l’arrivée des romains au deuxième siècle avt JC.

1.2 Compétition et adaptation

La compétition entre espèces et la prédation constituent deux des moteurs de l'évolution vers une spécialisation. Ces relations interagissent sur les capacités d'exploitation du milieu et sur le développement d'adaptations morphologiques subséquentes à l'envahissement d'une nouvelle niche. A l'inverse, plusieurs auteurs proposent qu'en l'absence de congénères, une espèce "spécialisée" puisse devenir par atavisme plus généraliste (Gibbs & Grant, 1987). Pourtant, nombre d'études, reprenant les principes de la "loi de Dollo"¹ (Dollo, 1893, 1905, 1912 ; Gould, 1970 ; Marshall *et al.*, 1994) ont statué sur l'irréversibilité de l'évolution, les possibilités que des tendances évolutives puissent s'inverser apparaissant infimes. De fait, les changements évolutifs peuvent être orientés et l'évolution morphologique emprunter des directions préférentielles, et ceci résulte d'une combinaison disparate de facteurs tels que des contraintes développementales (*e.g.* Gould & Lewontin, 1979 ; Alberch, 1980 ; Gould, 1989), des événements stochastiques qui affectent la dynamique des populations (*e.g.* Holt & Gaines, 1992) ou la sélection sexuelle (*e.g.* Lande, 1981).

Une interprétation de la divergence morphologique résultant de l'évolution en condition d'isolement insulaire du genre *Hypnomys* dans les îles Baléares permet d'envisager une étude de changements directionnels dans des trajectoires adaptatives. L'histoire évolutive des gliridés est ancienne (Eocène basal - Vianey-Liaud, 1994; Hartenberger, 1994). Les représentants de cette famille sont très proches écologiquement : la plupart d'entre eux sont nocturnes, arboricoles et omnivores (Holden, 2005 ; Nowak, 1999). Des analyses morphologiques ont permis de rapprocher *H. morpheus* du genre *Eliomys* (Zammit-Maempel & de Bruijn 1982 ; Holden, 2005), un membre actuel de la famille des Gliridae ayant développé des caractères crâniens uniques et acquis un régime alimentaire dominé par la fraction animale (Ognev, 1963 ; Kahmann & Thoms, 1972). Comme tout laisse à penser que ce genre a développé une telle spécialisation trophique à la suite d'interactions interspécifiques dans un milieu continental riche en espèces, il convient d'étudier si une absence de compétiteur peut induire un changement directionnel, voire une réversion, de trajectoire évolutive. Afin de tester cette hypothèse, deux constats préalables peuvent être faits. Tout d'abord, les reconstructions phylogénétiques suggèrent que les ancêtres d'*Eliomys* étaient omnivores (Fig. 5.2), ensuite le registre fossile a montré qu'*Hypnomys* a évolué dans un contexte où les compétitions interspécifiques devaient être faibles. Deux prédictions sont alors envisageables : (1) un relâchement de la compétition devrait s'accompagner de modifications morphologiques en rapport avec un élargissement de niche écologique ; (2) ces changements évolutifs ont du être suffisants pour que des

¹Tout trait morphologique disparaissant au cours de l'histoire évolutive d'un groupe est définitivement perdu.

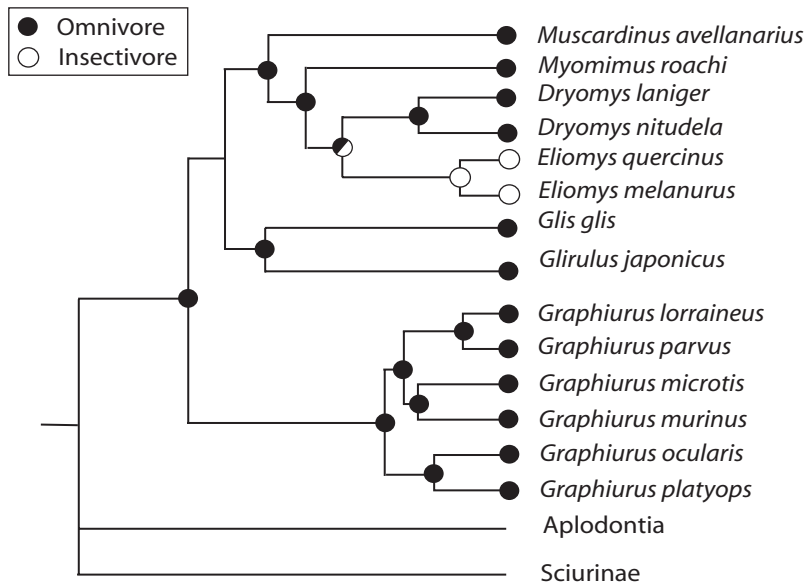


Fig. 5.2 Reconstruction des états ancestraux des régimes alimentaires chez les Gliridae.

tendances adaptatives vers une spécialisation (*i.e.* insectivorie) puissent s'inverser et évoluer vers un mode de vie plus généraliste (*i.e.* omnivorie) ce qui revient à une réversion de l'état "nature du régime alimentaire". Avec la colonisation multiple de ces îles par le genre *Eliomys*, l'exemple des Baléares offre donc une rare opportunité de tester la validité de ce scénario à plusieurs reprises et dans des conditions environnementales changeantes.

1.3 Cadre de l'étude

Matériel - Le jeu de données consiste en 124 mandibules, représentant 4 espèces réparties en trois genres : *Hypnomys morpheus*, *Eliomys quercinus*, *E. melanurus* et *Dryomys nitudela*. La morphologie mandibulaire d' *H. morpheus* a pu être comparée à celle de populations continentales (France, Suisse, Espagne, Afrique du Nord, Israël et Arabie Saoudite) et un insulaires (îles Baléares, Corse, Sardaigne et îles Lipari) du genre *Eliomys*, leur plus proche parent.

Pour les analyses de micro-usures dentaires, 37 spécimens ont été étudiés, 24 *Hypnomys morpheus* provenant de l'île de Majorque et 13 *Eliomys quercinus ophiusae* de l'île de Formentera.

Méthodes - La méthode des Transformées de Fourier Elliptique utilisée dans ce chapitre est présentée dans la première partie, Chap. 2, section 2.2. L'utilisation

d'une Analyse en Composantes Principales (ACP) a permis de quantifier la variabilité morphologique de la mandibule. Une analyse discriminante linéaire et des Analyses Multivariées de Variance (MANOVA) ont été conduites dans le but d'identifier une éventuelle discrimination de la morphologie mandibulaire en fonction de différents facteurs. Les facteurs considérés sont la phylogénie (appartenance à une sous-espèce), et la répartition géographique (îles Baléares, France-Suisse, Corse-Sardaigne, îles Lipari, Espagne, Afrique du Nord, Israël-Arabie Saoudite).

Une analyse des micro-usures dentaires, associée à une Analyse Multivariée de Variance (MANOVA), a été conduite simultanément aux comparaisons mandibulaires et permet une évaluation indépendante de la diète d'*Hypnomys morpheus*.

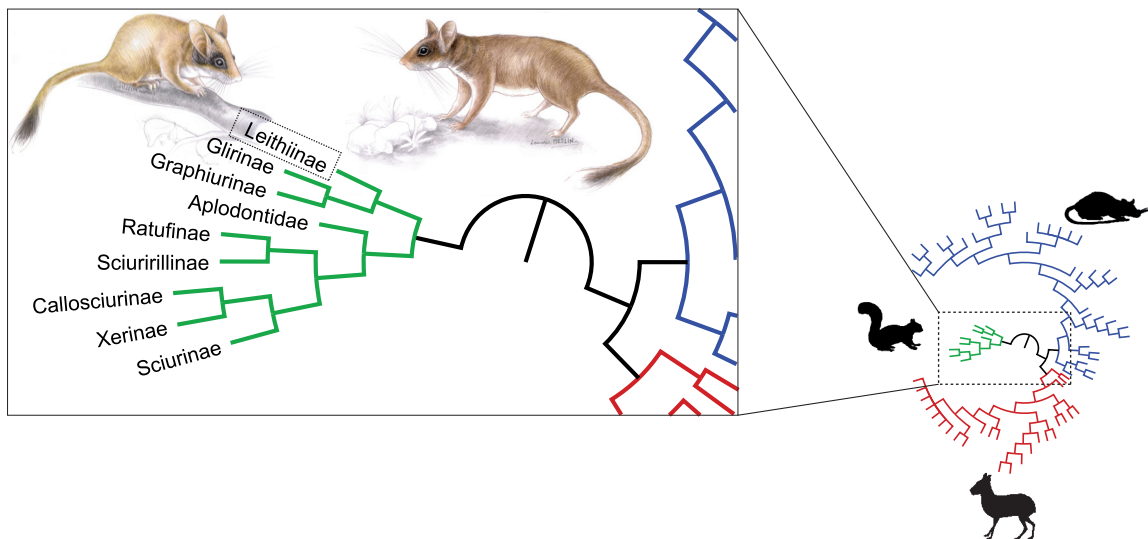


Fig. 5.3 Sous-famille considérée dans la présente étude encadrée en pointillés ; super-arbre des rongeurs obtenu par une approche de supermatrices (© CNRS-Laurence Meslin). En bleu, clade apparenté aux souris (Mouse related clade) ; en vert, clade apparenté aux écureuils (Sciurid related clade) ; en rouge, Ctenohystri.

2. La condition généraliste, ou l'évolution d'une spécialisation

2.1 *Hypnomys morpheus*, le plus gros rongeur... des îles Baléares...

L'étude d'un élément du squelette tel que la mandibule offre un bon exemple de ce que peut engendrer une évolution en contexte insulaire. En effet, un isolement induit des changements morphologiques qui affectent à la fois la taille et la forme (Angerbjörn, 1986 ; Renaud & Millien, 2001 ; Michaux *et al.*, 2002 ; Renaud & Michaux, 2003). La taille des mandibules d'*Hypnomys morpheus* dépasse largement celle des autres genres

de la famille, il s'agit clairement d'un cas de gigantisme insulaire (Fig. 5.4). Les formes insulaires d'*Eliomys* se singularisent également par une augmentation de leur taille moyenne. A l'exception de quelques spécimens espagnols, la taille des mandibules d'*Eliomys* continentaux est toujours plus faible que celle des formes insulaires. Les individus retrouvés sur les plus grandes îles (Corse et Sardaigne) présentent toutefois des gammes de variation voisines de celles des représentants continentaux de ce genre.

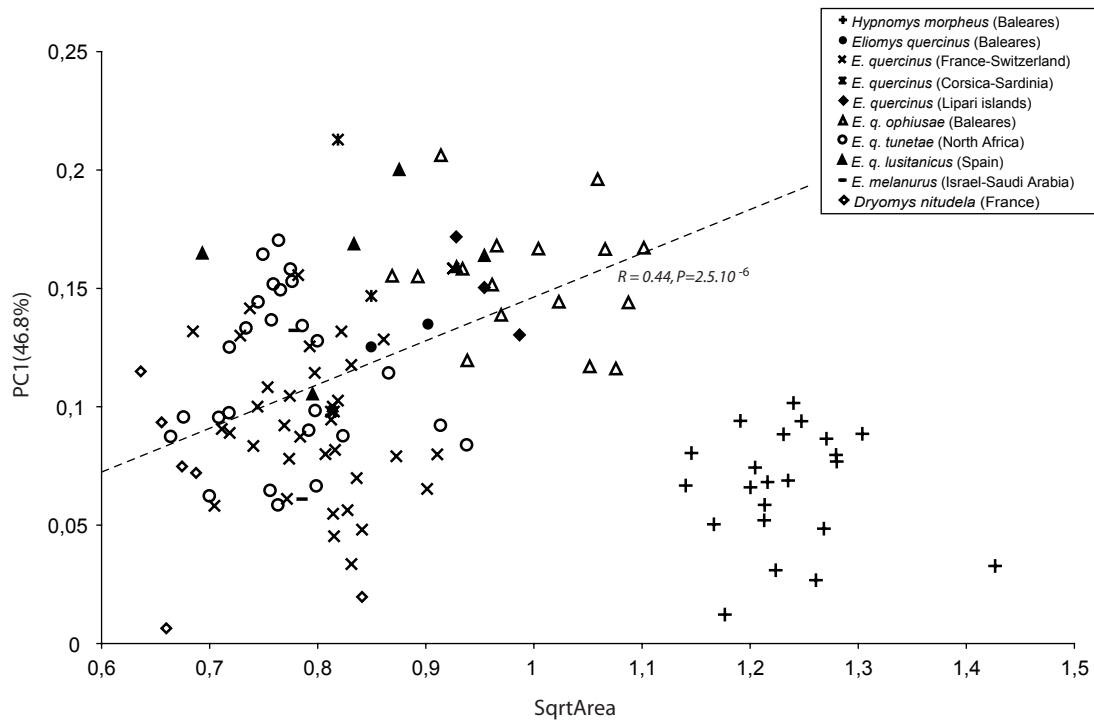


Fig. 5.4 Relation allométrique entre la taille (estimée par la racine carrée de l'aire) et la forme (scores sur la première composante principale).

Ces résultats viennent conforter des constatations précédemment établies (Angerbjörn, 1986 ; Michaux *et al.*, 2002 ; Renaud & Michaux, 2003) et soulignent la complexité du déterminisme de la taille pour des espèces insulaires : divers facteurs interviennent tels que la superficie de l'île, la présence de prédateurs et de compétiteurs ou le climat (Michaux *et al.*, 2002 ; Millien, 2004). Pour Satoh (1997), une augmentation de taille de la mandibule, et donc de son poids, implique un développement de l'aire d'insertion des muscles masticateurs. *Hypnomys* suit clairement une trajectoire allométrique différente de celle d'*Eliomys*. Si la divergence morphologique entre ces deux genres ne peut s'expliquer par une simple relation allométrique, d'autres facteurs ont contribué à la structuration de l'espace morphologique de la mandibule. Des changements de taille corporelle sont généralement le témoin de compétitions pour des espèces de même régime

alimentaire (Michaux *et al.*, 2007), ou peuvent refléter des modifications de comportements alimentaires pouvant accompagner un changement de niche écologique (Losos *et al.*, 1994).

2.2 Morphologie et écologie

En ce qui concerne la différenciation morphologique de la mandibule des Gliridae des Baléares, deux tendances majeures se distinguent : les mandibules d'*Hypnomys* sont massives, présentent une branche montante haute et une apophyse coronoïde réduite (Fig 5.5). A l'inverse, les mandibules des formes insulaires d'*Eliomys* sont comprimées dorso-ventralement, et leur apophyse coronoïde est étirée mésio-distalement. Ces différences ont été mises en relation avec des différences de régimes alimentaires. *Eliomys* est connu pour être le plus insectivore des Gliridae (Ognev, 1963 ; Kahmann & Thoms, 1972 ; Niethammer & Krapp, 1978), capable d'incorporer occasionnellement dans sa diète des mollusques et des petits vertébrés (oiseaux ou mammifères). Sa morphologie mandibulaire est en accord avec une telle spécialisation trophique. En effet, déchirer la chair ou transpercer la

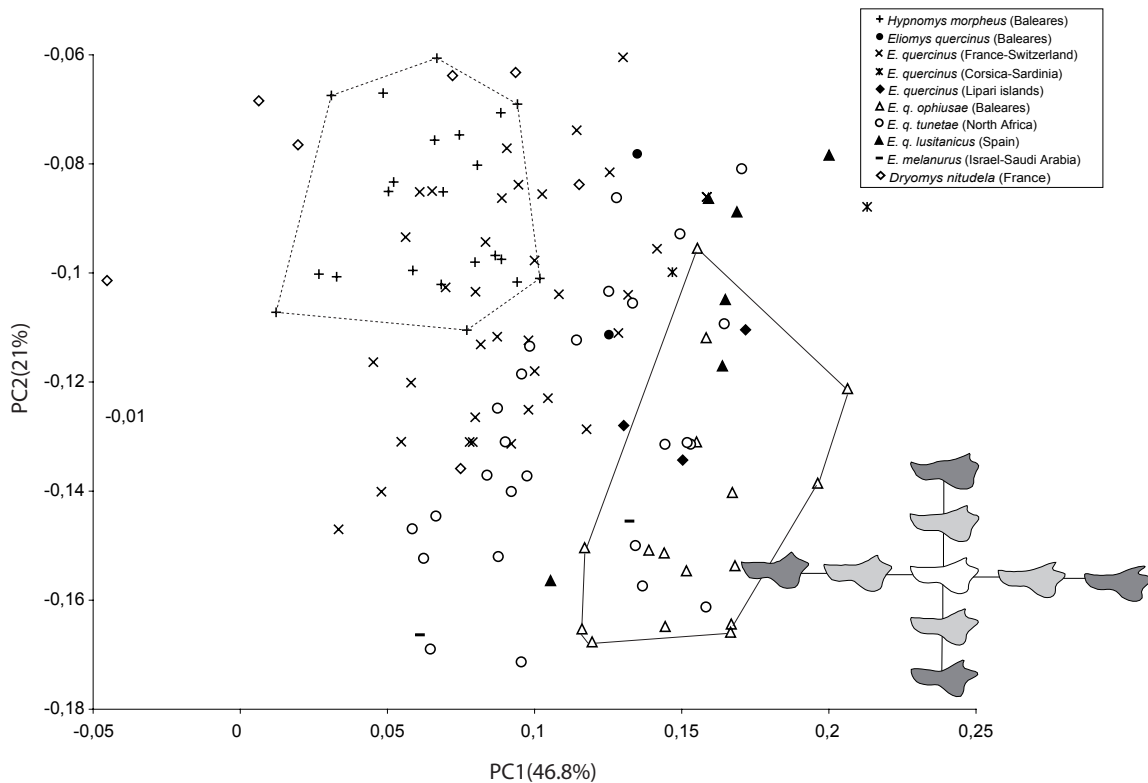


Fig. 5.5 Deux premières composantes principales sur les coefficients de Fourier des sept premières harmoniques. Encadré en trait plein : *Eliomys quercinus ophiusae* des Baléares. Encadré en trait pointillés : *Hypnomys balearicus*.

cuticule d'insectes nécessite moins de pression occlusale que le broyage de végétaux mais une force d'incision importante (Satoh & Iwaku, 2006). Un développement des processus mandibulaires pourrait procurer un avantage en ce sens, par un accroissement des forces de levier. Dans l'espace morphologique, le contour de la mandibule d'*Hypnomys* reste plus proche de celui de *Dryomys*, un genre de gliridé omnivore. La morphologie mandibulaire massive d'*Hypnomys* et sa condition zygomassétérique singulière s'accordent tout à fait avec l'hypothèse d'un développement des pressions occlusales lors de la mastication (Fig. 5.6). En comparaison d'*Eliomys*, *Hypnomys* devait être omnivore et pouvoir incorporer des aliments coriaces dans sa nourriture.

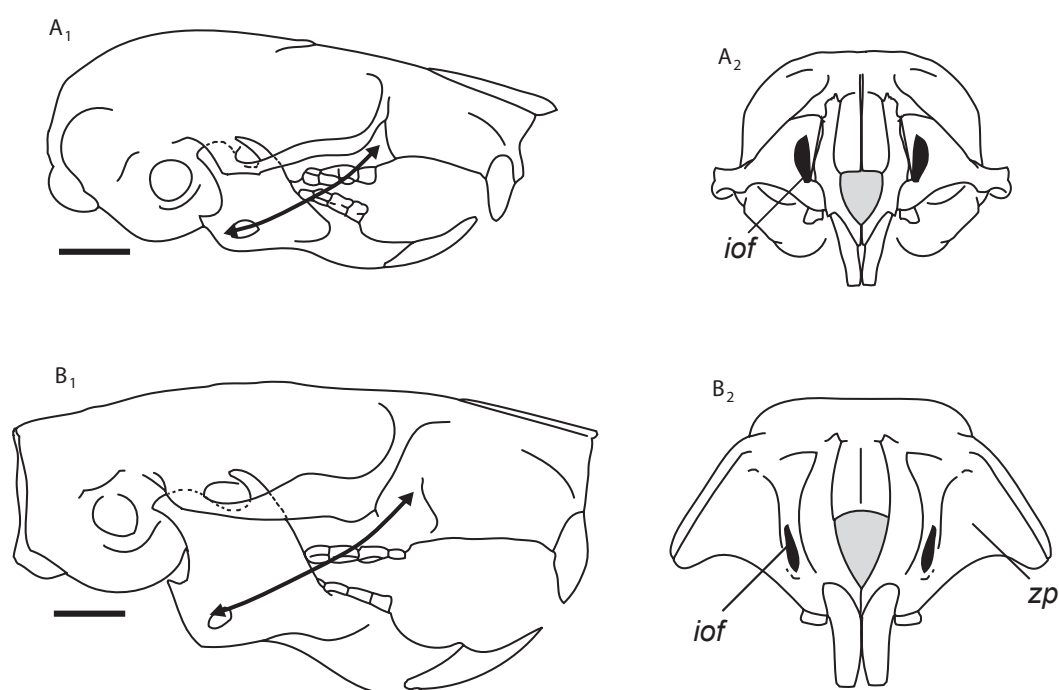


Fig. 5.6 Condition zygomassétérique chez les Gliridae des Baléares. A. *Eliomys quercinus ophiusae*, vues latérale (A1) et antérieure (A2). B. *Hypnomys morpheus*, vues latérale (B1) et antérieure (B2). Les flèches représentent l'origine et l'insertion du muscle masséter latéral. Abréviations : Iof, foramen infraorbitaire; zp, plaque zygomatique. Echelle: 5mm.

Une analyse des micro-usures dentaires d'*Hypnomys*, effectuée en parallèle de cette analyse morphométrique, a permis de confirmer cette hypothèse. Le pattern micro-abrasif d'*E. quercinus ophiusae* se caractérise par un large pourcentage de ponctuations et de larges stries ce qui est en accord avec une diète composée majoritairement d'insectes (Nelson *et al.*, 2005). Le profil micro-abrasif d'*Hypnomys* est plus variable et dominé par des ponctuations, notamment des larges, et des fines stries (Fig. 5.7). Il devait pouvoir incorporer dans sa diète des particules dures et éventuellement des graminoides. Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse de Mills (1976) qui, suite à l'étude du

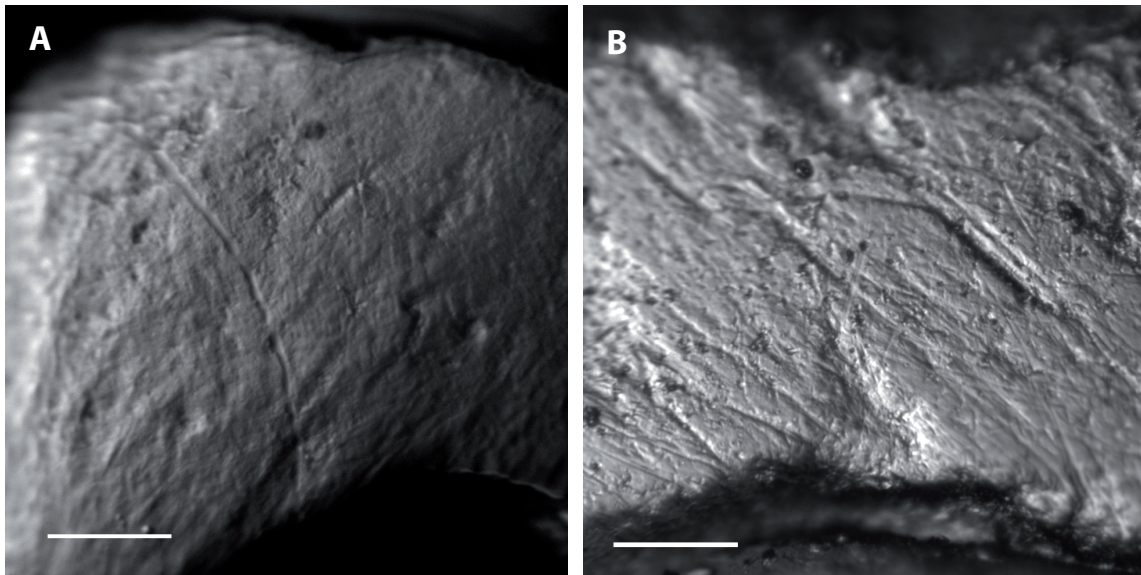


Fig. 5.7 Profil micro-abrasif du protoconide de la seconde molaire. A. *Eliomys quercinus ophiusae* (7357). B. *Hypnomys morpheus* (63839). Echelle = 50 μ m.

squelette appendiculaire d'*Hypnomys*, prévoyait que ce gliridé devait être plus terrestre qu'arboricole. L'importante variation intraspécifique observée sur le pattern micro-abrasif d'*Hypnomys* permet d'envisager que ce rongeur était capable d'adapter sa diète en fonction de la saisonnalité et des conditions environnementales.

2.3 Le retour à une condition généraliste, le cas d'*Hypnomys*

L'idée que l'évolution procède le plus souvent depuis des formes généralistes vers des formes spécialistes est très répandue en biologie évolutive (Futuyma & Moreno, 1988 ; Sanderson, 1993 ; Siddall *et al.*, 1993). Les études qui traitent de l'irréversibilité se sont ainsi focalisées sur l'impossibilité de retrouver des structures perdues (Dollo, 1893, 1905, 1912 ; Gould, 1970), une minorité d'entre elles s'intéressant à la restauration d'une morphologie généraliste chez des espèces ayant développé une spécialisation écologique (*e.g.* Losos *et al.*, 1994). Bull & Charnov (1985) affirment que cette irréversibilité résulte de contraintes imposées au niveau de la sélection et de la variation phénotypique. Selon Grant (2008), toute crise environnementale dans un milieu insulaire conduit des individus à exploiter une ou des ressources jusqu'alors ignorées.

Etant donné que la compétition induit un partitionnement des ressources qui peut se traduire par une évolution de la spécialisation morphologique, nos prédictions envisageaient qu'avec une réduction du nombre de compétiteurs, la sélection pourrait jouer en faveur de

la perte de traits associés à une spécialisation. Nos résultats montrent qu'*Hypnomys* répond à cette prédiction ayant été en mesure d'élargir sa palette comportementale en l'absence de compétition. De ce point de vue, l'évolution d'*Hypnomys* représente un cas de réversion depuis une spécialisation écologique (insectivorie) vers une condition plus généraliste (omnivorie), ceci s'effectuant à travers une divergence morphologique majeure. En effet, au-delà de la robustesse globale de sa mandibule, *Hypnomys* a développé une condition zygomassétérique unique pour un gliridé qui se caractérise à la fois par une insertion plus antérieure du masséter latéral et par une plus forte plaque zygomatique, condition proche d'un état sciuriforme. Pour autant, cette morphologie unique ne correspond pas à la morphologie ancestrale d'*Eliomys*. Il ne s'agit donc pas d'un cas de restauration de traits morphologiques ancestraux (une réversion) mais uniquement d'une acquisition de nouveaux caractères en lien avec un retour à une condition plus généraliste et une perte de spécialisation.

Renaud & Michaux (2003) ont pu mettre en évidence une différenciation morphologique aléatoire pour les populations insulaires d'*Apodemus*. Dans notre étude, le genre *Eliomys* expose un cas différent de différenciation morphologique puisque toutes les formes insulaires sont associées dans l'espace morphologique. Plusieurs données suggèrent que les interactions interspécifiques ont influencé l'évolution morphologique et la dispersion du genre *Eliomys*. Cette évolution se traduit par un renforcement de la tendance initiale vers la spécialisation trophique de ce groupe, *i.e.* l'insectivorie. Comment expliquer la tendance évolutive du genre *Eliomys*?

2.4 Contraintes et direction du changement évolutif, le cas d'*Eliomys*

Dans le cas d'*Eliomys*, plusieurs hypothèses sont en mesure d'expliquer l'absence d'évolution vers un mode de vie plus généraliste. Contrairement à *Hypnomys* qui a évolué en l'absence de compétiteurs au moment de son arrivée dans les îles Baléares, *Eliomys* a globalement conservé sa morphologie en réponse à une compétition interspécifique accrue due à la présence d'*Apodemus* dans une aire géographique restreinte. Plusieurs auteurs (*e.g.* Eldredge, 1989 ; Pease *et al.*, 1989) suggèrent que lors de la colonisation de nouveaux milieux des organismes ont tendance à "chercher" leur habitat en fonction de leurs aptitudes héritées à exploiter leur habitat originel. Si les conditions environnementales viennent à changer, ces organismes auront simplement tendance à suivre cet habitat. Les changements évolutifs seront uniquement possibles lorsque cet habitat disparaîtra ou si les conditions deviennent moins favorables en raison de l'arrivée de nouveaux compétiteurs,

de prédateurs ou de parasites (Pease *et al.*, 1989). Selon Holt & Gaines (1992), dans certaines circonstances, une mutation qui augmente la fitness du phénotype dans une niche serait sélectionnée plutôt qu'une mutation qui pourrait augmenter cette fitness à l'extérieur de cette niche. Ainsi, la sélection favorise les spécialisations à l'intérieur d'une niche plutôt qu'une adaptation à d'autres niches.

Une autre explication serait que les populations n'aient pas été isolées suffisamment longtemps pour permettre à une divergence de se produire, mais cette hypothèse reste difficile à tester. Toutefois, si les populations insulaires d'*Eliomys* ont une origine relativement récente, leur isolement apparaît suffisant pour observer une évolution morphologique notable. En effet, nos résultats montrent que leur morphologie mandibulaire est significativement différente de celle des formes continentales. Il apparaît donc que ces populations ont été isolées suffisamment longtemps pour que se produise une divergence morphologique à travers un renforcement de leur spécialisation écologique. De plus, de nombreux exemples d'évolution morphologique rapide dans un contexte d'isolement ont déjà été attestés (*e.g.* Mayr, 1963 ; Johnston & Selander, 1971 ; Baker & Moeed, 1979 ; Baker, 1980 ; Wayne *et al.* 1991 ; Carroll & Boyd, 1992 ; Millien 2004). Plusieurs auteurs ont souligné qu'une homogénéisation du flux génique pourrait empêcher une divergence de se produire (Stanley, 1979 ; Futuyma, 1987). Dans le cas présent, il est impossible d'obtenir des informations sur les flux géniques entre les populations étudiées, toutefois ces flux peuvent être considérés comme nuls compte tenu des distances séparant toutes ces îles des continents.

2.5 Des souris et des hommes...

La divergence morphologique majeure observée entre *Eliomys* et *Hypnomys* est certainement due au fait que ce dernier a évolué dans une faune très appauvrie au sein duquel il était le seul rongeur. Les traits morphologiques d'*H. morpheus* montrent qu'il a été en mesure d'exploiter une large gamme de ressources alimentaires. Mais alors, comment expliquer la disparition d'une forme aussi opportuniste ? Pour Bover et Alcover (2003), la disparition de *Myotragus balearicus* relèverait plus certainement d'un bouleversement de son habitat faisant suite à l'arrivée de l'homme qu'à des changements climatiques globaux. Il est probable que des causes similaires puissent expliquer l'extinction d'*H. morpheus*. L'implantation des premiers colons, et de leur bestiaire commensal incluant de nouveaux rongeurs, pourrait avoir eu un impact considérable sur le maintien de cette forme endémique des Baléares par la mise en place d'une compétition, la réduction de son habitat naturel ou l'introduction de nouvelles maladies.

3. Conclusion

Les interactions interspécifiques, la compétition ou la prédation, ont influencé l'évolution morphologique mandibulaire. A l'issue de cette étude, en ce qui concerne l'évolution d'*Hypnomys morpheus*, deux constats s'imposent : un relâchement de la compétition fut à l'origine de modifications morphologiques profondes en rapport avec un élargissement des niches écologiques ; ces changements évolutifs ont été suffisants pour que des tendances adaptatives vers une spécialisation (insectivorie) puissent s'inverser et évoluer vers un mode de vie plus généraliste (omnivorie). Pour autant, cette réversion de la spécialisation trophique ne s'accompagne pas d'une réversion des traits morphologiques puisque *H. morpheus* a développé des caractères uniques pour un représentant de la famille des Gliridae.

Notre analyse démontre qu'*Eliomys* et *Hypnomys* ont divergé d'un point de vue adaptatif en réponse à des différences de compétition. La différenciation morphologique des Gliridae des Baléares semble être adaptative et convergente avec d'autres groupes de rongeurs tels que les sciuridés ou les muridés. Si les causes de l'absence d'évolution secondaire d'une condition généraliste restent spéculatives, des patterns similaires de trajectoires évolutives ont été observés chez *Eliomys* et mis en relation avec un renforcement de leur spécialisation trophique. La sélection d'un habitat préférentiel par des espèces généralistes pourrait également expliquer une sélection stabilisante pour des morphologies spécialisées.

Troisième partie

Morphologie et systématique

Chapitre 6

Histoire évolutive des rongeurs hystricognathes.

La classification des Rodentia en deux sous-ordres (Sciurognathi/Hystricognathi) proposée en 1899 par Tullberg fait toujours l'objet d'un large consensus et apparaît comme le regroupement taxinomique le plus valide au sein de l'ordre (Lavocat, 1973 ; Bugge, 1985 ; Martin, 1994 ; Huchon *et al.*, 2000 ; Marivaux *et al.*, 2001). Les Hystricognathi se sont diversifiés dès le début de l'Oligocène, toutefois leur histoire évolutive anté-oligocène demeure encore largement méconnue (Marivaux *et al.*, 2002). De plus, leur dispersion vers l'Amérique du Sud constitue l'un des plus grands mystères de l'histoire des Rodentia. Ce chapitre se propose donc de discuter des origines biogéographiques et phylogénétiques des rongeurs hystricognathes.

1. Présentation des Hystricognathi

Le sous-ordre des Hystricognathi est un groupe de rongeurs extrêmement diversifié, la majorité des genres se répartit sur le continent sud américain et une minorité d'entre eux est présente en Afrique et en Asie. Le nom de ce sous-ordre dérive directement d'une caractéristique morphologique qui rassemble ses différents représentants : la mandibule hystricognathe. Une mandibule hystricognathe se singularise par une apophyse angulaire en position latérale par rapport au plan défini par l'alvéole de l'incisive (Tullberg, 1899 - Fig. 6.1), délimitant un sillon médian permettant le passage d'une portion du muscle masséter (*pars superficialis*) sur le bord lingual de la mandibule. Ce trait morphologique est considéré par Tullberg (1899) comme la caractéristique commune à l'ensemble des Hystricognathi (*i.e.* synapomorphie). Il réunit des familles aussi distinctes que les rats épineux d'Amérique du Sud (Echimyidae), les rats-taupes (Bathyergidae) ou les rats des cannes (Thryonomyidae) présents en Afrique. Des études moléculaires (Huchon & Douzery, 2001 ; Huchon *et al.*, 2002) ont permis de reconnaître trois grandes lignées au sein des Hystricognathi : les rongeurs Caviomorphes, les rongeurs Phiomorphes *sensu stricto* (*i.e.* Thryonomyidae, Petromuridae et Bathyergidae) et les Hystricidae, démontrant ainsi la paraphylie des hystricognathes de l'Ancien Monde.

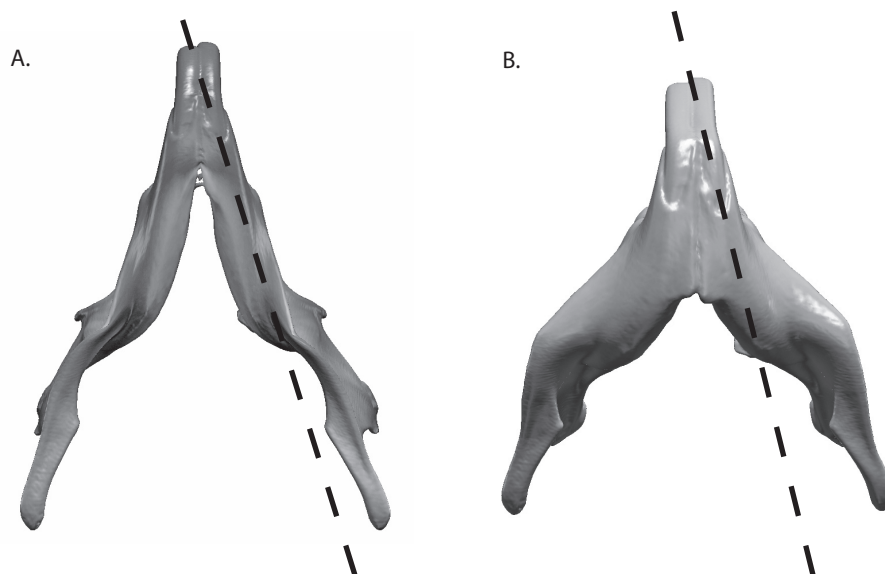


Fig. 6.1 Types mandibulaires définis par Tullberg (1899). **A**, sciurognathie ; **B**, hystricognathie.

En dehors de l'hystricognathie, peu de caractères morphologiques permettent de distinguer les membres de ce sous-ordre du reste des rongeurs. Parmi eux, deux traits crâniens, pourtant non exclusifs, sont communs à l'ensemble des hystricognathes et

ont été largement utilisés pour définir le groupe. Le premier est l'hystricomorphie : la condition zygomassétérique pour laquelle le foramen infraorbitaire, fortement élargi, permet le passage du muscle masséter médian (voir § 2.1 *Les types crâniens des rongeurs, une évolution en grades*, Partie 2, Chap. 3). Nous avons pu démontrer précédemment que d'autres familles de rongeurs peuvent avoir développé indépendamment la condition zygomassétérique hystricomorphe (Anomaluridae, Dipodidae, Gliridae). La seconde caractéristique concerne la microstructure de l'émail des incisives : tous les Hystricognathi possèdent un émail de type multisérié. Une nouvelle fois, ce caractère est retrouvé chez d'autres familles de rongeurs (Pedetidae [Martin, 1995] ou Theridomyidae [Martin, 1999]), lesquelles sont également hystricomorphe. La famille des Ctenodactylidae, considérée comme le groupe frère des Hystricognathes (Luckett & Hartenberger, 1985 ; Huchon *et al.*, 2000), possède également un crâne de type hystricomorphe et un émail de type multisérié.

Un autre caractère, en rapport avec la denture, est retrouvé chez la plupart des rongeurs hystricognathes du Nouveau et de l'Ancien Monde. Il s'agit de la rétention de la quatrième prémolaire déciduale chez l'adulte. Ce caractère dérivé pourrait permettre de réunir la majorité des formes sud-américaines avec certains taxons africains. Toutefois, il est important de noter que les membres de la famille des Erethizontidae ne présentent pas cette particularité et que la quatrième prémolaire est déciduale chez les formes les plus anciennes de rongeurs hystricognathes du Fayoum. Il convient donc de supposer que la rétention de la quatrième prémolaire déciduale s'est produite indépendamment en Afrique et en Amérique du Sud. D'autres traits morphologiques doivent être considérés comme des caractères d'Hystricognathi : la fusion du marteau et de l'enclume dans l'oreille moyenne, la réduction de alisphénoïde, la réduction du lacrymal, la perforation de la fosse ptérygoïdienne dans l'orbite, la perte de l'artère carotide interne et une fusion proximale du tibia et de la fibula (Bryant & McKenna, 1995).

2. Origine des Hystricognathi et colonisation de l'Amérique du Sud

Des études morphologiques (Bugge, 1985 ; Luckett & Hartenberger, 1985 ; Woods & Hermanson, 1985) et moléculaires (Huchon & Douzery, 2001) soutiennent la monophylie du sous-ordre des Hystricognathi. Les rongeurs hystricognathes apparaissent dans les dépôts éocènes d'Afrique du Nord et deviennent majoritaires dans les faunes oligocènes du Fayoum (Egypte). Actuellement, les formes africaines de rongeurs hystricognathes sont

composées par les représentants des familles des Hystricidae (Porcs-épics de l'Ancien Monde), des Thryonomyidae (rats des cannes), des Petromuridae (rats des rochers) et des Bathyergidae (rat-taupes). Un genre de porcs-épics de l'Ancien Monde, *Hystrix*, est présent sur l'ensemble du continent africain, en Italie et en Asie jusqu'en Indonésie. De nombreux restes de rongeurs hystricognathes (y compris de la famille des Thryonomyidae) ont été retrouvés dans les dépôts tertiaires d'Asie du Sud-Est (Marivaux *et al.*, 2004). Les formes sud-américaines apparaissent à l'Eocène terminal (Wyss *et al.*, 1993). Ce sont les premiers rongeurs connus sur ce continent. Leur apparition représente clairement un cas de dispersion intercontinentale.

La monophylie des rongeurs caviomorphes a été fortement discutée. Par exemple, d'après une étude de caractères morphologiques, Landry (1957) regroupe les genres *Erethizon* (Porc-épic du Nouveau Monde) et *Hystrix* (Porc-épic de l'Ancien Monde). A leur tour, McKenna & Bell (1997) distinguent les Erethizontidae du parvordre (niveau taxinomique situé entre la superfamille et l'infraordre) des Caviida qui regroupe toutes les autres formes hystricognathes d'Amérique du Sud. La paraphylie des Caviomorphes impliquerait que ces rongeurs soient arrivés en Amérique du Sud suivant plusieurs vagues de migration. Une double invasion permettrait d'expliquer l'arrivée des Erethizontidae et des autres hystricognathes dans le Nouveau Monde. Toutefois, les études récentes de phylogénie moléculaire constituent un soutien solide à la monophylie de ce groupe (*e.g.* Adkins *et al.*, 2002 ; Huchon *et al.*, 2002 ; Mouchaty *et al.*, 2002). Les caviomorphes se sont diversifiés en Amérique de Sud en condition d'isolement pendant la plus grande partie de leur histoire, quelques genres ayant atteint l'Amérique du Nord à la fin du Tertiaire suite à l'émersion de l'isthme de Panama.

L'arrivée de ces rongeurs en Amérique du Sud demeure mystérieuse. En se basant sur la monophylie du groupe, plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer l'origine des caviomorphes. Lavocat (1969) introduisit l'idée que la distance séparant l'Afrique et l'Amérique du Sud était plus faible à l'Eocène qu'aujourd'hui, lui permettant d'envisager une traversée de l'océan Atlantique par l'intermédiaire de radeaux. Le même scénario peut également expliquer l'arrivée quasi simultanée des primates platyrrhiniens en Amérique du Sud (Lavocat, 1980). Wood (1975) considère en revanche que les hystricognathes de l'Ancien et du Nouveau Monde ont évolué indépendamment et suggère une origine des caviomorphes depuis une souche nord américaine de rongeurs franimorphes (*i.e.* Sciuravidae, Reithroparamyidae et Cylirodontidae *sensu* Wood, 1955). Toutefois, les caractères morphologiques de ces derniers, notamment la microstructure de l'email (Martin, 1994, 1999), tendent à invalider cette hypothèse. La théorie de Wood s'appuyait essentiellement sur la reconnaissance sur un fossile d'une morphologie pouvant être

considérée comme une hystricognathie naissante («*incipiently hystricognathy*», Wood, 1972 - Fig. 6.2) qui fut par la suite non attestée (Dawson, 1977 ; Korth, 1984).



Fig. 6.2 Vue ventrale de la mandibule droite d'un rongeur franimorphe du Texas. *Abréviations:* A, apophyse angulaire ; I, plan de l'alvéole de l'incisive. Modifié d'après Wood (1972).

En se basant sur les deux scénarios de Lavocat et de Wood et sur la reconnaissance de formes proches des hystricognathes en Asie du Sud-Est (*i.e.* les Baluchimyidae), Flynn *et al.* (1986) envisagent une troisième voie de dispersion depuis l'Asie vers le Nouveau Monde par le détroit de Béring, puis de l'Amérique du Nord vers l'Amérique du Sud via des îles (Fig. 6.3). La difficulté majeure de ce scénario vient de l'absence, dans les riches dépôts éocènes nord-américains, de restes fossiles de rongeurs hystricognathes. Huchon & Douzery (2001) ont invoqué une dispersion méridionale des caviomorphes depuis l'Asie jusqu'en Amérique du Nord via l'Australie et l'Antarctique (Fig. 6.3). Le registre fossile du Paléogène d'Asie soutient la composante phylogénétique de cette

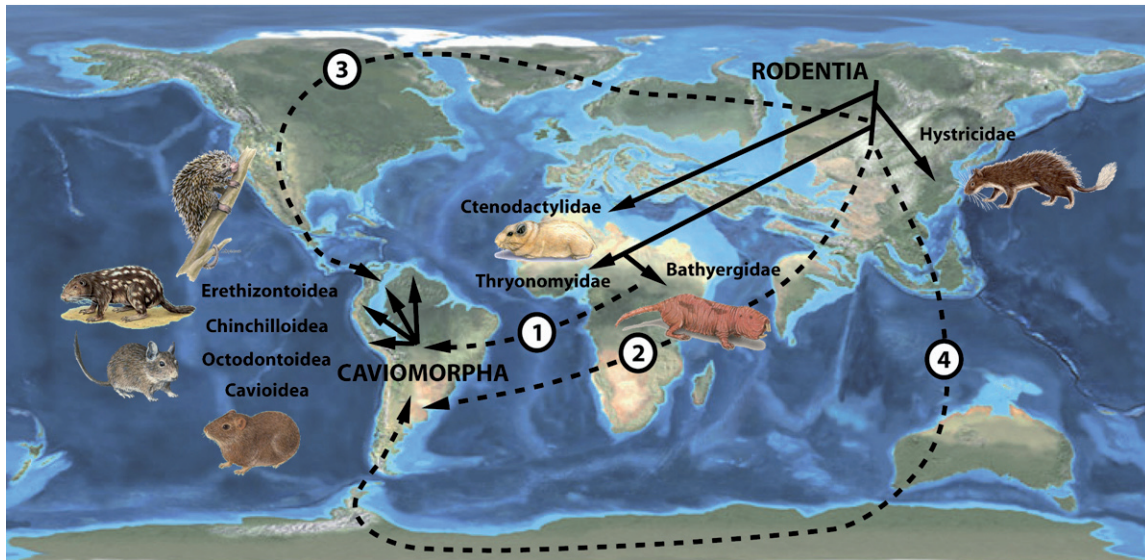


Fig. 6.3 Les quatre hypothèses de dispersion des rongeurs hystricognathes vers l'Amérique du Sud au cours de l'Eocène (55-34 Ma). **Route 1** : origine africaine des caviomorphes et traversée de l'océan Atlantique vers l'Amérique du Sud (Lavocat, 1969). **Route 2** : origine asiatique des caviomorphes et arrivée en Amérique du Sud via l'Afrique (Hussain *et al.*, 1978). **Route 3** : origine asiatique des caviomorphes et arrivée en Amérique du Sud via l'Amérique du Nord (Flynn *et al.*, 1986). **Route 4** : origine asiatique des caviomorphes et arrivée en Amérique du Sud via l'Australie et l'Antarctique (Huchon & Douzery, 2001; Marivaux *et al.*, 2002). Modifié d'après Huchon & Douzery (2001).

hypothèse (Marivaux *et al.*, 2002), avec la mise en évidence d'une relation étroite entre des rongeurs Ctenodactyloïdes d'Asie du Sud Est (*i.e.* Baluchimyidae) et les rongeurs hystricognathes d'Afrique et d'Amérique du Sud. Seuls l'apport de nouveaux fossiles et de nouvelles études de phylogénie moléculaire permettront une réévaluation de l'ensemble de ces scénarios.

3. Les Tsaganomyidae et le concept d'hystricognathiformes

3.1 Caractères généraux de la famille

Tsaganomys altaicus, retrouvé dans les dépôts oligocènes de la formation de Hsanda Gol (Mongolie), est le plus ancien rongeur hystricognathe connu par un crâne complet (Bryant & McKenna, 1995 ; Wang, 2001 - Fig. 6.4). Les Tsaganomyidae sont endémiques de l'Asie. Il s'agit de formes fouisseuses caractérisées par un crâne de type protrogomorphe (Fig. 6.4) et des dents jugales cylindriques à couronne haute

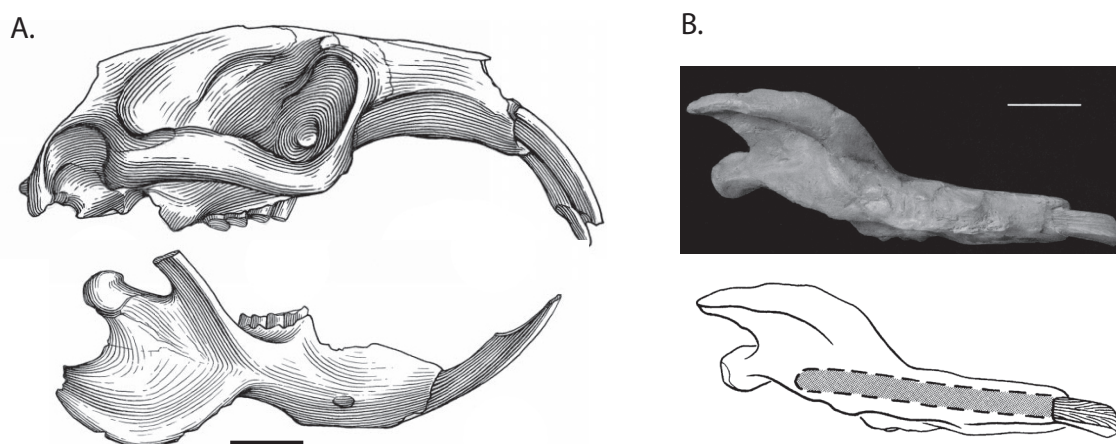


Fig. 6.4 A, Reconstitution du crâne de *Tsaganomys altaicus* (IVPP V 11390), modifié d'après Wang (2001). **B**, Vue ventrale de la mandibule de *Tsaganomys altaicus* (AMNH 19037) et représentation du plan de l'alvéole de l'incisive, modifié d'après Bryant & McKenna (1995). Echelle : 2 cm.

(hypsodontes). Malgré une mandibule incontestablement hystricognathe, *Tsaganomys* a conservé quelques caractères plésiomorphes qui le distinguent clairement des membres du sous ordre des Hystricognathi : la non fusion du marteau et de l'enclume, un large alisphénoïde et une fosse ptérygoïdienne non perforée (Bryant & McKenna, 1995). Sa morphologie dentaire diffère également de celle des Hystricognathi par l'absence de développement de l'hypocône et du mésolophule, et par une connexion entre le protocône et le métalophe (Marivaux *et al.*, 2002). D'autres caractères, cette fois dérivés,

rapprochent ce genre de l'ensemble des rongeurs hystricognathes : un émail de l'incisive de type multisérié, une réduction du lacrymal et une perte de l'artère carotide interne. Sur la base de ces observations morphologiques, Bryant & McKenna (1995) définissent les hystricognathiformes (Fig. 6.5), un clade qui regroupe *Tsaganomys*, les représentants du sous ordre des Hystricognathi et tous les rongeurs montrant plus d'affinités avec ces derniers qu'avec les Ctenodactylidae. Ces auteurs ont noté qu'à ces formes pourraient être probablement adjointes des formes plus proches de *Tsaganomys* et des Hystricognathi que des autres groupes actuels de rongeurs, comme par exemple la famille éteinte des Chapattimyidae. Une analyse cladistique précise et effectuée sur divers groupes fossiles a confirmé ces prédictions (Marivaux *et al.*, 2002). Dans ce cadre conceptuel, et compte tenu du caractère mosaïque de l'évolution, *Tsaganomys* qui représenterait le plus proche parent des rongeurs hystricognathes actuels offre l'opportunité de revenir sur l'évolution de l'hystricognathie dans un cadre systématique et phylogénétique solide et enrichi en taxons.

3.2 Groupe frère des hystricognatiformes

La position phylogénétique des Tsaganomyidae a fait l'objet de plusieurs hypothèses. La première les rapproche des Bathyergidae au sein des Hystricognathi (Matthew & Granger, 1923 ; Landry, 1957). La seconde hypothèse, souvent reprise, prévoit que les Tsaganomyidae sont des Cylindrodontidae (Burke, 1936). En considérant les arguments à l'appui de ces deux hypothèses, Patterson & Wood (1982) envisagent que Tsaganomyidae et Bathyergidae dérivent d'un groupe de Cylindrodontidae (en particulier le genre *Ardynomys*) et partagent un ancêtre commun avec les autres rongeurs hystricognathes au sein des Franimorpha (Sciuravidae, Reithroparamyidae et Cylindrodontidae de l'Eocène Wood, 1955). Aucun caractère dérivé crânien ou dentaire ne permet de confirmer un tel rapprochement des hystricognathiformes avec les rongeurs franimorphes (Meng, 1990 ; Marivaux *et al.*, 2002). Il en est de même pour les Paramyidae (Wood, 1968) ou pour les rongeurs théridomorphes (Lavocat, 1969 ; 1980) qui partagent quelques caractères dérivés avec les Hystricognathi sur les molaires supérieures, mais il semble que ces caractères aient été acquis indépendamment (Marivaux *et al.*, 2001). Selon Wang (2001), “*obviously the laterally flared angular process in Tsaganomyidae is due to the strongly laterally convex zygoma forced by the strong temporal muscle [...] the origin of the hystricognathous mandible of the Tsaganomyidae is independent from typical hystricognathous mandible of Hystricognathi*”. Elle définit alors le “*tsaganomyid-type hystricognathous mandible*” et considère la famille comme un *Rodentia incertae sedis*.

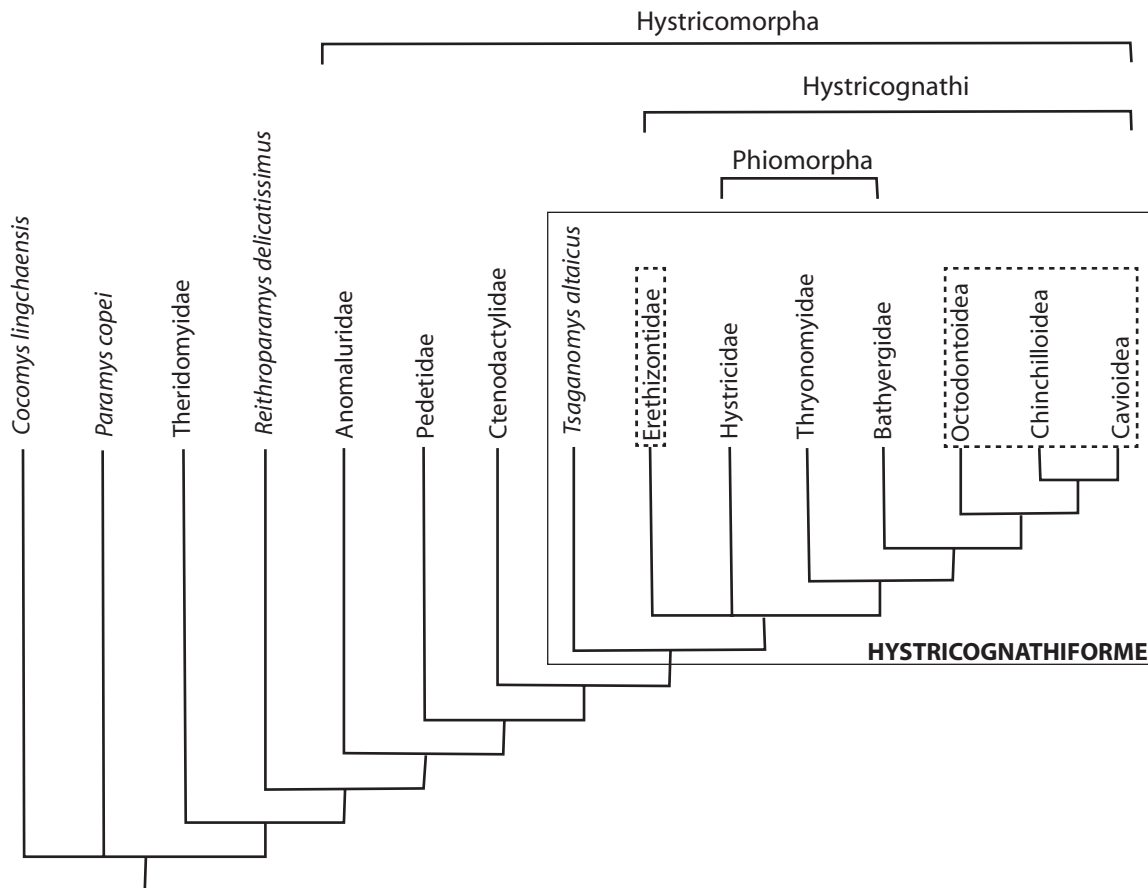


Fig. 6.5 Le concept d'hystricognathiformes. Phylogénie obtenue à partir de l'étude des caractères dentaires et crâniens (arbre de consensus strict). Modifié d'après Bryant & McKenna (1995).

Il apparaît pourtant légitime d'envisager une relation phylogénétique entre les hystricognathiformes et un groupe appelé cténodactyloïdes regroupant les Ctenodactylidae, les Chapattimyidae, les Yuomyidae et les Cocomyidae (*sensu* Dawson *et al.*, 1984). Si la monophylie de ces derniers demeure discutable (Bryant & McKenna, 1995 ; Marivaux *et al.*, 2001), une relation claire semble ressortir de l'analyse des caractères dentaires entre les hystricognathes primitifs et les cténodactyloïdes. Pour autant, le clade des hystricognathiformes ne représente pas le groupe frère des cténodactyloïdes en tant que tel, mais bien un groupe qui s'enracine à l'intérieur de la radiation des cténodactyloïdes et qui, plus précisément, est proche des Chapattimyidae et des Diatomyidae (Marivaux *et al.*, 2001). Il est généralement accepté que la famille des Ctenodactylidae représentent le seul groupe survivant de la radiation paléogène des cténodactyloïdes. En réalité, il en est de même pour les Hystricognathi et désormais de nombreuses études soutiennent cette position : les Ctenodactylidae représente le groupe frère des Hystricognathi (Bugge, 1985 ; George, 1985 ; Lockett, 1985 ; Bryant & McKenna, 1995 ; Huchon *et al.*, 2000).

3. Conclusion

La classification proposée par Tullberg s'impose comme la division taxinomique la plus valide au sein de l'ordre des rongeurs, définie sur la base de synapomorphies aisément identifiables. Pourtant, en définissant le concept d'hystricognathiformes, Bryant & McKenna (1995) laissent entrevoir plusieurs limites dans la définition du sous-ordre des Hystricognathi. De même, la dénomination hystricognathe appliquée à la mandibule de *Tsaganomys* (Wang, 2001) remet en cause l'apparition unique de ce caractère.

Dans le chapitre suivant, nous tenterons de vérifier dans quelle mesure le caractère "hystricognathie" est uniforme ou variable au sein de l'ensemble des formes actuelles de rongeurs hystricognathes. Dans l'hypothèse où il serait variable, nous tenterons de caractériser les facteurs qui sont associés aux patrons de variation morphologique de la mandibule, ce qui conduira à une discussion sur la mise en place de ce caractère.

Chapitre 7

Hystricognathie : entre 0 et 1

L'origine et la dispersion des rongeurs hystricognathes est une des plus grandes énigmes de l'histoire évolutive des Rodentia (voir Partie III, Chap. 6, § *Origine et colonisation de l'Amérique du Sud*). Nous l'avons vu, cette origine a été et est toujours très discutée à l'heure actuelle, notamment en raison de la difficulté d'assigner une morphologie mandibulaire à l'un ou l'autre des deux types reconnus chez les rongeurs : le type hystricognathe et le type sciurognathe. Ce chapitre vise à lever cette ambiguïté. Dans un souci de clarification, il nous est apparu intéressant de quantifier, à l'aide de méthodes de morphométrie géométrique, l'étendue de la variation morphologique mandibulaire au sein du sous-ordre des Hystricognathi.

1. Diversité morphologique de l'appareil masticateur des rongeurs hystricognathes

1.1 Hystricognathie, une définition ambiguë ?

L'attribution d'une mandibule à l'un des deux types mandibulaires apparaît parfois problématique, notamment dans le registre fossile. Le positionnement phylogénétique de la famille des Ctenodactylidae, actuellement reconnue comme le groupe frère des Hystricognathi, constitue un cas exemplaire depuis près d'un siècle et demi. Dans la planche 38 du *Physical Atlas of Natural Phenomena*, Waterhouse (1839) a placé cette famille au sein des "*Muridae*" (=Myomorpha), sans pour autant décider d'une quelconque relation avec un autre groupe de rongeurs myomorphes. En 1848, Gervais dépasse ce point de vue en rapprochant cette famille des gerboises dans un groupe qu'il nomme "*Dipodes*" au sein des Myomorpha. A l'inverse, Brandt (1855) considère les Ctenodactylidae comme des Hystricomorpha et les rapproche des "*Octodontes*". Ainsi, il n'est pas étonnant de pouvoir lire la légende suivante sur la planche 17 de d'Orbigny (1834 - Fig 7.1) : *Ctenodactylus brasiliensis* pour dénommer une espèce reconnue peu de temps auparavant comme le type du genre *Ctenomys* (De Blainville, 1826). Poursuivant ce raisonnement, Alston (1876)



Fig. 7.1 Planche 17 (d'Orbigny, 1826) qui illustre la position problématique du genre *Ctenodactylus* au sein de l'ordre des Rodentia. Le rongeur représenté ici correspond en réalité au genre *Ctenomys*.

créa la sous famille des Ctenodactylinae qu'il place au sein de la famille des Octodontidae, un point de vue qui sera ensuite repris par Thomas (1896).

A son tour, Tullberg (1899) aborde ce problème et place la famille des Ctenodactylidae au sein du sous-ordre des Sciurognathi, reconnaissant la morphologie mandibulaire de cette famille comme sciurognathe. Mais il relève aussi quelques similitudes entre cette mandibule et celle de certains Hystricognathi pour finalement considérer les membres de la famille comme des représentants basaux du sous-ordre des Myomorpha. Par la suite, Miller & Gidley (1918) et Weber (1928) incluent tour à tour les Ctenodactylidae au sein des Dipodoidea et des Hystricoidea (*i.e.* Hystricomorpha). Ellerman (1940) créa une nouvelle superfamille (Ctenodactyloidea) au sein des Myomorpha en lui accordant toutefois de nombreuses similitudes avec la super-famille des Cavoidea. Pour finir, Simpson (1945) en fait des Rodentia *incertae sedis* (voir Partie I, Chap. 1, § 2.1 *Des classifications morphologiques*). Il fallut attendre la fin du XXème siècle pour ancrer la famille au sein des Sciurognathi (taxon devenu paraphylétique) en tant que groupe frère des Hystricognathi (*e.g.* Luckett & Hartenberger, 1985 ; Huchon *et al.*, 2000). A lui seul, cet exemple illustre à merveille la difficulté rencontrée lors de l'assignation d'une morphologie mandibulaire à l'un des deux morphotypes, hystricognathe ou sciurognathe.

1.2 Cadre de l'étude

Matériel - Le jeu de données consiste en 196 crânes et en 174 mandibules, représentant 43 genres répartis en 16 familles (Thorington & Hoffmann, 2005 - Fig. 7.2) : Abrocomiidae, Capromyidae, Cuniculidae, Caviidae, Chinchillidae, Ctenodactylidae, Ctenomyidae, Dasyproctidae, Diatomyidae, Dinomyidae, Echimyidae, Erethizontidae, Hystricidae, Octodontidae, Petromuridae et Thryonomyidae. Les individus complets associant crâne et mandibule ont été privilégiés. La liste complète des taxons étudiés est présentée en Annexe 1.

Méthodes - La méthode des points homologues utilisée dans ce chapitre est présentée dans la première partie, Chap. 2, section 2.3. Une Analyse en Composantes Principales (ACP) a permis de quantifier la variabilité morphologique du crâne et de la mandibule séparément. Des analyses discriminantes et des Analyses Multivariées de Variance (MANOVA) ont été conduites pour évaluer une éventuelle différenciation de la morphologie crânienne ou mandibulaire en fonction de différents facteurs. Les facteurs considérés ici sont la phylogénie (appartenance à une famille), le régime alimentaire, le type d'environnement et la période d'activité (diurnes vs nocturnes). Pour chaque espèce,

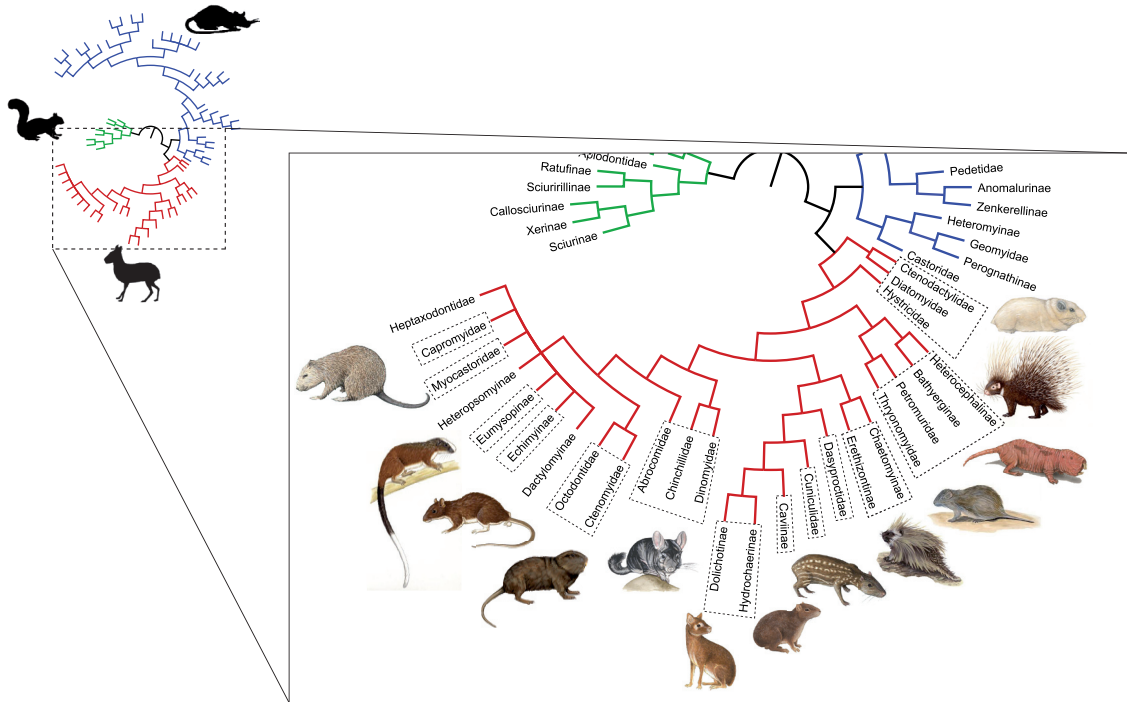


Fig. 7.2 Sous-familles considérées dans la présente étude encadrées en pointillés ; super-arbre des rongeurs obtenu par une approche de supermatrices. En bleu, clade apparenté aux souris (“Mouse related clade”) ; en vert, clade apparenté aux écureuils (“Siurid related clade”) ; en rouge, Ctenohystrica.

ces différents facteurs sont issus de la littérature (*e.g.* Nowak, 1999 ; Townsend & Croft, 2008). Les catégories trophiques correspondent aux catégories récemment établies sur la base d’une analyse de patrons micro-abrasifs (Townsend & Croft, 2008). Cinq catégories se distinguent : les omnivores à dominante végétale, les consommateurs de feuilles et de fruits, les consommateurs de fruits et de graines, les consommateurs de graminées et de feuilles et les consommateurs de rhizomes. Les types d’habitat se répartissent entre les milieux ouverts et fermés, les formes fouisseuses extrêmes et pour finir les formes ubiquistes.

1.3 Description de la variabilité morphologique

Mandibules – La première composante principale compte pour 27,5 % de la variance totale et permet de mettre en évidence une nette différenciation des superfamilles des Caviioidea et des Octodontoidea (Fig. 7.3 A). PC1 est fortement corrélée avec le logarithme de la taille centroïde ($r^2=0,44$ et $p<0,001$). Deux morphotypes extrêmes se distinguent. Le premier, le morphotype octodontoïde est caractérisé par un diastème court, une faible distance incisive-condyle, un condyle mandibulaire bien individualisé haut et arrondi, une apophyse angulaire courte et fortement déjetée latéralement par rapport au plan

de l'alvéole de l'incisive, et les deux mandibules associées montrent des rangées dentaires parallèles. Le deuxième, le morphotype cavioïde (*Dasyproctidae* exclus) est proche de celui des *Ctenodactylidae* et se caractérise par un long diastème, une longue distance incisive-condyle, un condyle mandibulaire faiblement individualisé bas et large, une apophyse angulaire allongée distalement et faiblement déjetée latéralement par rapport au plan de l'alvéole de l'incisive, et les deux hémi-mandibules associées montrent des rangées dentaires convergentes. La morphologie mandibulaire des membres de la superfamille des *Chinchilloidea* et les *Phiomorphes sensu lato* (*i.e.* *Hystricidae* + [*Thryonomyidae*+*Petromuridae*]) s'intercale entre ces deux morphotypes extrêmes. La deuxième composante principale compte pour 14,6% de la variance totale et différencie principalement les *Ctenodactylidae* des autres familles, autrement dit les formes sciurognathes des formes hystricognathes. Les *Diatomyidae* se distinguent des *Ctenodactylidae* sur cet axe qui sépare d'un côté des mandibules étroites avec une branche haute, une apophyse angulaire courte déjetée latéralement par rapport au plan de l'alvéole de l'incisive, à faible convergence des rangées dentaires, et de l'autre, des mandibules très écartées caractérisées par une branche montante basse, une apophyse angulaire allongée vers l'arrière, située dans le plan de l'alvéole de l'incisive, et à forte convergence des rangées dentaires. La troisième composante (11,3 % de la variance totale) sépare essentiellement les formes fouisseuses (*e.g.* *Ctenomyidae*) qui présentent des mandibules robustes et fortement hystricognathes.

Crânes – Les deux premières composantes principales comptent respectivement pour 22,1 % et 14,8 % de la variance totale (Fig. 7.3 B). Le PC1 sépare, d'un côté, les crânes étirés dorso-ventralement, caractérisés par une boîte crânienne étroite, un faible développement du basicrâne, des ailes ptérygoïdiennes réduites, une fosse glénoïde allongée, des orbites déplacées postérieurement, un large rostre, et de l'autre, des crânes présentant une boîte crânienne plus large, un élargissement du basicrâne, des ailes ptérygoïdiennes allongées, une fosse glénoïde courte, des orbites déplacées antérieurement et un rostre plus gracile. Cet axe sépare nettement les superfamilles des *Cavioidea* et des *Octodontoidea*. Les *Phiomorphes sensu lato* se répartissent sur l'ensemble de l'espace morphologique. La première composante principale est fortement corrélée à la taille (*i.e.* log centroïde avec $r^2=0,74$ et $p<0,001$). Les *Ctenodactylidae* se différencient nettement des formes hystricognathes sur la deuxième composante principale. Sur le PC2 on observe, d'un côté, des crânes qui présentent un basicrâne et une boîte crânienne étirée médio-latéralement, de larges arcades zygomatiques, des orbites déjetées vers l'arrière et des rangées dentaires convergentes, et de l'autre, des crânes caractérisés par un basicrâne et une boîte crânienne étroite, des arcades zygomatiques étroites, des orbites plus mésiales et

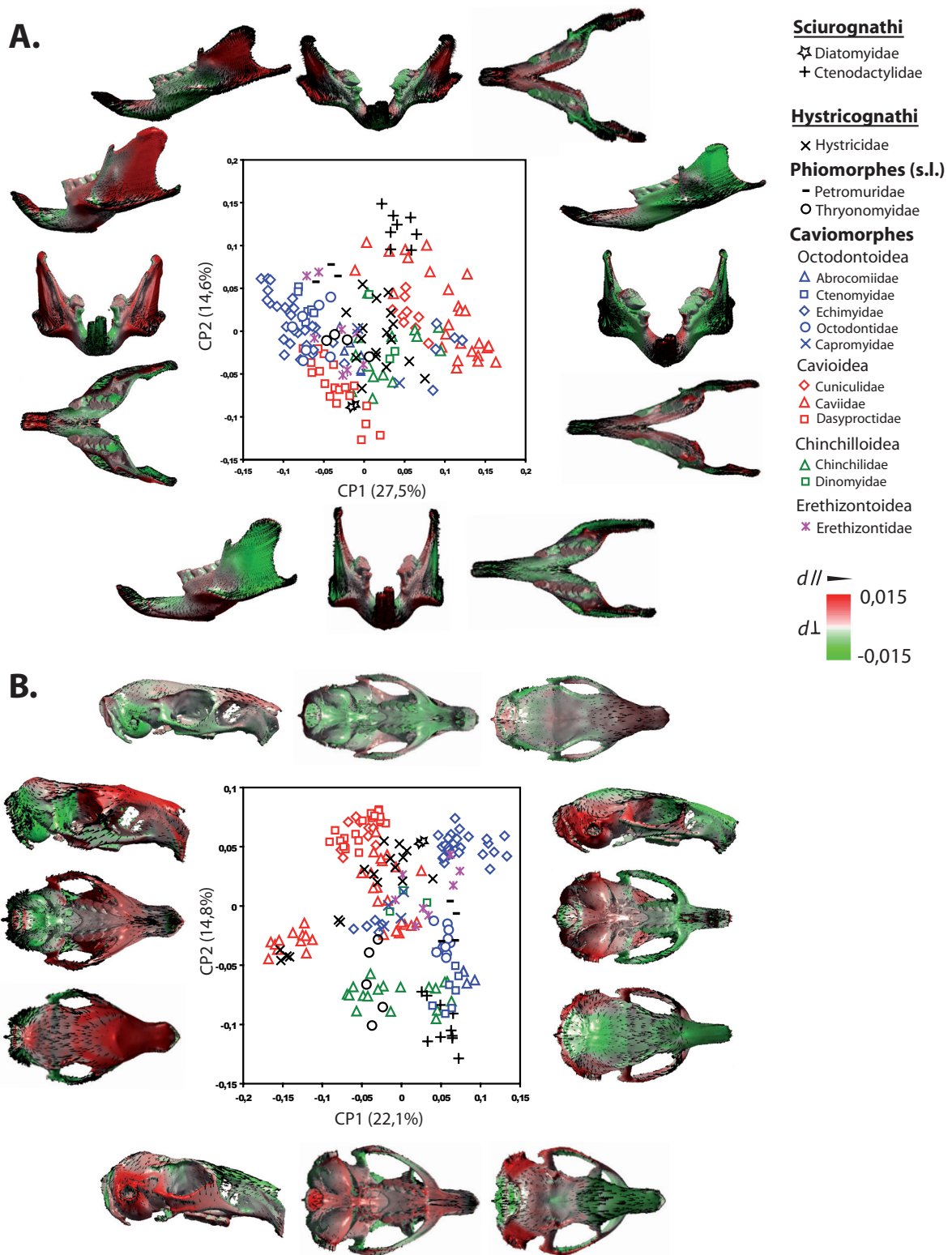


Fig. 7.3 Projection des mandibules (A) et des crânes (B) sur les deux premiers axes d'une analyse en composantes principales, et patrons morphologiques associés. Les couleurs et les flèches indiquent l'amplitude et la direction du changement morphologique par rapport à une forme de référence ($d//$, changements parallèles à la surface ; $d\perp$, changements perpendiculaires à la surface, le rouge et le vert codent des directions sortantes et rentrantes).

des rangées dentaires parallèles. Les Diatomyidae n'apparaissent pas distincts des formes hystricognathes dans l'espace morphologique. La troisième composante principale, qui compte pour 12,3 % de la variance totale, isole nettement les représentants de la famille des Erethizontidae qui se caractérisent par un crâne court et robuste, aux orbites déplacées antérieurement.

1.4 Contraintes phylogénétiques et diversité morphologique

Les familles occupent des sous-espaces distincts aussi bien dans l'espace morphologique du crâne que dans celui de la mandibule, ce qui suggère l'existence de contraintes phylogénétiques. La conservation de structures héritées, non détectées par cette analyse, en constitue également une preuve. C'est le cas pour la crête massétérique supérieure retrouvée chez les Cavioidea (*Dasyproctidae* exclus). Une MANOVA réalisée sur les scores des premiers axes de l'ACP (soit plus 95 % de la variance totale) a permis de mettre en évidence une différenciation morphologique significative de la mandibule et du crâne en fonction de la phylogénie (mandibule : $F=3.71$, $p<0.001$, $dl=11$; crâne : $F=9.39$, $p<0.001$, $dl=11$). Les différentes superfamilles sont également bien individualisées dans l'espace morphologique du crâne, en particulier les Octodontoidea et les Cavioidea. Ce résultat confirme les observations de Vassalo & Verzi (2001) qui considéraient les deux morphotypes octodontoïde et cavioïde comme des morphotypes extrêmes au sein de l'éventail des morphologies des rongeurs hystricognathes. Les différences essentielles portent sur la place de l'orbite, la taille du basicrâne, la convergence antérieure et la longueur des rangées dentaires, la hauteur du condyle mandibulaire, le développement et l'orientation de l'apophyse angulaire. La faible individualisation des superfamilles dans l'espace morphologique de la mandibule pourrait s'expliquer par la nature des points homologues repérés sur la mandibule (peu de points de type I) ou par la plus grande simplicité structurale de la mandibule comparée à la complexité de la morphologie crânienne. Il ressort de cette analyse qu'il existe une réelle variation morphologique mandibulaire au sein du sous-ordre des Hystricognathi, et celle-ci est forte. Deux nombreux intermédiaires existent entre les deux morphotypes extrêmes octodontoïde et cavioïde. La morphologie mandibulaire cavioïde se rapproche d'ailleurs plus de celle de formes sciurognathes (*Ctenodactylidae*) que des autres représentants du sous-ordre des Hystricognathi. Chez les Cavioidea, la position très distale de l'apophyse angulaire s'accompagne d'une atténuation de sa latéralisation, ce qui revient à un retour vers la condition sciurognathe. Des changements similaires sont observables dans d'autres familles, chez les Chinchillidae par exemple.

2. Détermination des patrons de variation morphologique

2.1. Patrons de variation allométrique

Une régression multivariée montre que la forme est fortement corrélée à la taille (mandibule : $F=16,5$, $p<0.001$, $dl=105$; crâne : $F=66,7$, $p<0.001$, $dl=95$ - Fig. 7.4 A et B), il en résulte que l'allométrie joue un rôle important dans la différenciation morphologique de la mandibule et du crâne chez les rongeurs hystricognathes. Les mandibules les plus grandes (Fig. 7.4 A) se caractérisent par une symphyse plus gracile et étirée mésio-distalement, un condyle bas, une apophyse angulaire étirée postérieurement peu déjetée latéralement par rapport au plan de l'alvéole de l'incisive et des rangées dentaires convergentes et allongées. A l'inverse, les mandibules les plus petites sont plus courtes et possèdent une branche horizontale plus haute avec une symphyse forte, un condyle haut, une apophyse angulaire plus courte, fortement déjetée latéralement, et des rangées dentaires parallèles et courtes. La mandibule se caractérise donc par une allométrie positive sur la longueur de la symphyse et de l'apophyse angulaire et une allométrie négative sur la hauteur de la branche montante et du condyle. Les formes de grande taille présentent un crâne haut et étroit avec un neurocrâne court, un basicrâne réduit, des yeux déplacés distalement, un rostre allongé et des rangées dentaires convergentes (Fig. 7.4 B). Les plus petits crânes apparaissent plus larges et sont caractérisés par un neurocrâne plus allongé, un basicrâne plus développé, des orbites portées mésialement, un rostre court et des rangées dentaires courtes et parallèles. En d'autres termes, il existe une allométrie positive sur la longueur du rostre, les rangées dentaires et la hauteur du crâne ; le neurocrâne, le basicrâne changeant selon une allométrie négative. Après avoir identifié ces différents patrons de variation allométrique, il apparaît indispensable de les comparer aux patrons de variation morphologique liés à d'autres facteurs tels que le régime alimentaire, l'environnement ou la période d'activité.

2.2. Morphologie et régimes alimentaires

Le premier axe canonique (CV1 - Fig 7.5 A) discrimine, d'un côté, des mandibules robustes qui présentent une symphyse forte, des rangées dentaires parallèles et courtes, une apophyse angulaire peu développée et un condyle déjeté postérieurement, et de l'autre, des mandibules caractérisées par une symphyse plus gracile, des rangées dentaires convergentes et allongées, une apophyse angulaire développée et un condyle déjeté mésialement. CV2 concerne essentiellement le développement de l'apophyse angulaire

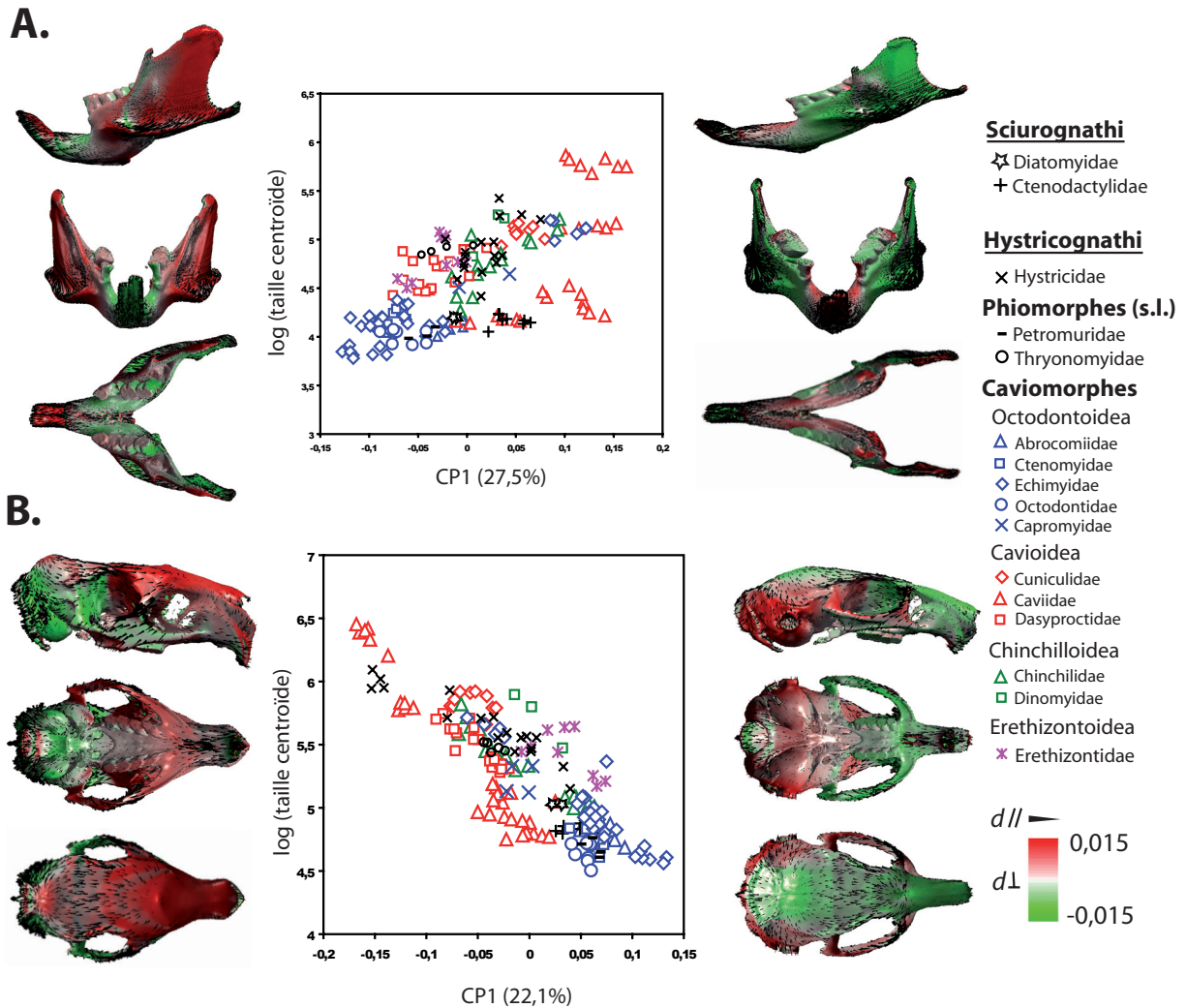


Fig. 7.4 Patrons allométriques de la mandibule (A) et du crâne (B) des Ctenohystrica. A noter, la mandibule des Caviidae s'écarte de la tendance allométrique générale. Légende identique à la Fig. 7.3.

et du condyle ; les valeurs négatives se caractérisant par une apophyse angulaire étirée postérieurement et un condyle bas, les valeurs positives par une apophyse angulaire courte et un condyle haut et arrondi.

Sur le premier axe canonique (CV1 - Fig 7.5 B), des crânes larges avec un basicrâne développé, des orbites déplacées postérieurement et des rangées dentaires convergentes et allongées sont opposés à des crânes plus étroits présentant un basicrâne réduit, des orbites en position centrale et des rangées dentaires parallèles et courtes. Le deuxième axe discriminant sépare des crânes hauts et très robustes au basicrâne et au neurocrâne réduits, aux orbites larges déjetées distalement, des crânes très graciles aux orbites déplacées mésialement au basicrâne et au neurocrâne développés.

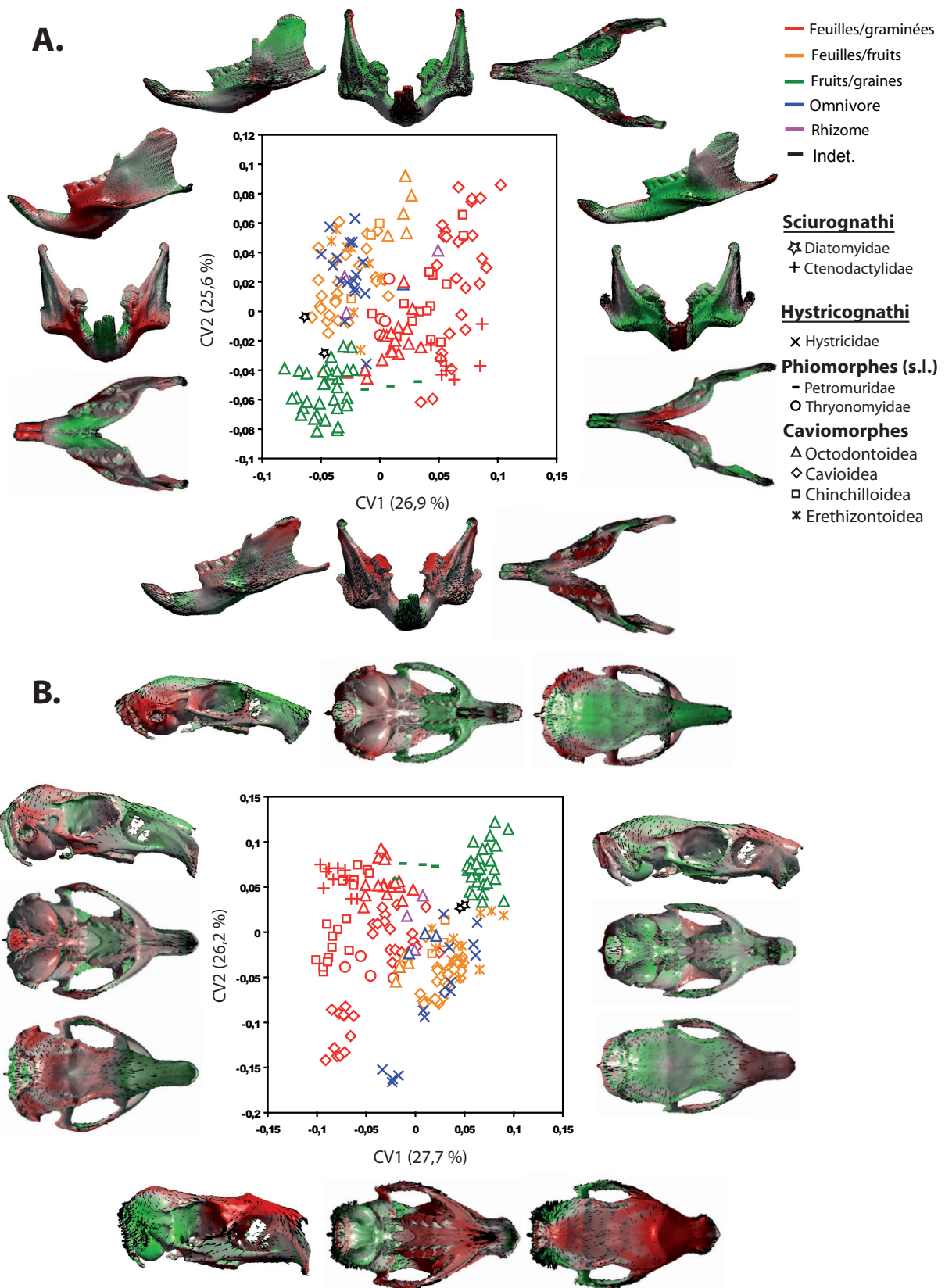


Fig. 7.5 Analyse discriminante de la mandibule (A) et du crâne (B) en fonction du régime alimentaire, et patrons morphologiques associés. Légende identique à la Fig. 7.3.

Une MANOVA révèle une différenciation morphologique significative de la mandibule et du crâne en fonction du régime alimentaire (mandibule : $F=3.09$, $p<0.001$, $dl=5$; crâne : $F=4.96$, $p<0.001$, $dl=5$). Les premiers axes canoniques (CV1 Fig. 7.5 A et B) séparent essentiellement les rongeurs graminivores. Ils se distinguent par une position reculée des orbites, un développement du basicrâne, des rangées dentaires allongées et convergentes. Les rongeurs consommateurs de rhizomes n'apparaissent pas distincts des formes végétariennes non graminivores. Le deuxième axe isole les formes principalement frugivores (CV2 - Fig. A et B). Les espèces graminivores ou se nourrissant de plantes fibreuses peu nutritives, doivent consommer et broyer une grande quantité de nourriture, ce qui pourrait être mis en relation avec l'allongement de la rangée dentaire et la multiplication de crêtes d'émail sur les dents jugales (Schmidt-Kittler, 2006). Ces changements s'accompagnent le plus souvent par la mise en place de mouvements masticateurs propalinaux parallèlement à une hypsodontie des dents jugales (Vianey-Liaud & Schmidt-Kittler, 1987 ; Vianey-Liaud & Michaux, 2003 ; Schmidt-Kittler, 2006).

2.3. Morphologie et habitat

Le premier axe canonique (CV1– Fig. 7.6 A) sépare, d'un côté, des mandibules caractérisées par une branche horizontale haute, une branche montante massive, un large condyle et une apophyse angulaire réduite, et de l'autre, des mandibules qui présentent une branche horizontale basse, une branche montante gracile, un condyle étroit et une apophyse angulaire étirée postérieurement. CV2 discrimine des mandibules aux apophyses angulaire et coronoïde réduites et aux rangées dentaires écartées, de mandibules dont les apophyses coronoïdes sont développées, les rangées dentaires resserrées et les apophyses angulaires allongées et fortement écartées.

Sur le premier axe canonique (CV1 - Fig. 7.6 B) des crânes larges au basicrâne développé, des orbites orientées dorso-distalement et des rangées dentaires convergentes et allongées s'opposent à des crânes au basicrâne réduit et aux rangées dentaires parallèles et courtes. Le deuxième axe différencie des crânes très massifs caractérisés par un bombement du toit crânien, un neurocrâne court et des orbites très distales.

Les morphologies mandibulaires et crâniennes sont significativement distinctes (mandibule : $F=1.51$, $p<0.001$, $dl=3$; crâne : $F=2.06$, $p<0.001$, $dl=3$) en fonction des différents types d'environnement. Les premiers axes canoniques (CV1 Fig. A et B) permettent en particulier de distinguer les rongeurs vivant dans des milieux ouverts ou fermés. Ils rendent compte de différences morphologiques en rapport avec l'apophyse angulaire, la position du condyle, la convergences des rangées dentaires, le développement

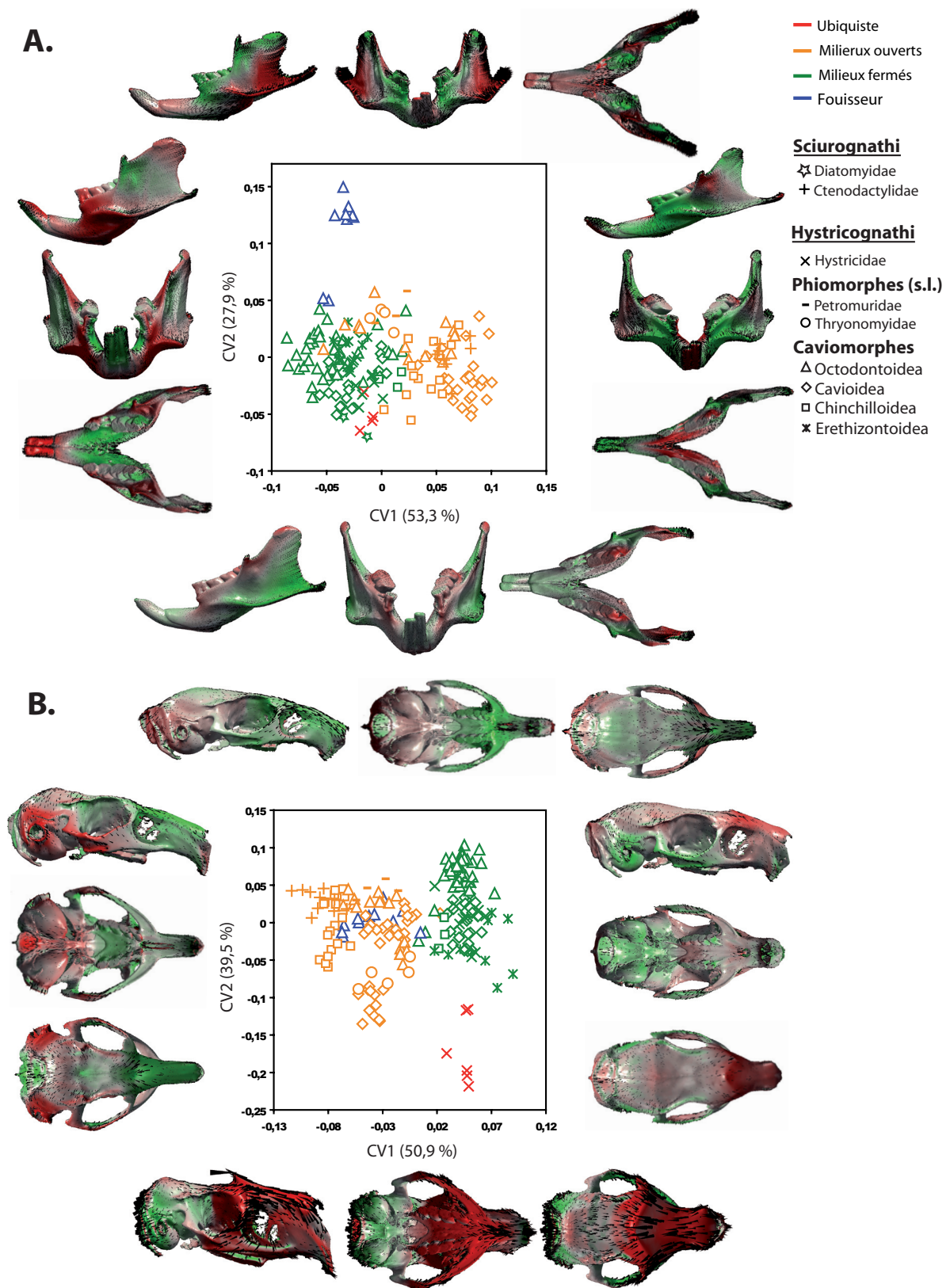


Fig. 7.6 Analyse discriminante de la mandibule (A) et du crâne (B) en fonction du type d'habitat, et patrons morphologiques associés. Légende identique à la Fig. 7.3.

du basicrâne et la position des yeux. Les caractéristiques des formes de milieux ouverts, notamment pour le basicrâne avec des bulles auditives hypertrophiées, sont celles que l'on retrouve chez les rongeurs actuels de milieu désertique (Petter *et al.*, 1984). D'autres traits squelettiques y sont associés (e.g. membres antérieurs raccourcis, postérieurs allongés et tridactyles). Le deuxième axe isole nettement la morphologie mandibulaires des rongeurs fouisseurs (Fig. 7.6 A). Les caractéristiques retrouvées chez *Ctenomys* pourraient être mises en relation avec leur spécialisation écologique puisqu'elles sont liées au développement de forces intenses qui agissent sur l'incisive. Ces caractéristiques sont associées à un raccourcissement de la distance incisive-condyle et donc du bras levier sur lequel agissent les muscles masséter et ptérygoïde, ce qui assure une maximisation des forces s'exerçant au niveau des incisives (Lessa, 1990 ; Vassalo, 2000). Dans l'espace morphologique du crâne, CV2 isole les rongeurs ubiquistes (*i.e.* Hystricidae) caractérisés par un crâne robuste et un bombement dorsal. Cette singularité morphologique est certainement à mettre en relation avec la stratégie de défense adoptée par ce groupe (piquants).

2.4. Morphologie et période d'activité

Sur le premier axe canonique (CV1 - Fig. 7.7 A), les valeurs négatives se rapportent aux mandibules robustes avec une apophyse angulaire courte, une branche montante large, un condyle haut, des rangées dentaires parallèles et courtes et une symphyse forte. Les valeurs positives sont associées à des mandibules longues, une apophyse angulaire allongée distalement, un condyle bas et des rangées dentaires convergentes et allongées. CV2 discrimine principalement l'orientation et la hauteur du condyle mandibulaire.

Le premier axe canonique (CV1 - Fig. 7.7 B) discrimine les crânes avec un arrière crâne court, des orbites dirigées vers l'arrière, des arcades zygomatiques larges et des rangées dentaires longues et convergentes. Sur le deuxième axe canonique, des crânes graciles aux orbites déplacées vers le sommet du crâne et aux bulles auditives hypertrophiées s'opposent à des crânes étirés dorso-ventralement et étroits aux bulles auditives réduites.

Les morphologies mandibulaires et crâniennes des formes nocturnes et diurnes sont significativement différentes (mandibule : $F=2.40$, $p<0.001$, $dl=3$; crâne : $F=6.24$, $p<0.001$, $dl=3$). Les changements morphologiques associés affectent notamment la position de l'orbite, les rongeurs diurnes se caractérisant par des orbites déplacées postérieurement et vers le sommet du crâne, et par des mandibules basses. Du point de vue de la morphologie mandibulaire et crânienne, les formes crépusculaires occupent un

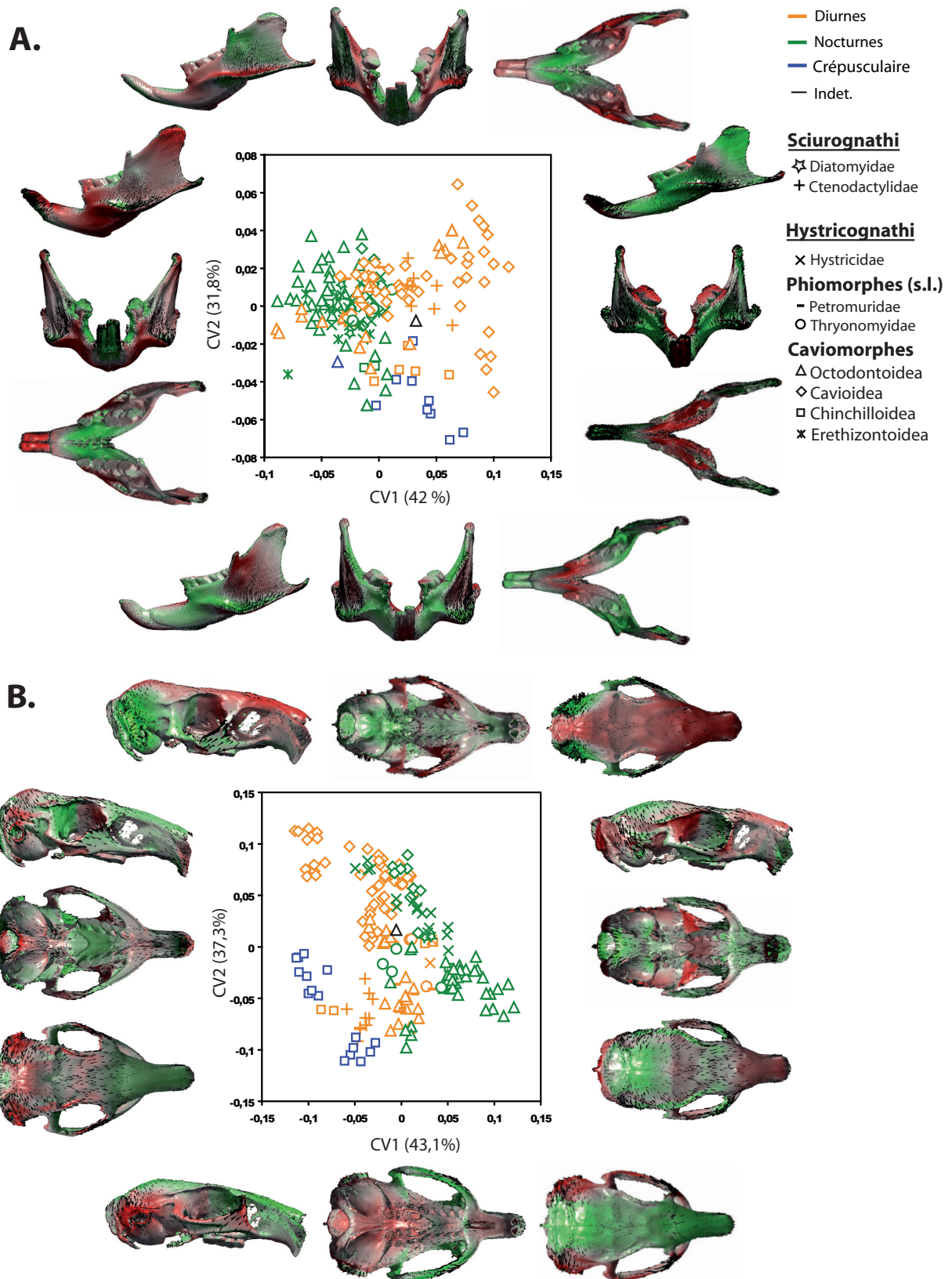


Fig. 7.7 Analyse discriminante de la mandibule (A) et du crâne (B) en fonction de la période d'activité, et patrons morphologiques associés. Légende identique à la Fig. 7.3.

sous-espace morphologique voisin des rongeurs diurnes.

2.5. Similitudes des changements morphologiques

Les résultats précédents montrent qu'il existe une différenciation morphologique de la mandibule et du crâne en fonction du régime alimentaire, du type d'habitat, de la période d'activité et de la taille des individus. Toutefois, tous ces facteurs agissent sur les mêmes composantes de la variation et les patrons morphologiques qui en résultent présentent de nombreuses similitudes, c'est notamment le cas pour les formes de milieux ouverts comparées aux formes diurnes. Les patterns retrouvés chez ces formes concernent majoritairement la superfamille des Caviioidea, *i.e.* des formes de grande taille. Compte tenu du type de végétation retrouvé dans ces milieux ouverts, il semble relativement logique que les caractères crâniens et dentaires (allongement des rangées dentaires et hypsodontie) des rongeurs de ces milieux se rapprochent de ceux précédemment définis chez les rongeurs à tendance graminivore (Schmidt-Kittler, 2006). A l'inverse, les rongeurs de milieux forestiers (milieux fermés), semblent partager de nombreux points communs avec les formes nocturnes. Là encore, il apparaît logique que leur morphologie se rapproche de celle de rongeurs omnivores à dominante végétale ou des consommateurs de feuilles, de fruits et de graines.

3. Origine de l'hystricognathie

Plusieurs études (Woods & Howland, 1979 ; Woods & McKeen, 1989 ; Vassalo & Verzi, 2001) ont montré que des différences de direction de mastication s'accompagnent de modifications anatomiques profondes de l'appareil masticateur. Une analyse de ces directions masticatrices (Vassalo & Verzi, 2001) a montré que le morphotype caviioïde est associée à une direction de mastication modérément oblique à propalinale alors que le morphotype octodontoïde est associé à une mastication oblique à fortement oblique. La figure 7.8 compare les modes de mastication des deux morphotypes extrêmes qui divergent radicalement par rapport aux lignes d'action de deux principaux muscles adducteurs de la mandibule, le muscle masséter superficiel et le muscle ptérygoïde interne (Woods, 1972 ; Vassalo & Verzi, 2001). Chez les Caviioidea, ces muscles s'orientent mésio-distalement en association avec le développement d'une forte crête massétérique supérieure. Chez les Octodontoidea ces muscles s'orientent de manière plus latéro-médiale en association avec une forte latéralisation de l'apophyse angulaire par rapport au plan défini par l'alvéole

de l'incisive, conjointement à un renforcement de la crête massétérique inférieure. Nos résultats montrent que ces différences de morphologie mandibulaire s'accompagnent de modifications corrélatives du crâne.

L'association d'un condyle haut, de directions latéro-médiales des muscles masséter et ptérygoïde et d'une mastication oblique définit le morphotype octodontoïde. Vassalo & Verzi (2001) ont montré qu'il n'existe pas de caractère morphologique mandibulaire exclusif associé à la mise en place de la propalinalité. En effet certaines formes au condyle haut ont développé une mastication de type propalinal (*e.g. Spalacopus, Tympanoctomys*,

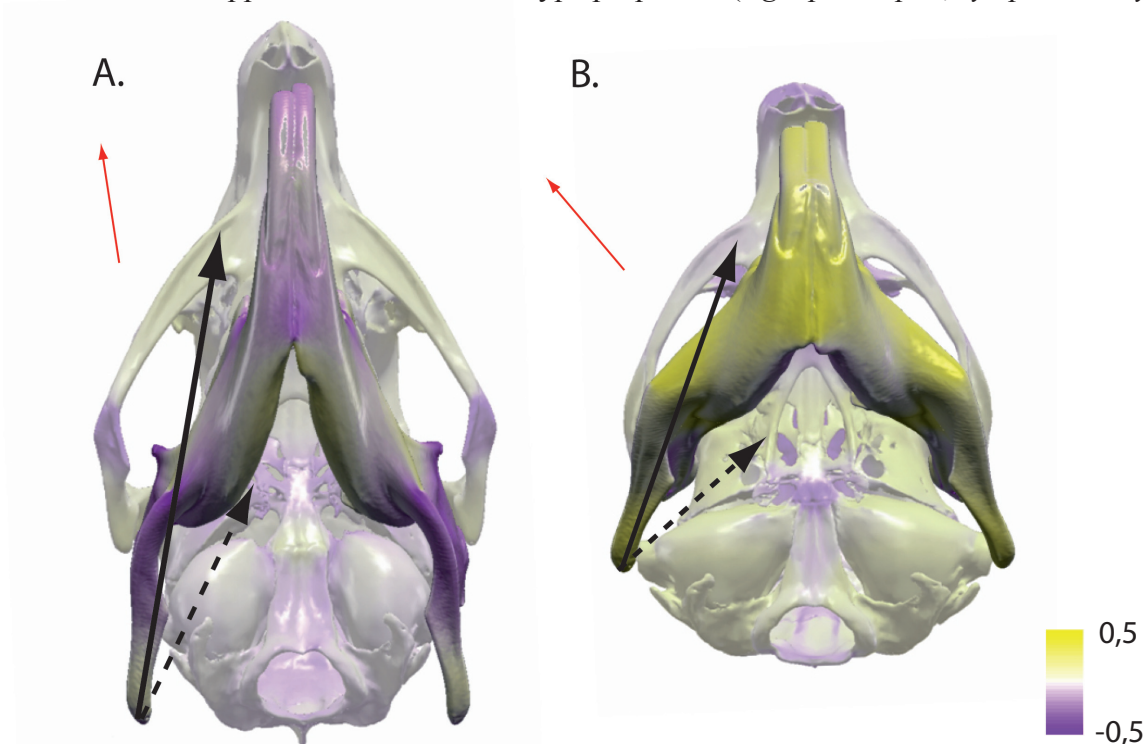


Fig. 7.8 Vue ventrale d'un crâne et d'une mandibule du morphotype caviöide (A) et octodontoïde (B) qui présente l'orientation des muscles masséter superficiel (flèches continues) et ptérygoïde interne (flèches en pointillés). Les couleurs indiquent les changements morphologiques locaux nécessaires pour obtenir une forme donnée par rapport à une forme consensus (le jaune et le violet codent respectivement pour une augmentation ou une diminution de surface). Les flèches rouges représentent l'orientation de la mastication. Modifié d'après Vassalo & Verzi (2001).

Aconaemys - Koenigswald *et al.*, 1994). Le condyle mandibulaire bas représente une apomorphie des Caviioidea (Fig. 7.9). Ce type de condyle est associé à des muscles masséter et ptérygoïde étirés suivant l'axe mésio-distal (Fig 7.8), ce qui induit une perte de la composante latérale de leur ligne d'action. Sur le morphotype caviöide, la mise en place d'un condyle bas représente un affaiblissement de la force de levier des muscles masséter et ptérygoïde. Comparés au morphotype octodontoïde, chez les Caviioidea, les muscles masséters superficiel et latéral interviennent presque exclusivement dans la mise en œuvre

de mouvements propalinaux, au détriment des forces de pression occlusale. Cette perte de pression occlusale est ici palliée par le développement d'un large muscle masséter médian qui occupe une position très mésiale et s'insère dans une forte crête massétérique supérieure (Fig. 7.9).

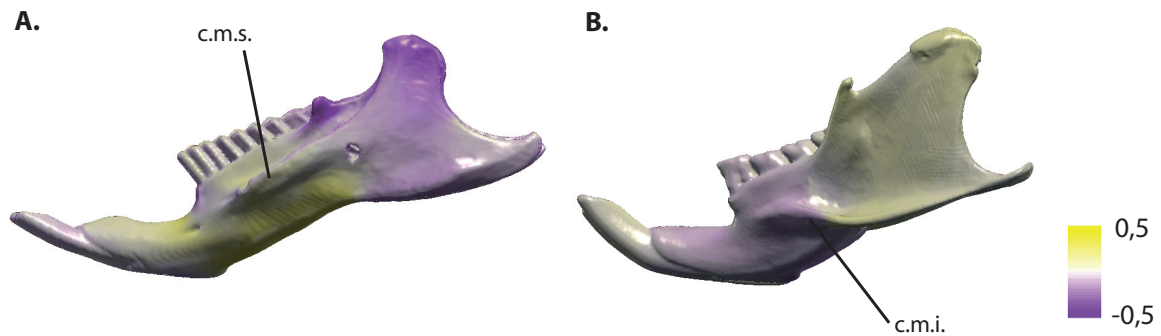


Fig. 7.9 Comparaison des vues latérales des morphotypes caviöide (A) et octodontoïde (B). Les différences portent essentiellement sur la hauteur du condyle, la longueur de l'apophyse angulaire et sur la différenciation de la crête massétérique. *Abbreviations* : c.m.i, crête massétérique inférieure ; c.m.s, crête massétérique supérieure. Légende identique à la Fig. 7.8.

La mastication transverse, considérée comme le type primitif chez les rongeurs, est retrouvée chez la plupart des rongeurs caviomorphes. Pourtant, selon Butler (1985), l'évolution de la mastication au sein de l'ordre montre une forte tendance vers une acquisition de la propalinité. Les caviomorphes ont atteint une stratégie masticatrice de type oblique en rapport avec l'aplanissement de la couronne (Butler, 1985 ; Vucetich & Verzi, 1996 ; Vassalo & Verzi, 2001). Parmi l'ensemble des différences morphologiques repérées entre les différents morphotypes mandibulaires des caviomorphes, l'une des plus importante concerne la hauteur du condyle mandibulaire. Chez les ongulés, Greaves (1980) a démontré qu'un condyle mandibulaire haut est nécessaire à la mise en place d'une mastication de type transverse. Pour cet auteur, un condyle bas conduirait à une annulation des composantes latérales des muscles masséter et ptérygoïde ce qui pourrait expliquer une latéralisation de la mandibule. La latéralisation de l'apophyse angulaire, *i.e.* l'hystricognathie, pourrait alors s'expliquer par un renforcement de la tendance vers une mastication de type transverse chez les rongeurs caviomorphes.

4. Conclusion

La quantification des patrons de variation morphologique des mandibules hystricognathes démontre que le terme “hystricognathie” ne recouvre pas une morphologie mandibulaire unique et qu’il existe des différences sensibles au sein des Hystricognathi (Fig. 7.10). Selon Vassalo & Verzi (2001), l’accentuation de la latéralisation de l’apophyse angulaire par rapport au plan de l’alvéole de l’incisive (*i.e.* hystricognathie) doit être mise en relation avec le renforcement d’une mastication de type oblique. Pourtant, une mastication de ce type est retrouvée chez d’autres groupes de rongeurs, les Sciuridae par exemple, qui possèdent également un mode de mastication oblique. Comment expliquer l’absence de latéralisation de l’apophyse angulaire chez ces groupes ? Chez les rongeurs caviomorphes, les couronnes des dents jugales sont planes et les mouvements masticateurs sont conduits par les muscles qui présentent une orientation latéro-médiale. A l’inverse, les dents jugales des Sciuridae sont tuberculées et c’est précisément cette morphologie dentaire qui canalise les mouvements masticateurs. Une nouvelle fois, il est possible d’invoquer le concept des “*multiple pathways of evolution*” de Bock (voir Partie II, Chap. 3, § 2.2 *Sur la sélection d’une performance*) ; cette fois-ci la caractéristique fonctionnelle sélectionnée concerne le mode de mastication de type oblique.

Dans leur effort de caractériser la diversité morphologique mandibulaire des rongeurs hystricognathes, Vassalo & Verzi (2001) ont qualifié les mandibules des Octodontoidea comme fortement hystricognathes et celles des Caviioidea comme faiblement hystricognathes. Nos résultats prouvent qu’il serait désormais plus judicieux de décomposer la variation morphologique des différentes mandibules plutôt que de proposer une reconnaissance partielle de l’état hystricognathe. En réalité, en proposant le concept d’“incipient hystricognathy”, Wood (1972) avait déjà démontré les limites d’une assignation à l’un des deux types mandibulaires définis par Tullberg (1899). Dans le chapitre suivant, nous nous proposons de réaliser une inspection plus générale de la diversité morphologique mandibulaire au sein de divers groupes de rongeurs actuels et fossiles, y compris des formes sciurognathes, afin de discuter d’une potentielle apparition convergente de l’hystricognathie.

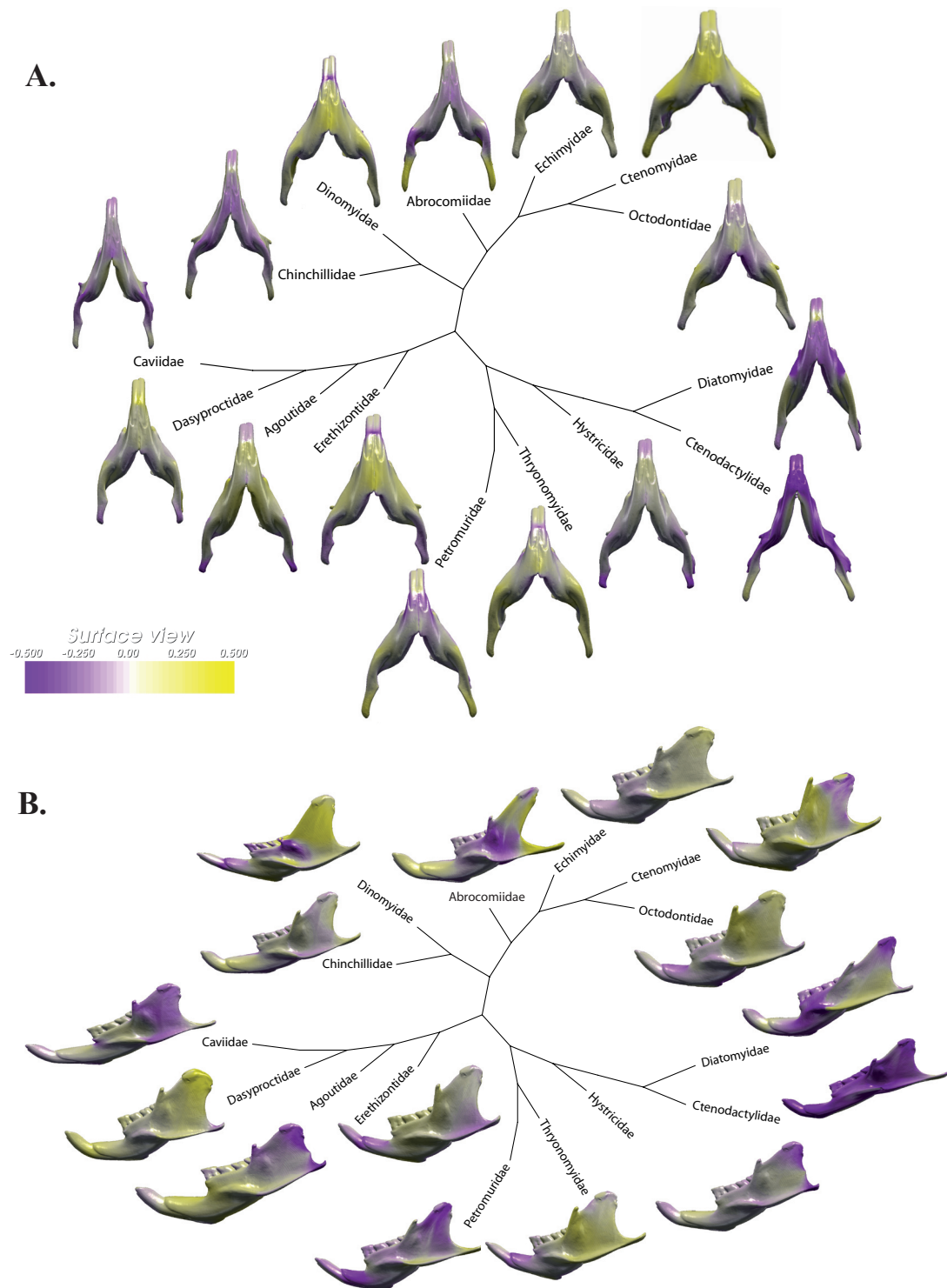


Fig. 7.10 Variation morphologique de la mandibule au sein des Ctenohystrica en vue ventrale (A) et latérale (B). Les couleurs indiquent les changements morphologiques locaux nécessaires pour obtenir une forme donnée par rapport à une forme consensus (le jaune et le violet codent respectivement pour une augmentation ou une diminution de surface).

Chapitre 8

Hystricognathie, clade ou grade ?

Dans le chapitre précédent, nous avons pu mettre en évidence une importante différenciation morphologique du crâne et de la mandibule au sein du sous-ordre des Hystricognathi, différenciation mise en relation avec des modifications de la mécanique masticatrice. Seule une analyse morphologique de la mandibule des membres d'un clade monophylétique qui présente à la fois des rongeurs hystricognathes et sciurognathes pourrait permettre de discuter de l'origine du caractère hystricognathe. Le clade des Ctenohystrica offre cette opportunité puisqu'il permet d'inclure des formes sciurognathes d'abord reconnues à l'état fossile, les Diatomyidae, dont la découverte récente d'un représentant actuel, *Laonastes aenigmamus* a relancé le débat sur la définition de l'hystricognathie. Cet élargissement à des formes éteintes permet de plus d'envisager l'adjonction d'un autre groupe fossile, celui des Theridomyidae, qui fut un temps rapproché des rongeurs hystricognathes. Ce chapitre se propose de discuter de l'éventualité d'une évolution convergente de l'hystricognathie chez des rongeurs sciurognathes actuels et fossiles.

Ce chapitre s'appuie sur les publications suivantes :

DOCUMENT 5. **Hautier L**, Saksiri S. Masticatory muscles architecture in the living mammalian fossil *Laonastes aenigmamus* (Rodentia, Diatomyidae): new insights into the evolution of hystricognathy. *Paleobiology*, soumis.

DOCUMENT 6. **Hautier L**, Clavel J, Lazzari V, Gomes Rodrigues H, Vianey-Liaud M. Changes in the direction of mastication during mammalian evolution, and relationships with the remodeling of the masticatory apparatus: the case of the Issiodoromyinae (Rodentia, Mammalia). *Palaios*, soumis.

1. L'énigme de la mandibule de *Laonastes*

1.1. Sciurognathie vs hystricognathie, un étal de marché relance le débat...

Les descriptions de nouvelles familles de mammifères sont exceptionnelles et la découverte récente du rat des rochers laotien, *Laonastes aenigmamus*, sur un marché du centre du Laos (province du Khammouan), a fait l'effet d'une véritable bombe dans la communauté des rodentologues. Dès la fin des années 1990, les premiers spécimens sont identifiés à partir de restes fragmentaires collectés sur un étal de marché (village Mauang) ou à l'intérieur de pelotes de réjection de rapaces. En avril 2005, Paula Jenkins et ses collaborateurs décrivent les premiers spécimens capturés dans leur milieu naturel. L'ensemble de la communauté scientifique put alors découvrir la morphologie singulière de *L. aenigmamus* qui en fait incontestablement un membre à part de l'ordre des Rodentia (Fig. 8.1). Le nouveau genre a d'abord été considéré comme l'unique représentant d'une



Fig. 8.1 Spécimen juvénile de *Laonastes aenigmamus* (d'après Huchon *et al.*, 2007).

nouvelle famille de rongeurs hystricognathes, *i.e.* les Laonastidae (Jenkins *et al.*, 2005). Cette hypothèse, en relançant notamment le débat sur l'origine asiatique ou africaine des rongeurs caviomorphes, avait de fortes implications biogéographiques. Toutefois, un nouvel examen des spécimens étudiés par Jenkins *et al.* (2005) a montré que *L. aenigmamus* devait plutôt être considéré comme le représentant d'une famille éteinte de rongeurs sciurognathes, les Diatomyidae (Dawson *et al.*, 2006) dont il constitue l'unique représentant connu à ce jour. Une étude de phylogénie moléculaire (Huchon *et al.*, 2007) confirme ces présomptions et ancre la famille au sein des Ctenohystrica en tant que groupe frère des Ctenodactylidae. La découverte de *L. aenigmamus*, considéré comme un «fossile vivant», révèle une combinaison de caractères morphologiques inédite chez

les *Ctenohystrica*. L'appareil masticateur n'ayant pas été décrit complètement, il nous a semblé indispensable de rechercher la place occupée par *L. aenigmamus* dans l'espace morphologique des *Ctenohystrica*. Une mission fut donc organisée à la fin de l'année 2007. Sept spécimens furent collectés sur le marché de Thakek (province du Khammouan) puis disséqués, ce qui nous a permis d'associer à la description de la mandibule celle de la musculature masticatrice.

1.2. Histoire évolutive des Diatomyidae

La famille des Diatomyidae est connue dans les dépôts tertiaires d'Asie (Chine, Inde, Japon, Pakistan et Thaïlande) depuis la base de l'Oligocène jusqu'au Miocène terminal (Li, 1974 ; Flynn & Morgan, 1975). Trois genres sont reconnus au sein de cette famille. Le genre *Willmus* représenté uniquement par des dents isolées retrouvées dans les dépôts pakistanais du Miocène terminal (Flynn & Morgan, 1975). Le genre *Fallomys* est connu par des dents isolées ou des fragments de mâchoires retrouvés dans les dépôts oligocènes et miocènes d'Inde, du Pakistan et de Thaïlande (Flynn *et al.*, 1986 ; Marivaux & Welcomme, 2003 ; Marivaux *et al.*, 2004). Le genre *Diatomys* est connu par des restes très complets (Li, 1974 ; Dawson *et al.*, 2006) qui proviennent des dépôts miocènes du Pakistan, de Thaïlande, de l'île de Kyushu au Japon et des provinces chinoises de Shandong et de Jiangsu (Li, 1974 ; Mein & Ginsburg, 1997). Le genre *Diatomys* fut initialement décrit par Li (1974) à partir de deux squelettes quasi complets mais très déformés des séries miocènes de Shanwang (provinces de Shandong, Chine). La découverte récente, en juin 2005, d'un spécimen mieux préservé de *D. shantungensis* (IVPP V12692 – Fig. 8.2)



Fig. 8.2 Squelette articulé de *Diatomys shantungensis* (IVPP V12692) du Miocène inférieur, de la province de Shandong, Chine (d'après Dawson *et al.*, 2006).

de la localité type située dans la province de Shandong a permis à Dawson *et al.* (2006) de rapprocher la morphologie du squelette crânien et appendiculaire de ce représentant de la famille des Diatomyidae de celle de *Laonastes aenigmamus*. Ce rapprochement a montré que *L. aenigmamus* pourrait appartenir à cette famille considérée comme éteinte depuis 11Ma, représentant alors un exemple de taxon Lazare (Dawson *et al.*, 2006).

1.3. Musculature masticatrice chez *Laonastes aenigmamus*

Comparaison avec Ctenodactylus vali – Chez *Ctenodactylus vali*, la *pars reflexa* du muscle masséter superficiel est présente mais très réduite comparée à celle de *L. aenigmamus* et d'autres rongeurs hystricognathes. Selon Tullberg (1899) et Landry (1957), *C. vali* ne possède pas de *pars anterior* du muscle masséter superficiel. Nous avons pu constater que cette partie du masséter est en fait bien présente, bien que faiblement individualisée. Chez *Ctenodactylus*, les fibres de la *pars posterior* du masséter latéral s'insèrent dans une fosse jugale profonde, fosse absente chez *Laonastes*. Les deux portions du muscle ptérygoïde interne ne sont pas séparées chez *C. vali* et ses muscles digastriques se singularisent par une séparation claire de leur portion antérieure qui permet l'exposition du muscle mylohyoïde (DOCUMENT 5, Fig. 4). Contrairement à *L. aenigmamus*, *C. vali* se caractérise par l'absence de la partie orbitale du muscle temporal.

Comparaison avec les Hystricognathi – La musculature masticatrice de *Laonastes aenigmamus* présente de nombreux points communs avec celle des membres du sous-ordre des Hystricognathi (Woods, 1972), en particulier son organisation massétérique. *L. aenigmamus* possède une *pars anterior* du muscle masséter superficiel nettement individualisée, situation uniquement retrouvée chez certains rongeurs hystricognathes (*e.g. Echimys, Isothrix Myocastor, Ctenomys, Octodon, Chinchilla* et *Petromus* – Woods, 1972) et qui n'a jamais été observée chez une forme sciurognathe (*e.g. Hiiemae & Houston, 1971 ; Weijs, 1973 ; Bekele, 1983 ; Offermans & De Vree, 1989 ; Ball & Roth, 1995 ; Thorington & Darrow, 1996*). Comme pour la plupart des rongeurs hystricognathes (Woods, 1972), les fibres antérieures du muscle masséter superficiel sont en partie associées à la partie mésiale de la *pars posterior* du muscle masséter latéral chez *L. aenigmamus*. Chez *Ctenomys, Echimys, Isothrix, Octodon, Petromus* et *Proechimys* la *pars anterior* du muscle masséter latéral prend son origine dans une profonde fosse jugale (Woods, 1972). Cette fosse est de toute évidence absente chez *Laonastes*, l'origine de ce muscle sur son crâne se rapproche donc davantage de celle observée chez *Cavia, Chinchilla, Dasyprocta, Erethizon, Thryonomys* et *Ctenodactylus* (voir § *Comparaison avec Ctenodactylus vali*).

Tullberg (1899) a défini le sous-ordre des Hystricognathi sur la présence, sur la mandibule, d'un sillon médian ventral qui permet le passage de la *pars reflexa* du muscle masséter superficiel sur le côté lingual de la branche montante jusqu'au condyle. Si ce sillon médian est absent chez *L. aenigmamus* (Dawson *et al.*, 2006), une partie importante du muscle masséter superficiel (*i.e. pars reflexa*) s'insère sur le bord lingual de la mandibule, depuis la rangée dentaire jusqu'à l'extrémité distale de la crête condyloïde (Fig. 8.3 D). Le muscle temporal de *L. aenigmamus* (Fig. 8.3 A et B) se caractérise par une longue *pars posterior* associée à une *pars anterior* (partie orbitale) réduite. Cette disposition est très proche de celle décrite par Woods (1972) chez le genre caviomorphe *Proechimys*. La configuration des différentes couches du muscle ptérygoïde de *L. aenigmamus* est sensiblement identique à celle observée chez la plupart des Hystricognathi ; toutefois sa mandibule ne possède pas de processus post-condyloïde, processus associé au développement du muscle ptérygoïde externe. *L. aenigmamus* présente également quelques caractères musculaires en commun avec les rongeurs sciurognathes comme, par exemple, le développement de la partie superficielle du muscle masséter et un arrangement du digastrique de type sciuiromorphin (Parsons, 1894).

Evolution de l'appareil masticateur chez les Diatomyidae - La dissection de l'appareil masticateur de *L. aenigmamus* a révélé une situation anatomique originale pour un membre du clade des Ctenohystrica et ainsi permis de mieux appréhender l'évolution de l'appareil masticateur des rongeurs hystricognathes. Cette combinaison morphologique nouvelle permet de revenir sur notre objectif principal : connaître la variabilité de la mandibule et de la musculature masticatrice au sein du vaste groupe monophylétique des Ctenohystrica, groupe dont la structure interne est par ailleurs aussi bien connue. L'utilisation des caractères musculaires en cladistique est controversée en particulier pour les traits morphologiques de l'appareil masticateur (Woods & Howland, 1979 ; Woods & Hermanson, 1985). Aussi, les caractères myologiques seront placés sur un arbre moléculaire (Opazo, 2005 ; Huchon *et al.*, 2007) et leur distribution constatée puis discutée (Fig. 8.4). Comme attendu, les Diatomyidae possèdent de nombreux caractères myologiques en commun avec les membres du sous-ordre des Hystricognathi (Fig. 8.4). C'est particulièrement le cas pour les traits concernant l'organisation générale des différentes couches du masséter avec l'existence d'une *pars anterior* du muscle masséter superficiel (Caractère 1 - Fig. 8.4), une *pars reflexa* du muscle masséter superficiel bien individualisée (Caractère 2 - Fig. 8.4), la partie superficielle du masséter latéral, *pars posterior*, partiellement associée avec le masséter superficiel (Caractère 4 - Fig. 8.4), et pour finir la séparation de la *pars posterior* du masséter médian par le nerf massétérique (Caractère 5 - Fig. 8.4). Le muscle temporal

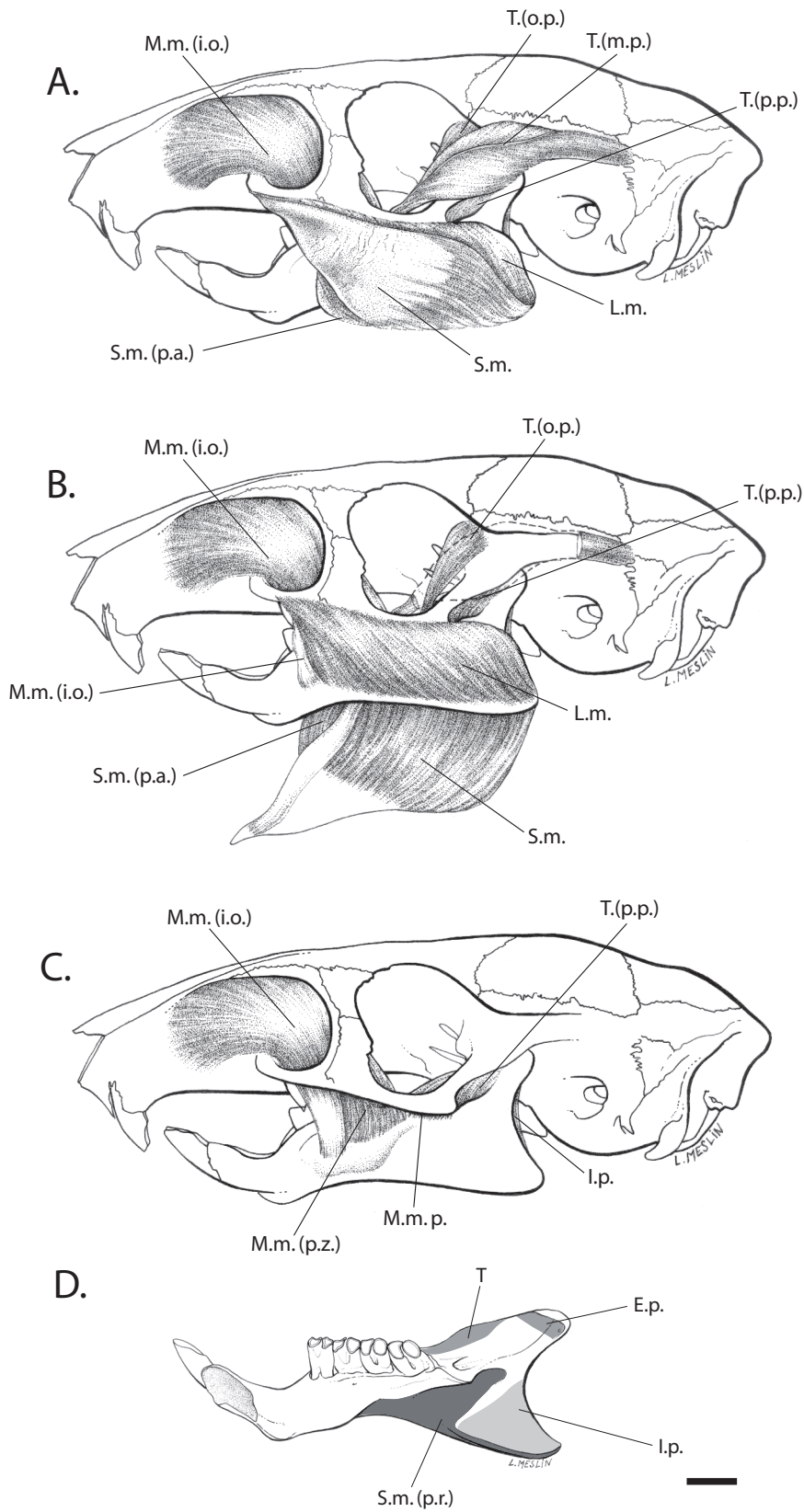


Fig. 8.3 Vue latérale des muscles masticateurs de *Laonastes aenigmamus*: **A**, couches superficielles ; **B**, couches latérales ; **C**, couches profondes ; **D**, représentation des zones d'insertion musculaire sur le bord lingual de la mandibule (© CNRS-Laurence Meslin). La liste complète des abréviations est présentée dans le DOCUMENT 6. Echelle : 5 mm.

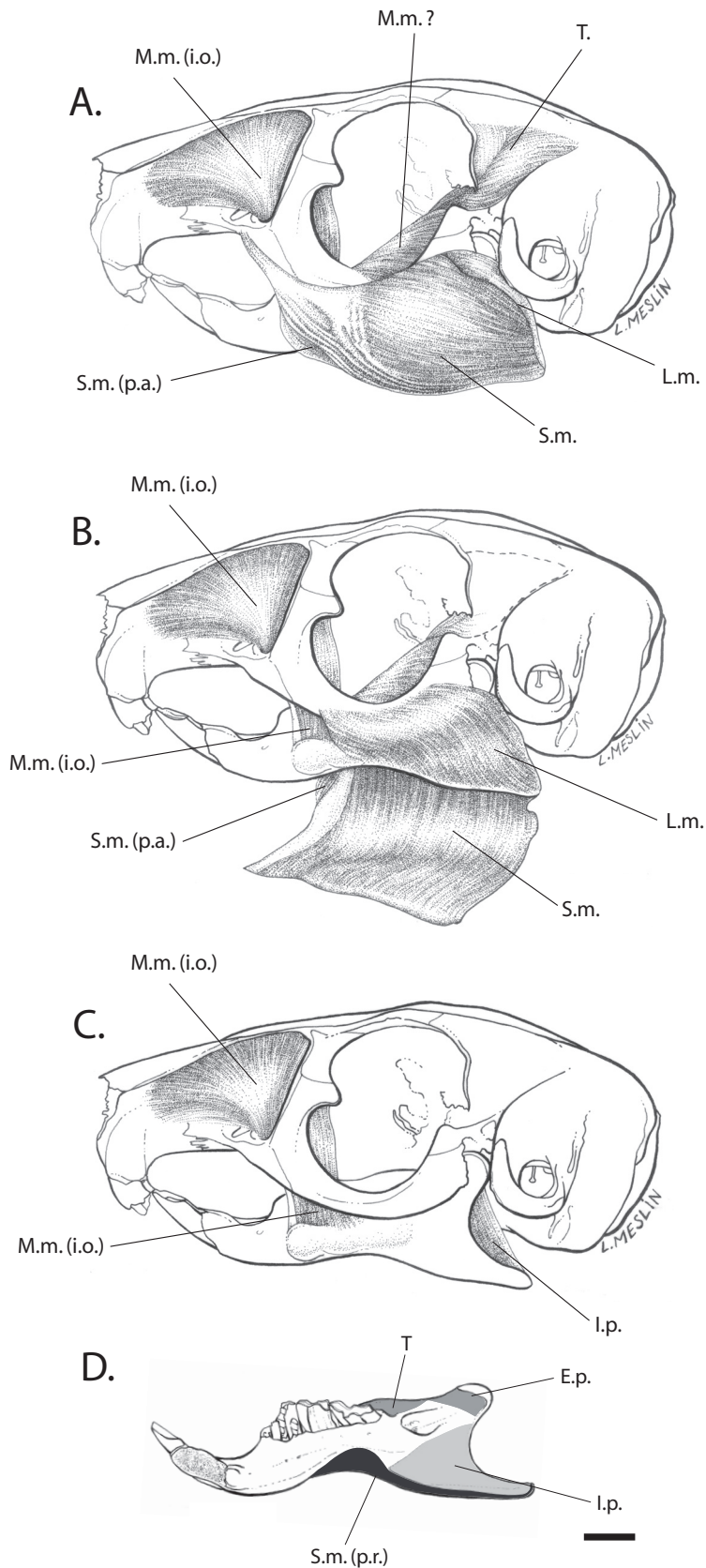


Fig. 8.3 Vue latérale des muscles masticateurs de *Ctenodactylus vali*. **A**, couches superficielles ; **B**, couches latérales ; **C**, couches profondes ; **D**, représentation des zones d'insertion musculaire sur le bord lingual de la mandibule (© CNRS-Laurence Meslin).

se distingue de celui des formes sciurognathes par une perte des fibres superficielles de la partie orbitale du muscle temporal qui recouvrent primitivement la partie postérieure de ce muscle (Caractère 6 - Fig. 8.4). Pourtant, *L. aenigmamus* a conservé quelques caractères musculaires de rongeurs sciurognathes comme signalé plus haut : un développement du muscle masséter superficiel qui recouvre en grande partie le masséter latéral, des portions antérieures du muscle digastrique jointes (Caractère 7 - Fig. 8.4), une *pars posterior* de la partie antérieure du masséter latéral peu développée.

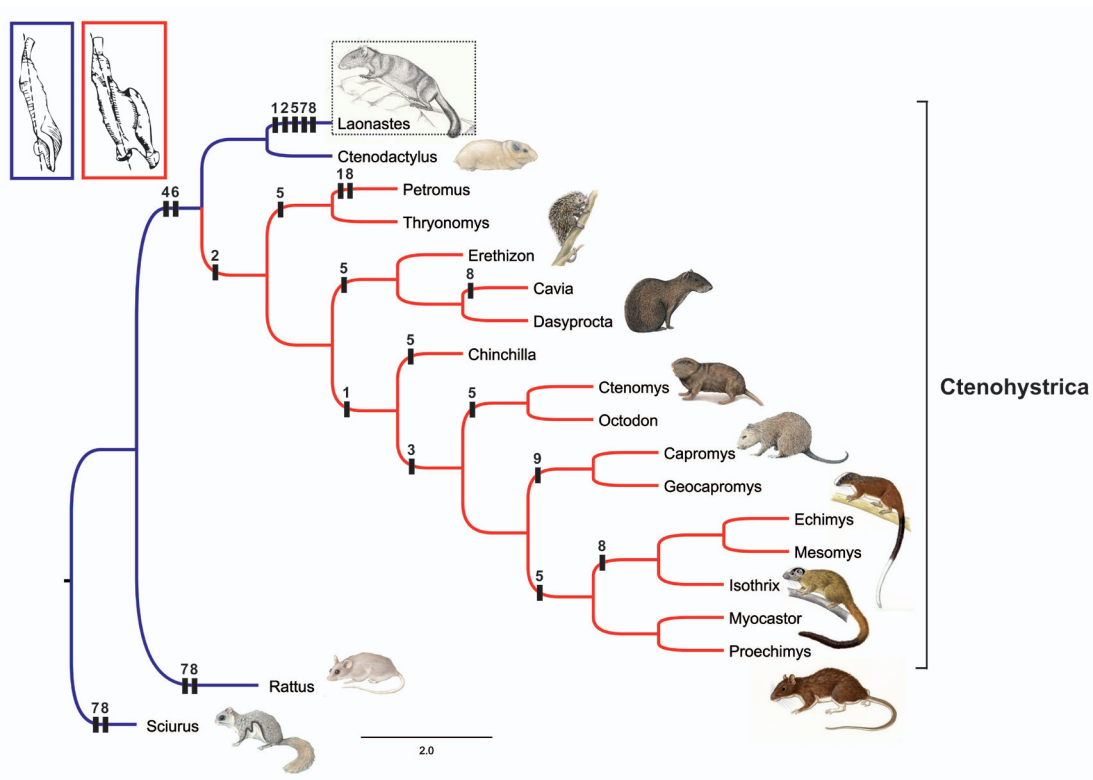


Fig. 8.4 Caractères myologiques reportés sur une phylogénie moléculaire (Opazo, 2005 ; Huchon *et al.*, 2007). La liste complète des caractères est présentée dans le DOCUMENT 6.

1.4. La mandibule de *Laonastes aenigmamus*, hystricognathe ou sciurognathe ?

Une analyse discriminante a été conduite sur les configurations crâniennes et mandibulaires pour connaître la place occupée par *Laonastes aenigmamus* au sein d'un vaste échantillon de rongeurs sciurognathes et hystricognathes. L'appartenance à l'un des deux sous-ordres (Sciurognathi vs Hystricognathi) a été choisie en tant que variable catégorielle (Fig. 8.5 A et B). Une procédure de relocalisation a ensuite été utilisée pour classer *a posteriori* la morphologie crânienne et mandibulaire des spécimens de *L. aenigmamus* au sein des deux catégories Sciurognathi et Hystricognathi. Peu importe l'organe considéré,

crâne ou mandibule, la morphologie de *L. aenigmamus* se place à l'intérieur du sous-espace morphologique des Hystricognathi. Comparée aux deux morphotypes sciurognathe (*Ctenodactylus* - Fig. 8.5 C) et hystricognathe (*Ctenomys* - Fig. 8.5 C), sa mandibule présente une morphologie intermédiaire que caractérisent une absence de sillon ventral médian et un début de latéralisation de l'apophyse angulaire (*Laonastes* - Fig. 8.5 C).

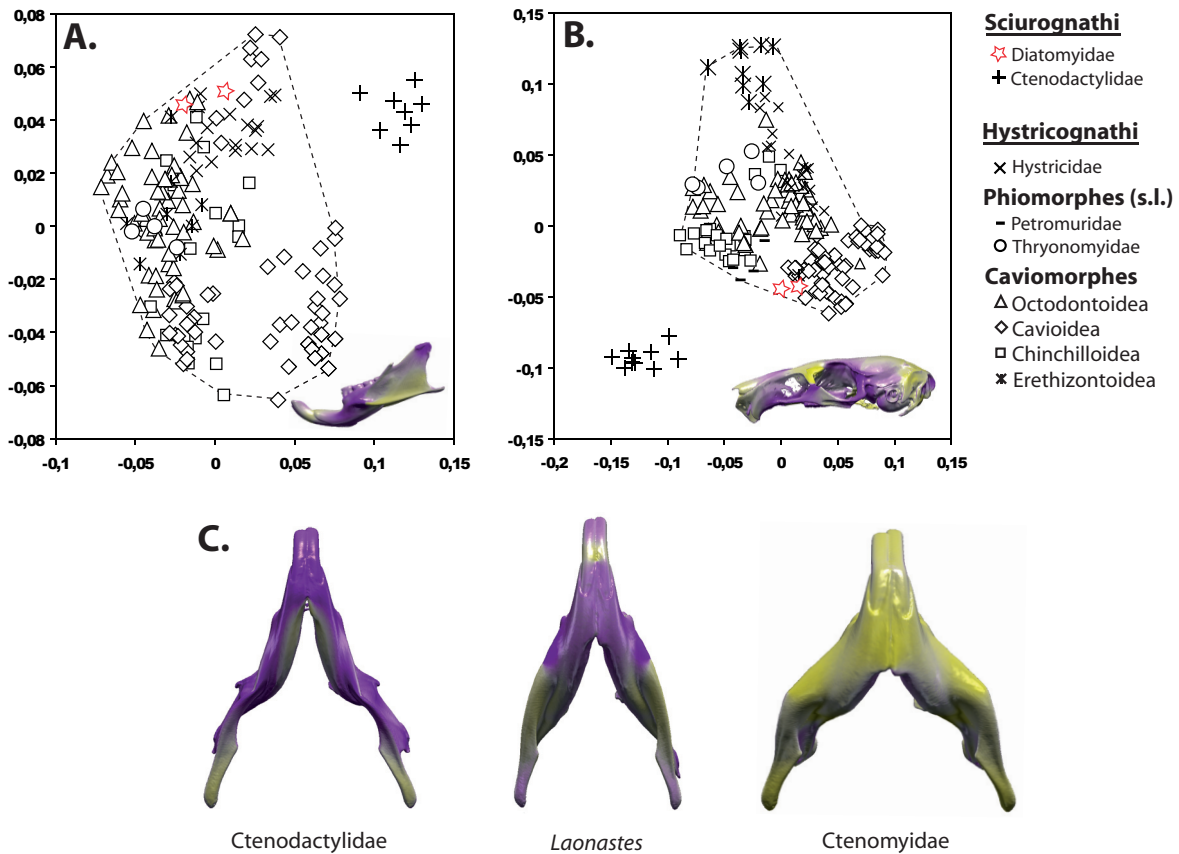


Fig. 8.5 Analyse discriminante de la mandibule (A) et du crâne (B) en fonction du type mandibulaire (sciurognathie vs hystricognathie), les pointillés réunissent des Hystricognathi. Les couleurs indiquent les changements morphologiques locaux nécessaires pour obtenir une forme donnée par rapport à une forme consensus (le jaune et le violet codent respectivement pour une augmentation ou une diminution de surface). C, Comparaison des vues ventrales de la mandibule de *Laonastes* avec celle des morphotypes cavioidé et octodontoïde. A noter, le début de latéralisation de l'apophyse angulaire chez *Laonastes*.

En considérant la définition originelle proposée par Tullberg (1899), il est clair que l'apophyse angulaire de sa mandibule est située dans un plan distinct de celui défini par l'alvéole de l'incisive, caractère qui définit la morphologie hystricognathe. Ainsi, *L. aenigmamus* est un membre des Sciurognathi (Dawson *et al.*, 2006 ; Huchon *et al.*, 2007) dont la mandibule semble être hystricognathe. En réalité, ce rongeur, ainsi que sa mandibule, représente un cas d'école qui démontre une nouvelle fois les limites d'une approche typologique des morphologies mandibulaires. L'utilisation de caractères pour la reconnaissance de taxon ne permet pas d'éviter les deux pièges tendus par l'évolution : la

difficulté de l'analyse qualitative de la variation continue et la convergence. Selon Woods (1972), le passage de la *pars reflexa* du muscle masséter superficiel sur le bord lingual est à l'origine du sillon médian ventral qui écarte labialement l'apophyse angulaire du corps de la mandibule. Ce caractère a par la suite été utilisé pour définir la condition hystricognathe (Woods, 1982). Nous avons montré que cette *pars reflexa* est développée chez *L. aenigmamus* dont la mandibule se singularise à la fois par l'absence de sillon médian ventral (Dawson et al, 2006) et par un début de latéralisation de l'apophyse angulaire par rapport au plan de l'alvéole de l'incisive. Au regard de ce résultat, le développement de la *pars reflexa* semble donc uniquement associé à une position latérale de l'apophyse angulaire et pourrait jouer un rôle important dans la stabilisation de la mandibule lors de la mastication et du rongement. *L. aenigmamus* se caractérise par une mastication de type propalinal en relation avec un aplatissement de la couronne dentaire. Tout se passe comme si la mise en place de la propalinalité avait contraint celle de l'hystricognathie. Cette spécialisation pourrait en partie expliquer la morphologie mandibulaire intermédiaire de *L. aenigmamus* ainsi que l'absence de sillon médian ventral, un trait morphologique caractérisant les rongeurs hystricognathes qui ont développé une mastication oblique (Partie III, Chap7, voir § *Origine de l'hystricognathie*).

1.5. *Laonastes* et les hystricognathiformes

Par rapport à l'ensemble des rongeurs, l'appareil masticateur de *Laonastes aenigmamus* présente une combinaison tout à fait unique de traits morphologiques qui explique en grande partie le débat concernant sa position systématique (Jenkins *et al.*, 2005; Dawson *et al.*, 2006; Huchon *et al.*, 2007). L'absence nette de latéralisation de l'apophyse angulaire, l'absence de sillon médian ventral pour le passage de la *pars reflexa* du muscle masséter superficiel, l'absence de réduction du lacrymal et la fosse ptérygoïdienne non ouverte sur l'orbite ont été précédemment considérées comme des caractères propres aux rongeurs sciurognathes. A l'inverse, ont été considérés comme des caractères propres aux rongeurs hystricognathes : la condition hystricomorphe du foramen infraorbitaire, la fusion du marteau et de l'enclume dans l'oreille moyenne, le processus coronoïde réduit, l'émail de l'incisive de type multisérié et l'élargissement de la quatrième prémolaire. Toutefois, le plupart de ces derniers caractères ne sont pas exclusifs aux Hystricognathi, mais sont des synapomorphies de Ctenohystrica (Jenkins *et al.*, 2005 ; Landry, 1957). A l'instar du genre *Tsaganomys*, *L. aenigmamus* présente donc une association de caractères propres aux rongeurs sciurognathes et hystricognathes. Mais pour autant, peut-il être considéré comme un représentant des hystricognathiformes ? Sur la base de ressemblances

morphologiques, Bryant & McKenna (1995) ont défini ce clade qui regroupe *Tsaganomys*, les représentants du sous-ordre des Hystricognathi et l'ensemble des rongeurs plus proches de ces derniers que des Ctenodactylidae. Toutefois, en faisant de *Laonastes* un membre des Hystricognathi, l'analyse des caractères morphologiques réalisée par Jenkins *et al.* (2005) démontre qu'il possède plus de caractères dérivés en commun avec les rongeurs hystricognathes que *Tsaganomys*, un résultat qui pourrait remettre en cause la validité du clade des hystricognathiformes. Cette validité avait déjà été discutée par Wang (2001) qui envisageait une évolution convergente de l'hystricognathie chez *Tsaganomys*, caractère qui soutient en grande partie le clade des hystricognathiformes. Malheureusement, en définissant ce clade, Bryant & McKenna (1995) ont omis de considérer la position des Diatomyidae.

2. Les Theridomyidae, une famille de rongeurs sciurognathes?

L'apport des documents fossiles dans le cas de *Laonastes* a été décisif pour explorer la variation morphologique de la mandibule en excluant toute démarche typologique qui implique que les morphotypes sciurognathes et hystricognathes soient nettement distincts l'un de l'autre et quasi invariables. Les résultats positifs obtenus sur *Laonastes* justifient que l'on s'intéresse à une famille éteinte de rongeurs, les Theridomyidae, dont les affinités avec les caviomorphes sud-américains et autres rongeurs hystricognathes ont déjà été proposées à partir de l'étude des caractéristiques dentaires (Lavocat, 1969, 1980) puis abandonnées (Marivaux *et al.*, 2002).

2.1. Présentation de la famille des Theridomyidae

Les Theridomyidae apparaissent en Europe occidentale à l'Eocène moyen. Cette famille occupe un territoire qui s'étend du Sud de l'Espagne à l'Angleterre et du Sud de l'Allemagne à la République Tchèque. Elle n'a pas quitté cette aire de répartition géographique jusqu'à son déclin à la fin de l'Oligocène. Ce territoire correspond à la presque île européenne qui reste isolée des autres aires continentales jusqu'à la fin de l'Eocène (Vianey-Liaud & Michaux, 2003). Ainsi leur évolution commence dans un contexte quasi insulaire. Les Theridomyidae représentent une famille très diversifiée, sur 16 genres de rongeurs recensés à l'Oligocène inférieur, 14 sont des Theridomyidae (Vianey-Liaud, 1979).

Les caractères diagnostiques de la famille sont : un crâne hystricomorphe, une mandibule sciurognathe, une prémolaire et trois molaires, des dents supérieures tétratuberculées chez les formes primitives, pentalophodontes chez les formes moyennement hypsodontes et téniodontes chez les formes les plus hypsodontes de certaines sous-familles auxquels il faut ajouter un développement variable de cément (Hartenberger, 1973). Dans la plupart des lignées, cette évolution morphologique s'effectue en parallèle d'un accroissement de taille.

Dans des dépôts de l'Eocène inférieur d'Espagne, des molaires inférieures on été attribuées à un représentant basal de la famille. La morphologie occlusale de ces molaires montre de nombreuses similitudes avec celle des Chapattimyidae, une famille de rongeurs asiatiques, et avec celle des Ischyromyidae d'Amérique du Nord et d'Europe. Il est probable que l'une de ces deux familles soit à l'origine des Theridomyidae, toutefois seul l'apport de nouvelles données géologiques et paléontologiques permettra de valider l'une ou l'autre de ces hypothèses (Vianey-Liaud *et al.*, 1994). Deux classifications sont traditionnellement utilisées pour les rongeurs théridomorphes. La première (Hartenberger, 1973 ; Vianey-Liaud, 1979) regroupe l'ensemble des genres en une seule famille, les Theridomyidae, comprenant sept sous-familles monophylétiques : les Remyinae, les Sciuroidinae, les Pseudosciurinae, les Oltinomyinae, les Columbomyinae, les Theridomyinae, Issiodoromyinae. La seconde classification, plus ancienne (Alston, 1876 ; Zittel & Karl, 1893 ; Lavocat, 1951), a été remise en vigueur par Hooker *et al.* (2007) qui distingue deux familles au sein des Theridomyoidea : les Pseudosciuridae (formes brachyodontes) et les Theridomyidae (formes hypsodontes). La seconde classification s'appuie sur des grades évolutifs et non sur des clades ; la première reste plus à même d'intégrer de nouvelles données et sera préférée ici.

La sous-famille des Issiodoromyinae rassemble trois genres : *Elfomys* et *Pseudoltinomys* connus depuis la fin de l'Eocène à l'Oligocène moyen et *Issiodoromys* depuis la fin de l'Oligocène moyen à l'Oligocène supérieur. Dans ce lignage, la hauteur de la couronne des dents jugales augmente graduellement avec des vitesses d'évolution variables (Vianey-Liaud & Schmidt-Kittler, 1987 ; Vianey-Liaud & Michaux, 2003). La spécialisation écologique de cette famille à la fin de l'Oligocène pourrait en partie expliquer leur extinction. Les formes actuelles de rongeurs de milieux désertiques (Ctenodactylidae, Gerbillidae et Dipodidae) se caractérisent par une augmentation de la taille des bulles tympaniques, une diminution de la branche montante de la mandibule, des modifications des schémas occlusaux et du taux d'hypsodontie des dents jugales. De telles modifications ont été observées chez les Issiodoromyinae (Vianey-Liaud, 1976).

2.2. Mécanique masticatrice chez les Issiodoromyinae

Cadre de l'étude - Le jeu de données consiste en 39 moulages de rangées dentaires répartis en trois genres : 2 spécimens d'*Elfomys*, 15 spécimens de *Pseudoltinomys* (7 *P. gaillardi*, 2 *P. cuvieri*, 1 *P. major*, 5 *P. mamertensis*) et 22 *Issiodoromys* (8 *I. limognensis*, 6 *I. pauffiensis*, 8 *I. minor*). La méthode d'acquisition des micro-usures dentaires, utilisée dans ce chapitre, est présentée dans la première partie, Chap. 2, section 2.

Directions de mastication chez les Issiodoromyinae - Au cours de l'évolution des rongeurs, l'accroissement de l'incisive et le développement d'un diastème ont induit la séparation fonctionnelle des incisives et des dents jugales qui a conditionné l'évolution des rongeurs. Le changement de position qui permet à l'une ou l'autre de ces fonctions de se mettre en oeuvre s'effectue au travers de mouvements propalinaux de la mandibule pour lesquels la fosse glénoïde a acquis la forme d'une gouttière orientée méso-distalement (Landry, 1957 ; Woods, 1972). Toutefois, ces caractéristiques n'impliquent pas que tous les rongeurs aient une mastication exclusivement de type propalinal, l'évolution des rongeurs se poursuivant sur un autre plan, la direction de la mastication par les dents jugales. Ainsi, chez les Issiodoromyinae, les angles entre les stries et l'axe antéro-postérieur de la rangée

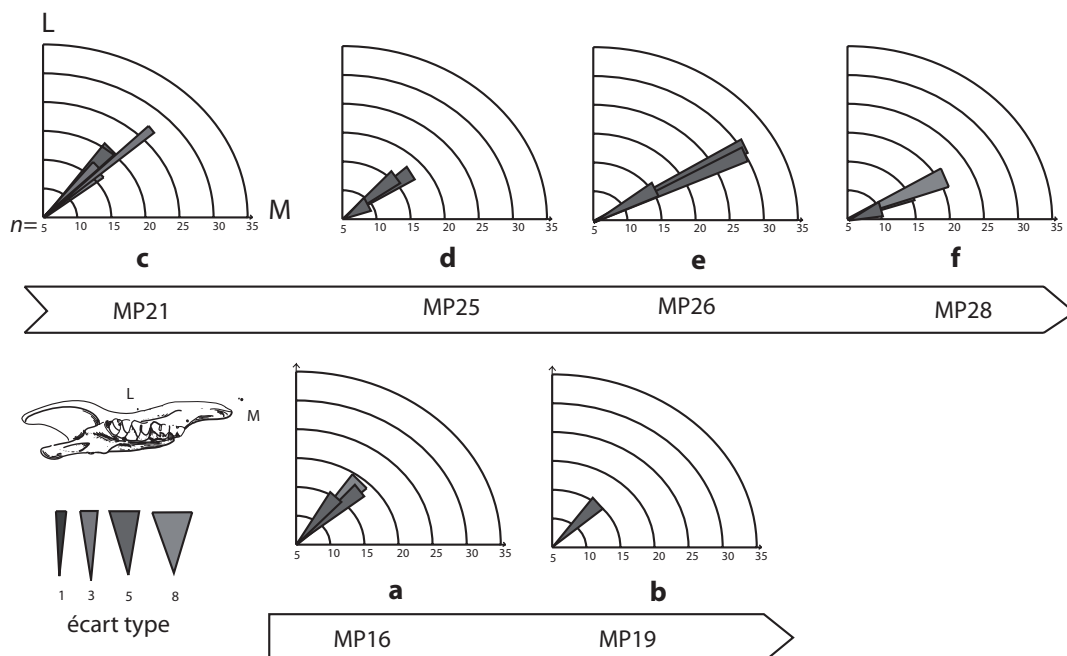


Fig. 8.6 Orientation des stries d'usure sur les molaires inférieures des Issiodoromyinae. **a**, *P. mamertensis* ($m=42.26$, $sd=5.39$) ; **b**, *P. cuvieri* ($m=42.37$, $sd=4.4$) ; **c**, *P. gaillardi* ($m=42.47$, $sd=2.44$) ; **d**, *I. minor* ($m=32.41$, $sd=4.45$) ; **e**, *I. pauffiensis* ($m=25.14$, $sd=0.79$) ; **f**, *I. limognensis* ($m=20.6$, $sd=2.9$). Abréviations : M = mésial; L = lingual; m = angle moyen, sd = écart-type; n = nombre de stries.

varient entre 16° et 61° (Fig. 8.6). *Elfomys* et *Pseudoltinomys* présentent une mastication de type oblique, considérée comme primitive chez les rongeurs (Butler, 1980), associée à une morphologie dentaire tuberculée. A l'inverse, les espèces du genre *Issiodoromys* montrent une évolution de leurs mouvements masticateurs depuis une mastication de type transverse vers une mastication de type propalinal. Cette évolution s'effectue en parallèle avec une augmentation de l'hypsodontie et un aplatissement de la couronne (Vianey-

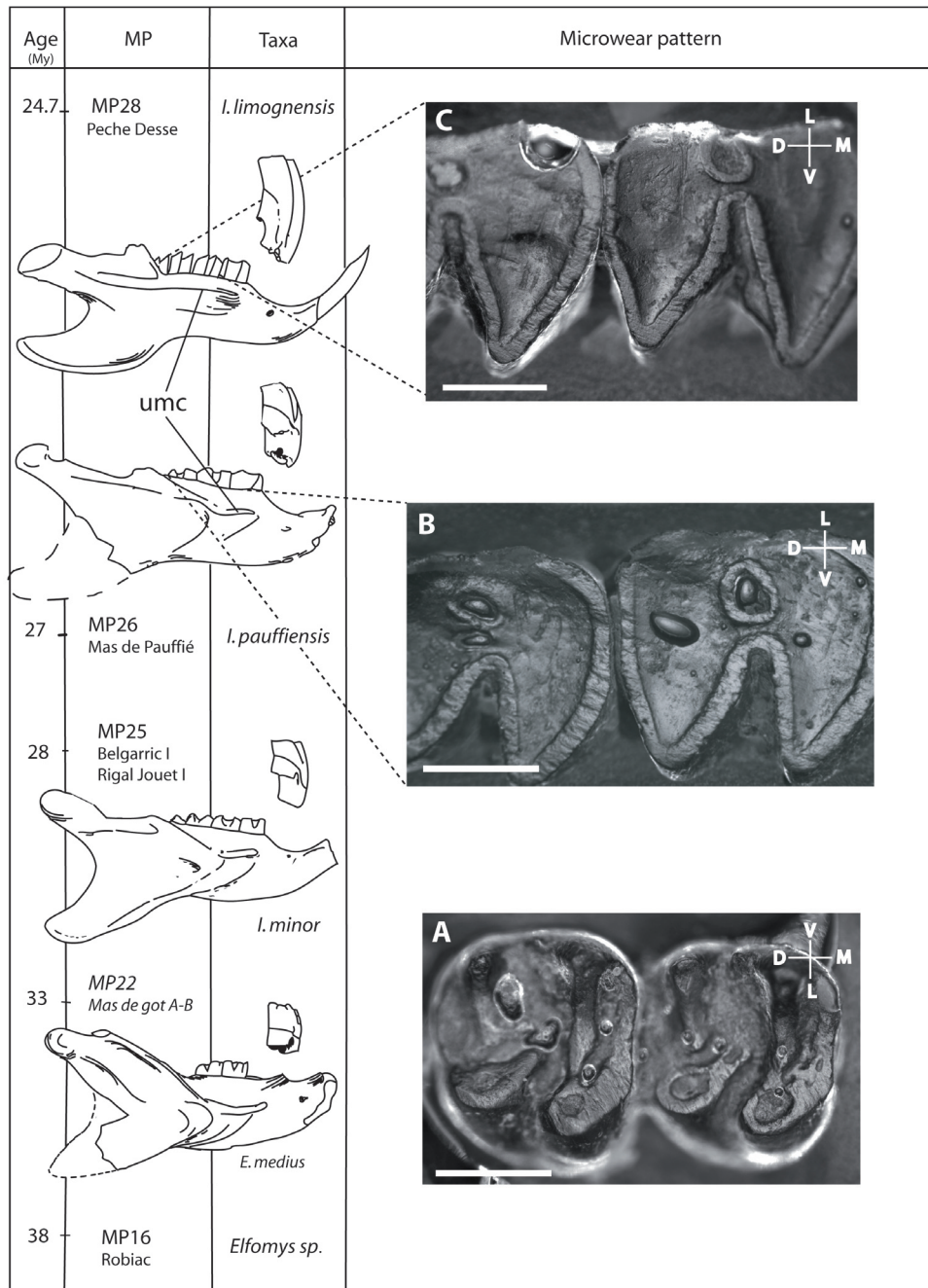


Fig. 8.7 Evolution morphologique de l'appareil masticateur des Issiodormyinae en relation avec les changements de direction de mastication. *Abréviation*: u.m.c., crête massétérique supérieure.

Liaud, 1976 ; Vianey-Liaud & Schmidt-Kittler, 1987 ; Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, 1987).

2.2. Anatomie cranio-mandibulaire des *Issiodoromyinae*

Des changements positionnels de l'origine et de l'insertion des muscles masticateurs ont accompagné ces changements d'orientation de mastication observés chez les *Issiodoromyinae*. Les modifications les plus importantes portent sur la position du condyle mandibulaire et le développement distal de l'apophyse angulaire. Contrairement à *Issiodoromys* dont la mandibule se caractérise par un condyle bas et une apophyse angulaire étirée distalement, *Elfomys* et *Pseudoltinomys* présentent un condyle haut (Fig. 8.7). Greaves (1980) a avancé qu'une telle morphologie est associée à une mastication oblique (Voir Partie III, Chap. 7, § *Origine de l'hystricognathie*). Cette combinaison morphologique est associée chez les mammifères actuels à une augmentation de la composante mésio-distale de la force exercée par les muscles masséter et ptérygoïde qui induit en même temps une perte de pression occlusale.

Dans le cas d'*Issiodoromys*, une forte crête massétérique supérieure (Fig. 8.7) indiquerait que cette perte est en partie compensée par un développement du masséter médian. Un tel arrangement musculaire est très proche de celui retrouvé chez certains *Ctenohystrica* (*Ctenodactylidae* et *Cavioidea*). Les morphologies mandibulaires des *Issiodoromys* présentent des similitudes évidentes avec celles des *Cavioidea* précédemment définies par un condyle bas, une apophyse angulaire étirée distalement et une forte crête massétérique supérieure (voir Partie III, Chap. 7, § *Diversité morphologique de l'appareil masticateur des rongeurs hystricognathes*). Chez *Issiodoromys*, ces différentes modifications morphologiques s'effectuent en parallèle de l'acquisition de rangées dentaires convergentes. Cette convergence souligne un passage depuis une mastication bilatérale vers une mastication de type unilatéral. Pour Offermans & De Vree (1989), une mastication bilatérale et propalinale n'est possible que dans le cas d'une isognathie, *i.e.* lorsque les deux côtés rentrent en occlusion simultanément. Nous avons pu montrer qu'une mastication propalinale peut se faire conjointement à une mastication unilatérale (DOCUMENT 6).

3. Conclusion

Dans ce chapitre, plusieurs cas de convergence morphologique avec les rongeurs hystricognathes ont été analysés. Les Diatomyidae possèdent des caractères mandibulaires très proches du morphotype octodontoïde alors que certains représentants de la famille fossile des Theridomyidae (*i.e.* Issiodoromyinae) ont développé de nombreuses similitudes avec le morphotype cavioïde. Ces deux exemples suggèrent la possibilité que l'hystricognathie ait pu évoluer indépendamment chez différents groupes de rongeurs comme l'avaient déjà proposé plusieurs auteurs (e.g. Hoffstetter, 1973 ; Wood, 1980 ; Patterson & Wood, 1982). L'hypothèse d'une telle évolution rend impossible une classification subsidiaire des rongeurs, en particulier pour les formes fossiles, puisque aucun trait morphologique ne pourrait dès lors être utilisé comme critère de reconnaissance pour une subdivision quelconque de l'ordre. Dans l'ensemble des cas abordés, nous avons pu démontrer que l'apparition de ces traits morphologiques, convergente ou non, est liée à des changements de la mécanique masticatrice.

La morphologie dentaire, l'arrangement des cuspidés et les facettes d'usure constituent des témoins essentiels pour l'étude de cette mécanique. Compte tenu de l'abondance du matériel dentaire, il n'est pas étonnant que les changements de direction de mastication et les modifications de la morphologie de la couronne dentaire aient suscité plus d'intérêt que les changements morphologiques crâniens subséquents. Alors qu'il existe une relation fonctionnelle entre ces deux complexes, chez les Issiodoromyinae la mise en place d'une mastication de type propalinal est associée à une combinaison morphologique mandibulaire proche de celle retrouvée chez certaines familles de Ctenohystrica (*i.e.* Ctenodactylidae, Caviidae). Les Diatomyidae et les Issiodoromyinae constituent des cas extrêmes de morphologies mandibulaires de rongeurs sciurognathes qui nous ont permis de confirmer l'hypothèse d'un lien étroit entre la position de l'apophyse angulaire et la mécanique masticatrice (voir § *Origine de l'hystricognathie*, Partie 3, Chap7). Une analyse de tels cas extrêmes sciurognathes, apparentés ou non aux Hystricognathi, a permis de mieux comprendre l'apparition de l'hystricognathie et d'envisager une évolution convergente de ce caractère.

Conclusion générale et perspectives

Les rongeurs possèdent une histoire riche qui nous a permis de formuler et tester plusieurs scénarios évolutifs. Leurs différents types morphologiques crâniens ont été considérés comme des réalisations structurales équivalentes en relation avec l'évolution du rongement. Nous avons pu mettre en évidence une évolution indépendante de la condition zygomassétérique hystricomorphe chez une famille de rongeurs sciurognathes, les Gliridae. Si l'apparition itérative de patrons crâniens s'accompagne de changements morphologiques similaires de la mandibule, il existe une certaine inertie phylogénétique dérivant de contraintes locales telles que des contraintes fonctionnelles ou développementales qui peuvent expliquer une préservation de l'apophyse coronoïde chez le genre hystricomorphe *Graphiurus*. Cet exemple souligne également les limites de l'utilisation d'une approche typologique pour l'interprétation de caractères morphologiques.

A l'aide de techniques de morphométrie géométrique, nous avons pu proposer une estimation de la part relative de la sélection et des contraintes sur l'évolution de la mandibule de rongeurs sciurognathes. La famille des Sciuridae a été particulièrement prise en considération. Dans cette famille, au sein de divers clades, l'acquisition d'un nouveau mode de vie s'accompagne de modifications morphologiques semblables de la mandibule et ces similarités ont été mises en relation avec la taille (Fig. 9.1). Les contraintes

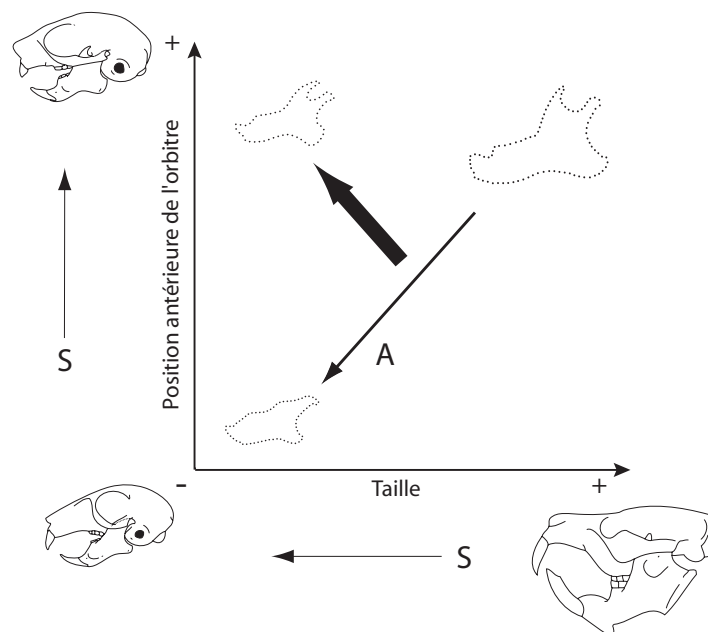


Fig. 9.1 Interférence entre des tendances allométriques (A) et sélectives (S). La combinaison morphologique qui caractérise les écureuils nains résulte d'un compromis entre deux exigences, celle d'une contrainte locale (allométrie) et celle liée à la sélection (position antérieure des yeux).

phylogénétiques ont également joué un rôle important dans l'évolution morphologique de la mandibule. Cette étude démontre l'apport indispensable du registre fossile pour l'enrichissement de l'image de la diversité réalisée. Le cas du nanisme chez les écureuils a permis de montrer que l'allométrie, qui joue un rôle déterminant dans la structuration de l'espace morphologique de la mandibule, a néanmoins été entravée par une sélection directionnelle (Fig. 9.1).

La divergence morphologique résultant de l'évolution en condition d'isolement insulaire du genre *Hypnomys* dans les îles Baléares a permis de mettre en évidence le rôle d'interactions interspécifiques sur l'évolution morphologique. Notre analyse démontre qu'*Eliomys* et *Hypnomys* ont divergé d'un point de vue adaptatif. Les modifications morphologiques profondes observées chez *Hypnomys* ont été mises en relation avec un élargissement de sa niche écologique associé à une absence de compétition. Ces changements évolutifs ont été suffisants pour que des tendances adaptatives vers une spécialisation (insectivorie) puissent s'inverser et évoluer vers un mode de vie plus généraliste (omnivorie - Fig. 9.2) dont rend compte sa morphologie crânienne qui diverge nettement du type gliridé généralisé.

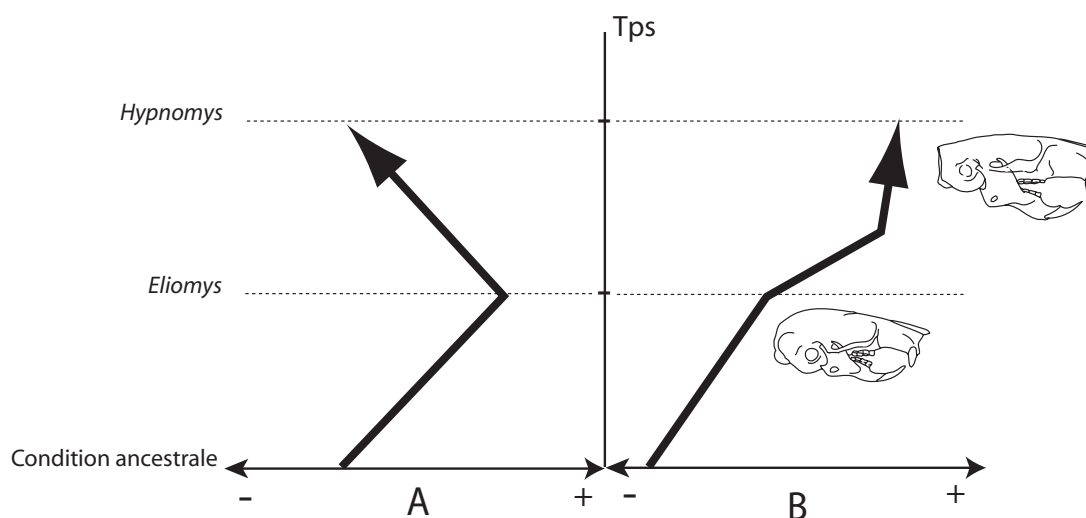


Fig. 9.2 Schéma présentant l'évolution de la spécialisation (A : -, omnivorie ; +, insectivorie) en lien avec une évolution morphologique (B). Chez *Hypnomys*, la colonisation des Baléares s'accompagne d'un retour à une condition plus omnivore par l'intermédiaire de l'acquisition de traits morphologiques inédits.

L'évolution de l'appareil masticateur des rongeurs constitue une mécanique complexe qui résulte d'un compromis entre deux fonctions : le rongement et la mastication. Dans ce groupe, toute modification de l'une affecte l'autre comme l'illustre le schéma des interactions mécaniques proposé par Satoh (1997 - Fig. 9.3). Une analyse de la mécanique masticatrice a permis de proposer une interprétation fonctionnelle du caractère hystricognathe. Si la classification subordinaire des Rodentia proposée par Tullberg (1899)

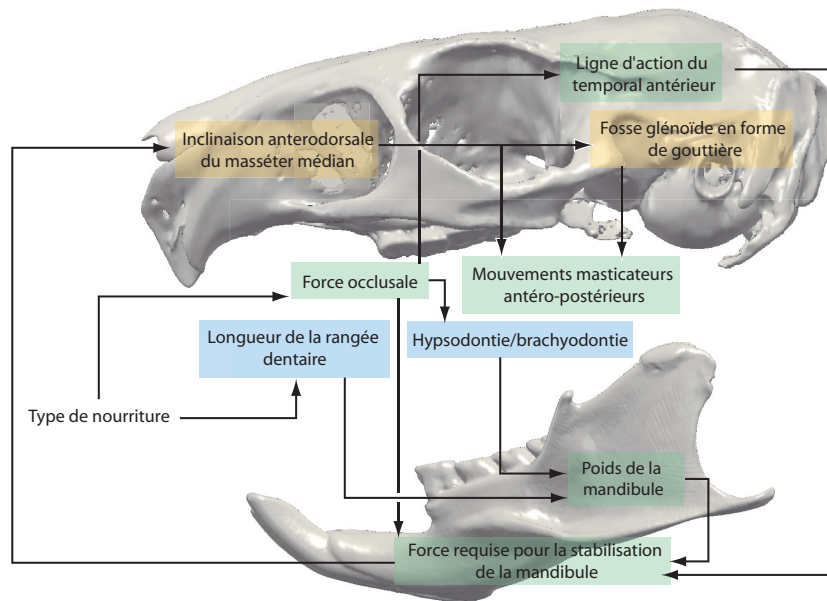


Fig. 9.3 Schéma qui illustre les relations complexes unissant les traits morphologiques liés à l’incision (jaune), à la mastication (bleu) ainsi qu’à d’autres aspects fonctionnels (vert). Modifié d’après Satoh (1997).

s’impose encore comme la dimension taxinomique la plus valide de l’ordre, nous avons été en mesure de montrer qu’il existe néanmoins une importante variabilité morphologique de la mandibule au sein des formes actuelles de rongeurs hystricognathes en relation avec leur écologie.

Cette variation a été quantifiée, il en ressort l’existence d’au moins deux morphotypes principaux, un morphotype cavioidé et un morphotype octodontoïde. Une variation morphologique aussi sensible explique en partie le récent débat concernant la position systématique du dernier représentant identifié des Ctenohystrica, *Laonastes aenigmamus*. Le sous-ordre regroupant l’ensemble des rongeurs hystricognathes exclut ce taxon qui possède néanmoins une mandibule dont l’apophyse angulaire est située dans un plan distinct de celui de l’alvéole de l’incisive, caractère qui fut utilisé par Tullberg en 1899 pour définir et nommer le sous-ordre des Hystricognathi. Le même problème se pose encore plus pour la mandibule de *Tsaganomys* qui est typiquement hystricognathe, pourtant ce taxon n’appartient pas au sous-ordre du même nom.

Ainsi, l’un des problèmes majeurs ne repose pas tant dans la reconnaissance de l’hystricognathie mais plutôt dans le nom utilisé pour désigner ce groupe de rongeur, ou plus exactement à l’ensemble des formes actuelles de ce groupe. De Queiroz (1994) évoque un problème du même ordre pour la définition de la classe des “Mammalia” qui repose sur la description de groupes actuels et non sur celle de l’ensemble des êtres vivants susceptibles de posséder des mamelles. Pour De Queiroz (1994), “*Taxonomists [...] grant*

more importance to such things as usage, usefulness, and nomenclatural convention (e.g., priority than to descriptive accuracy". Nous avons montré, avec l'exemple des Diatomyidae ou des Tsagnomyidae, que l'hystricognathie ne peut pas être définie de manière non équivoque chez les représentants basaux du sous-ordre. En réalité, la définition même de l'hystricognathie pourrait même être remise en cause chez certains caviomorphes, plus exactement pour le morphotype caviöide très proche de formes sciurognathes. Dans leur cas, la définition de l'hystricognathie est largement conjecturale. La reconnaissance de l'état hystricognathe de la mandibule pour ce groupe résulte plus de sa parenté avec les autres rongeurs d'Amérique du Sud et de sa présence sur ce continent que du caractère hystricognathe lui même.

A l'avenir, plusieurs perspectives sont envisageables :

Une nouvelle étude du registre fossile permettra de comprendre les modalités et les rythmes de l'évolution morphologique au sein des Ctenohystrica. Seules les données paléontologiques pourront permettre de mieux appréhender l'histoire évolutive de ce groupe et de lever les ambiguïtés concernant leur arrivée en Amérique du Sud. En complément de futures découvertes, une nouvelle analyse des formes fossiles apparentées aux Hystricognathi, Diatomyidae et cténodactyloïdes, semble indispensable pour comprendre les modalités d'apparition de l'hystricognathie. A la lueur de nos résultats, il convient également de s'intéresser une nouvelle fois à certaines familles éteintes dont les affinités avec les autres groupes de rongeurs restent largement incertaines, telles que les Theridomyidae ou les Cylindrodontidae. Compte tenu de la qualité du registre fossile d'Amérique du Sud, une utilisation des méthodes de morphométrie géométrique, employées tout au long de ce travail, apparaît également envisageable sur des formes éteintes. Elle pourrait permettre, entre autre, d'inférer un impact des changements environnementaux sur l'évolution et la diversification des rongeurs caviomorphes.

Pour les rongeurs hystricognathes, nous disposons d'un important échantillon morphologique. Ce jeu de données morphologiques associé au foisonnement des études de phylogénie moléculaire permettent d'envisager une évaluation de la variation morphologique, liée à la taille et à l'écologie, en tenant compte des relations de parenté entre les divers groupes de rongeurs. Une telle approche peut être prolongée à l'aide d'une méthode de partition de variance (*e.g.* Desdevises *et al.*, 2003). En outre, la disponibilité de nombreuses données phylogénétiques permet d'envisager une comparaison des taux d'évolution morphologiques et moléculaires afin d'estimer lequel de ces marqueurs permet au mieux de décomposer les changements qui accompagnent les phénomènes de

radiation.

La description des morphotypes caviöide et octodontoïde sera complétée par une description comparative de leurs muscles masticateurs associée à une étude de leur poids (Hiimae, 1971). Pour chaque muscle, la force relative exercée le long de leur ligne d'action sera calculée. Ainsi, un modèle mécanique des muscles et de leur effet sur les mouvements masticateurs permettra de vérifier les hypothèses formulées sur le lien entre la morphologie mandibulaire et la direction des mouvements masticateurs. Cette étude biomécanique pourrait également être renforcée par une analyse de la microstructure osseuse de la mandibule. Une étude des patrons de covariation entre le crâne et la mandibule sera conduite afin de déterminer dans quelle mesure ces deux parties constituent une unité fonctionnelle. L'utilisation d'une approche bipartitionnée des moindres carrés partiels ou 2B-PLS ("Two-Block Partial Least-Squares", Sampson *et al.*, 1989 ; Rohlf & Corti, 2000) pourrait permettre d'explorer de tels patrons de covariation entre ces deux structures. Dans une perspective évo-dévo, ces patrons de covariation seront ensuite comparés aux patrons de variation liés à l'ontogenèse de manière à évaluer une évolution conjointe de traits morphologiques au cours de leur développement.

Références bibliographiques

- ACKERMANN RR, CHEVERUD J. 2002. Discerning Evolutionary Processes in Patterns of Tamarin (Genus *Saguinus*) Craniofacial Variation. *American Journal of Physical Anthropology* 117: 260-271.
- ADKINS RM, GELKE EL, ROWE D, HONEYCUTT RL. 2001. Molecular phylogeny and divergence time estimates for major rodent groups: evidence from multiple genes. *Molecular Biology and Evolution* 18: 777-791.
- ADKINS RM, WALTON AH, HONEYCUTT RL. 2002. High level systematics of rodents and divergence times estimates based on two congruent nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 409-420.
- ADKINS RM, WALTON AH, HONEYCUTT R. 2003. Higher-level systematics of rodents and divergence time estimates based on two congruent nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 409-420.
- ALBERCH P. 1980. Ontogenesis and morphological diversification. *American Zoologist* 20: 653-667.
- ALBERCH P. 1982. Ontogenesis and morphological diversification. *American Zoologist* 20: 653-667.
- ALCOVER JA. Journal of World Prehistory submitted.
- ALIBERT P, RENAUD S, DOD B, BONHOMME F, AUFRAY J-C. 1994. Fluctuating asymmetry in the *Mus musculus* hybrid zone: a heterotic effect in disrupted co-adapted genomes. *Proceedings of the Royal Society of London B* 258: 53-59.
- ALSTON ER. 1876. On the classification of the order Glires. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1876:61-98.
- ANGERBJÖRN A. 1986. Gigantism in island populations of wood mice (*Apodemus*) in Europe. *Oikos* 47: 47-56.
- ARMBRUSTER WS, SCHWAEGERLE KE. 1996. Causes of covariation of phenotypic traits among populations. *Journal of Evolutionary Biology* 9: 261-276.
- ARNOLD SJ. 1992. Constraints on phenotypic evolution. *The American Naturalist* 140: 85-107.
- ARTHUR W. 2001. Developmental drive: an important determinant of the direction of phenotypic evolution. *Evolution and Development* 3: 271-278.
- ATCHLEY WR, HALL BK. 1991. A model for development and evolution of complex morphological structures. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 66: 101-157.
- AUFRAY J-C, ALIBERT P, LATIEULE C, DOD B. 1996. Relative warp analysis of skull shape across the hybrid zone of the house mouse (*Mus musculus*) in Denmark. *Journal of Zoology* 240: 441-455.

- B**AKER AJ. 1980. Morphometric differentiation in New Zealand population of house sparrow (*Passer domesticus*). *Evolution* 34: 638-653.
- BAKER AJ, MOEED A. 1979. Evolution in the introduced New Zealand population of the common myna, *Acridotheres tristis* (Aves: Sturnidae). *Canadian Journal of Zoology* 57: 570-584.
- BALDWIN M. 1896. A new Factor in Evolution. *The American Naturalist* 30: 441-451.
- BALL SS, ROTH VL. 1995. Jaw muscles of New World squirrels. *Journal of Morphology* 224: 265-291
- BATE DMA. 1909. Preliminary note on a new artiodactyle from Mallorca *Myotragus balearicus*, gen. et sp. nov. *Geological Magazine* 6: 385-389.
- BATE DMA. 1919. On a new genus of extinct Muscardine Rodent from Balearic Islands. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1918: 209-222.
- BATE DMA. 1945. Pleistocene shrews from the larger Western Mediterranean islands. *Annals Magazine Natural History* 11: 738-769.
- BECHT G. 1953. Comparative biologic-anatomical researches on mastication in some mammals. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 56: 508-526.
- BEKELE A. 1983. The comparative functional morphology of some head muscles of the rodents *Tachyoryctes splendens* and *Rattus rattus*. I. *Mammalia* 47: 395-419.
- BENTON MJ. 1997. Vertebrate palaeontology. Chapman & Hall: London.
- BENTZ S, MONTGELARD C. 1999. Systematic position of the African dormouse *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae) assessed from cytochrom b and 12S rRNA mitochondrial genes. *Journal of Mammalian evolution* 6: 67-83.
- BLAINVILLE DE HMD. 1816. Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du règne animal. *Bulletin des Sciences par la Société Philomathique de Paris* 3: 105-124.
- BLAINVILLE DE HMD. 1826. . *Bulletin des Sciences par la Société Philomathique de Paris* 3: 105-124.
- BOCK WJ. 1958. Preadaptation and multiple evolutionary pathways. *Evolution* 13: 194-211.
- BOOKSTEIN FL. 1991. Morphometrics tool for landmark data: Geometry and Biology. Cambridge University Press: Cambridge.
- BOVER P, ALCOVER JA. 2003. Understanding late Quaternary extinctions: the case of *Myotragus balearicus* (Bate, 1919). *Journal of Biogeography* 30: 771-781.
- BOVER P, ALCOVER JA. 2008. Extinction of the Autochthonous Small Mammals from Mallorca (Gymnesic Islands, Western Mediterranean Sea) and its ecological consequences. *Journal of Biogeography* 35: 1112-1122.
- BRANDT JK. 1855. Beiträge zur nahern Kenntnissder Säugethiere Russlands. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St Petersbourg* 69: 1-375.
- BRUIJN DE H. 1966. On the Pleistocene Gliridae (Mammalia, Rodentia) from Malta and Mallorca. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 78: 480-496.
- BRYANT MD. 1945. Phylogeny of nearctic Sciuridae. *The American Midland Naturalist* 33: 257-

390.

- BRYANT JD, MCKENNA MC. 1995. Cranial anatomy and phylogenetic position of *Tsaganomys altaicus* (Mammalia, Rodentia) from the Hsanda Gol Formation (Oligocène), Mongolia. *American Museum Novitates* 3156: 1-42.
- BUGGE J. 1985. Systematic value of the carotid arterial pattern in Rodents. Pp. 381-402 in WPLuckett & J-L Hartenberger, eds. *Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis*. Plenum Press: New York.
- BULL JJ, CHARNOV EL. 1985. On irreversible evolution. *Evolution* 39: 1149-1155.
- BUTLER P. 1980. Functional aspects of the evolution of rodents molars. *Paleovertebrata, Mémoire du Jubilé R. Lavocat* 249-262
- BUTLER P. 1985. Homologies of molar cusps and crests, and their bearing on assessments of rodent phylogeny. Pp. 381-401 in: WP Lockett & Hartenberger J-L, eds. *Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis*. Plenum Press: New York.
- BURKE JJ. 1936. *Ardynomys* and *Desmatolagus* in the North American Oligocene. *Annals Carnegie Museum* 25: 135-154.
- CARROLL SP, BOYD C. 1992. Host race radiation in the soapberry bug: natural history with the history. *Evolution* 46: 1052-1069.
- CASTILLO AH. 2005. Rapid diversification of South American tuco-tucos (*Ctenomys*; Rodentia, Ctenomyidae): contrasting mitochondrial and nuclear intron sequences. *Journal of Mammalogy* 86: 170-179.
- CHARLES C, JAEGER JJ, MICHAUX J, VIRIOT L. 2007. Dental Microwear in relation to changes in the direction of mastication during the evolution of Myodonta (Rodentia, Mammalia). *Naturwissenschaften* 94:71-75.
- CHEVERUD J. 1982. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution* 36: 499-516.
- CHEVERUD JM. 1995. Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *The American Naturalist* 145: 63-89.
- CLAUDE J, PARADIS E, TONG H, AUFRAY JC. 2003. A geometric morphometric assessment of the effects of environment and cladogenesis on the evolution of the turtle shell. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 485-501.
- CONWAY MORRIS S. 1998. The crucible of creation. The Burgess Shale and the rise of animals. Oxford University Press: Oxford.
- COOK JA, LESSA EP. 1998. Are rates of diversification in subterranean South American tuco-tucos (genus *Ctenomys*, Rodentia: Octodontidae) unusually high? *Evolution* 52: 1521-1527.
- COUES E, ALLEN JA. 1877. Monographs of North American Rodentia. *Geological Survey* 11: 1-1091.
- CRAMPTON JS. 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia* 28: 179-186.
- CUBO J, LEGENDRE P, RICQLÈS DE A, MONTES L, MARGERIE DE E, CASTANET J, DESDEVICES Y. 2008.

Phylogenetic, functional, and structural components of variation in bone growth rate of amniotes. *Evolution and Development* 10: 213-223.

CURIO E. 1973. Towards a methodology of teleonomy. *Experientia* 29: 1045-1058.

DAAMS R, BRUIJN DE H. 1995. A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology. *Hystrix* 6: 1-50.

DARWIN C. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for life. John Murray: London.

DAWSON MR. 1977. Late Eocene radiations: North America, Europe and Asia. *Geobios* 1: 195-209.

DAWSON M, LI CK, QI T. 1984. Eocene ctenodactyloid rodents (Mammalia) of Eastern and Central Asia. Pp. 138-150 in RM Mengel, ed. *Papers in Vertebrate Paleontology Honoring Robert Warren Wilson*. Carnegie Museum of Natural History: Pittsburgh.

DAWSON MR, MARIVAUX L, LI C, BEARD C, MÉTAIS G. 2006. *Laonastes aenigmamus* and the "Lazarus effect" in Recent Mammals. *Science* 311: 1456-1458.

D'ERCHIA AM, GISSI C, PESOLE G, SACCONI C, ARNASON U. 1996. The guinea-pig is not a rodent. *Nature* 381: 597-600.

DEBRY RW, SAGEL RM. 2001. Phylogeny of Rodentia (Mammalia) inferred from the nuclear-encoded gene IRBP. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19: 290-301.

DEBRY RW. 2003. Identifying conflicting signal in a multigene analysis reveals a highly resolved tree: the phylogeny of Rodentia (Mammalia). *Systematic Biology* 52: 604-617.

DESDEVISES Y, LEGENDRE P, AZOUZI L, MORAND S. 2003. Quantifying phylogenetically structured environmental variation. *Evolution* 57: 2647-2652.

DOLLO L. 1893. Les lois de l'évolution. *Bulletin de la Société belge de géologie, de paléontologie et d'hydrologie* 7: 164-166.

DOLLO L. 1905. Les dinosauriens adaptés à la vie quadrupède secondaire. *Bulletin de la Société belge de géologie, de paléontologie et d'hydrologie* 19 : 441-448.

DOLLO L. 1912. Les céphalopodes adaptés à la vie nectique secondaire et à la vie benthique tertiaire. *Zoological Jahrbuch* 27: 419-438.

DRYDEN IE, MARDIA KV. 1998. Statistical Shape Analysis. John Wiley & Sons Ltd: Chichester.

EASTMAN CB. 1982. Hystricomorphy as the primitive condition of the rodent masticatory apparatus. *Evolutionary Theory* 6: 163-165.

ELDREDGE N. 1989. Macroevolutionary dynamics: species, niches and adaptive peaks. McGraw-Hill: New York.

ELLERMAN JR. 1940. The families and genera of living rodents, Vol. I. British Museum: London.

ENDLER JA. 1995. Multiple-trait coevolution and environmental gradients in guppies. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 22-29.

EVANS AR, WILSON GP, FORTELIUS M, JERNVALL JJ. 2007. High-level similarity of dentitions in carnivorans and rodents. *Nature* 445: 78-81.

- F**AULKES CG, VERHEYEN E, VERHEYEN W, JARVIS JUM, BENNETT NC. 2004. Phylogeographical patterns of genetic divergence and speciation in African mole-rats (Family: Bathyergidae). *Molecular Ecology* 13: 613-629.
- FERSON S, ROHLF FJ, KOEHN RK. 1985. Measuring shape variation of two-dimensional outlines. *Systematic Zoology* 34: 59-68.
- FISHER RA. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press: Oxford.
- FLYNN LJ, MORGAN E. 1975. A nunusual diatomyid rodent from an infrequently sampled late miocen interval in the Siwaliks of Pakistan. *Palaeontologia Electronica* 8.1.17A 1:10.
- FLYNN LJ, JACOBS LL, CHEEMA IU. 1986. Baluchimyinae. A new Ctenodactyloid Rodent subfamily from the Miocene of Baluchistan. *American Museum Novitates* 2841 1-58.
- FORSYTH MAJOR CJ. 1893. On some Miocene squirrels, with remarks on the dentition and the classification of the Sciurinae. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1893: 179-215.
- FORTELIUS M, SOLOUNIAS N. 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates* 3301: 1-36.
- FUTUYMA DJ. 1987. On the role of species in anagenesis. *American Naturalist* 130: 465-473.
- FUTUYMA DJ, MORENO G. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 207-233.
- G**EOURGE W. 1985. Reproductive and chromosomal characters of ctenodactylids as a key of their evolutionary relationship. Pp. 453-474 in WP Luckett & J-L Hartenberger, eds. *Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis*. Plenum Press: New York.
- GERVAIS P. 1848. Zoologie et paléontologie française. Schlosser: Paris.
- GIBBS HL, GRANT PR. 1987. Oscillating selection on Darwin's finches. *Nature* 327: 511-513.
- GIVNISH TJ, SYTSMA KJ. 1997. Molecular evolution and adaptive radiation. University of Cambridge: Cambridge.
- GOMES RODRIGUES H, MERCERON G, VIRIOT L. A new ecological approach to Muridae (Rodentia, Mammalia) inferred from dental microwear: application to the fossil species *Saïdomys afarensis* (Hadar, Ethiopia). *Naturwissenschaften* Submitted.
- GORDON KD. 1982. A study of microwear in Chimpanzee molars: implications for dental microwear anlysis. *American Journal of Physical Anthropology* 59: 195-215.
- GOULD SJ. 1970. Dollo on Dollo's law: irreversibility and the status of evolutionary laws. *Journal of the History of Biology* 3: 189-212.
- GOULD SJ. 1973. Positive allometry of antlers in the "Irish Elk", *Megaloceros giganteus*. *Nature* 244: 375-376.
- GOULD SJ. 1984. Covariance sets and ordered geographic variation in *Cerion* from Aruba, Bonaire and Curacao: a way of studying nonadaptation. *Systematic Zoology* 33: 217-237.

- GOULD SJ. 1989. A developmental constraint in Cerion, with comments on the definition and interpretation of constraint in Evolution. *Evolution* 43: 516-539.
- GOULD SJ, LEWONTIN RC. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London. Biological Series B* 205: 581-597.
- GOULD SJ, VRBA E. 1982. Exaptation-a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-5.
- GRANT PR, GRANT BR. 2008. How and why species multiply. The radiation of Darwin's finches. Princeton University Press: Princeton and Oxford.
- GRAUR D, HIDE WA, LI W-H. 1991. Is the guinea-pig a rodent? *Nature* 351: 649-652.
- GREAVES WS. 1973. The inference of jaw motion from tooth wear facets. *Journal of Paleontology* 47: 1000-1001.
- GREAVES WS. 1980. The mammalian jaw mechanism - the high glenoid cavity. *American Naturalist* 116:432-440.
- H**AAS O, SIMPSON GG. 1946. Analysis of some phylogenetic terms, with attempts at redefinition. *Proceedings of the American Philosophical Society* 90: 319-349.
- HAFNER JC, HAFNER MS. 1988. Heterochrony in rodents. Pp. 217-235 in: ML McKinney, ed. *Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach*. Plenum Press: New York.
- HALDANE JBS. 1932. The causes of evolution. Longman: New York.
- HALL BK. 1998. Evolutionary Developmental Biology. Chapman: London.
- HARTENBERGER J-L. 1971. Etude systématique des Théridomyidés de l'Eocène supérieur. *Mémoires de la Société Géologique de France* 52 : 1-76.
- HARTENBERGER JL. 1973. Etude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Eocène supérieur. *Mémoires de la Société Géologique de France* 117 : 1-76.
- HARTENBERGER J-L. 1985. The order Rodentia: Major questions on their evolutionary origin, relationships and suprafamilial systematics. Pp. 1-33 in: WP Luckett & J-L Hartenberger, eds. *Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis*. Plenum Press: New York and London.
- HARTENBERGER J-L. 1994. The evolution of Gliroidea. Pp. 19-33 in: Y Tomida & T Setoguchi, eds. *Rodents and Lagomorphs families of Asian origins and diversification*. National Science Museum Monographs: Tokyo.
- HARTENBERGER J-L. 1998. Description de la radiation des Rodentia (Mammalia) du Paléocène supérieur au Miocène ; incidences phylogénétiques? *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 326: 439-444.
- HENDEY QB. 1981. Paleoecology of the late Tertiary fossil occurrences in «E» Quarry, Langebaanweg, South Africa, and a reinterpretation of their geological context. *Annals of the South African Museum* 84: 1-104.
- HERRON MD, CASTOE TA, PARKINSON CL. 2004. Sciurid phylogeny and the paraphyly of Holarctic ground squirrels (*Spermophilus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 1015-1030.
- HIEMAE K, HOUSTON WJB. 1971. The structure and function of the jaw muscles in the rat (*Rattus*

- norvegicus* L.) I. Their anatomy and internal architecture. *Zoological Journal of the Linnean Society* 50: 75-99.
- HILL JE. 1959. A north Bornean pygmy squirrel, *Glyphotes simus* Thomas, and its relationships. *Bulletin of the British Museum* 5: 257-266.
- HODIN J. 2000. Plasticity and constraints in Development and Evolution. *Journal of Experimental Zoology* 288: 1-20.
- HOFFSTETTER R. 1973. Origine, compréhension et signification des taxons de rang supérieur: quelques enseignement tires de l'histoire des mammifères. *Annales de Paléontologie* 59 : 137-169.
- HOLDEN ME. 2005. Family Gliridae. Pp. 819-841 in: DE Wilson & DM Reeder, eds. *Mammals species of the world, a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution press: Washington.
- HOLT RD, GAINES MS. 1992. Analysis of adaptation in heterogeneous landscape: implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology* 6: 433-447.
- HOOKER JJ, WEIDMANN M. 2007. A diverse rodent fauna from the middle Bartonian (Eocene) of Les Alleveys, Switzerland : snapshot of the early theridomyid radiation. *Swiss Journal of Geosciences* 100: 469-493.
- HOPKINS SSB. 2006. Causes of lineage decline in the Aplodontidae: testing for the influence of physical and biological change. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 246: 331-353.
- HOPKINS SSB. 2008. Phylogeny and evolutionary history of the Aplodontoidea (Mammalia: Rodentia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 153: 769-838.
- HUCHON D, CATZEFLIS F, DOUZERY EJP. 2000. Variance of molecular dating, evolution of rodents, and the phylogenetic affinities between Ctenodactylidae and Hystricognathi. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 393-402.
- HUCHON D, DOUZERY E. 2001. From the Old World to the New World: a molecular chronicle of the Phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20: 238-251.
- HUCHON D, MADSEN O, SIBBALD M, AMENT K, STANHOPE MJ, CATZEFLIS F, DE JONG WW, DOUZERY E. 2002. Rodent phylogeny and a timescale for the evolution of glires: Evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes. *Molecular Biology and Evolution* 19: 1053-1065.
- HUCHON D, CHEVRET P, JORDAN U, KILPATRICK CW, RANWEZ V, JENKINS PD, BROSIUS J, SCHMITZ J. 2007. Multiple molecular evidences for a living mammalian fossil. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 7495-7499.
- HUSSAIN ST, DE BRUIJN H, LEINDERS JM. 1978. Middle Eocene Rodents from the Kala Chitta Range (Punjab, Pakistan). *Palaeontology* 81: 101-112.
- INGRAM CM, BURDA H, HONEYCUTT RL. 2004. Molecular phylogenetics and taxonomy of the African mole rats, genus *Cryptomys* and the new genus *Coetomys* Gray, 1864. *Molecular*

Phylogenetics and Evolution 31: 997-1014.

- J**AEGER JJ. 1996. Les Mondes fossiles. Seuil : Paris.
- JANIS CM, DAWSON M, FLYNN LJ. 2008. Glires summary. Pp. 263-292 in CM Janis, GF Gunnell & MD Uhen, eds. *Evolution of Tertiary Mammals of North America, vol. 2 small mammals, Xenarthrans and marine mammals*. Cambridge University Press: Cambridge.
- JANSA SA, WEKSLER M. 2004. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 256-276.
- JENKINS PD, KILPATRICK CW, ROBINSON MF, TIMMINS RJ. 2005. Morphological and molecular investigations of a new family, genus and species of rodent (Mammalia: Rodentia: Hystricognatha) from Lao PDR. *Systematics and Biodiversity* 2: 419-454.
- JOHNSTON RF, SELANDER RK. 1971. Evolution in the house sparrow. II. Adaptive differentiation in North American populations. *Evolution* 25: 1-28.
- K**AHMANN H, THOMS G. 1972. Der Gartenschläfer *Eliomys quercinus ophiusae* Thomas, 1925 von der Pityuseninsel Formentera (Lebensführung). *Veroeffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung* 16: 29-49.
- KENDALL D. 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* 9: 428-430.
- KENT JT. 1994. The complex Bingham distribution and shape analysis. *Journal of the Royal Statistical Society* 56: 285-299.
- KIMURA M. 1983. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge University Press: Cambridge.
- KLINGENBERG CP. 2002. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Gene* 287: 3-10.
- KOENIGSWALD W. 1995. Enamel differentiations in Myoxid incisors and their systematic significance. *Hystrix* 6: 99-107.
- KOENIGSWALD W, SANDER MP, LEITE MB, MÖRS T, SANTEL W. 1994. Functional symmetries in the schmelzmuster and morphology of rotless rodent molars. *Zoological Journal of the Linnean Society* 110: 141-179.
- KORTH WW. 1984. Earliest Tertiary evolution and radiation of rodents in North America. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 24: 1-71.
- KORTH WW. 1994. The Tertiary records of Rodents in North America. Plenum Publishing Corporation: New York.
- KRIMBAS CB. 1984. On adaptation, neo-Darwinian tautology, and population fitness. *Evolutionary biology* 17: 1-57.
- KUHL FP, GIARDINA CR. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing* 18: 259-278.
- L**ANDE R. 1978. Evolutionary mechanisms of limb loss in tetrapods. *Evolution* 32: 73-92.
- LANDE R. 1981. Models of speciation by sexual selection of polygenic traits. *Proceedings of the*

- National Academy of Sciences* 78: 3721-3725.
- LANDRY SO. 1957. The interrelationships of the New and Old World hystricomorph rodents. *University of California Publication Zoology* 56: 1-118.
- LAVOCAT R. 1951. Le Parallélisme chez les rongeurs et la classification des porcs-épics. *Mammalia* 15: 32-38
- LAVOCAT R. 1969. La systématique des rongeurs hystricomorphes et la dérive des continents. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences* 269: 1496-1497.
- LAVOCAT R. 1973. Les rongeurs du Miocène d'Afrique Orientale I. Miocène inférieur. *Mémoires et Travaux de l'EPHE* 1: 1-284.
- LAVOCAT R. 1976. Rongeurs du Bassin Déséadain de Salla-Luribay. *Paleovertebrata* 7: 15-90.
- LAVOCAT R. 1980. The implications of rodent paleontology and biogeography to the geographical sources and origin of Platyrrhine primates. in Pp. 93-102 RL Ciochon & AB Chiarelli, eds. *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*. Plenum Press: New York.
- LAZZARI V, TAFFOREAU, P, AGUILAR J-P, MICHAUX J. 2008. Topographic maps applied to comparative molar morphology: the case of murine and cricetine dental plans (Rodentia, Muroidea). *Paleobiology* 34: 46-64.
- LEBRUN R. 2008. Evolution and development of the strepsirrhine primate skull. Thèse de doctorat, Université de Montpellier et de Zürich. 209p.
- LESSA EP. 1990. Morphological evolution of subterranean mammals: integrating structural, functional, and ecological perspectives. Pp. 211-230 in: E Nevo & OA Reig, eds. *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. Allan Liss: New York.
- LEWONTIN RC. 1978. Adaptation. *Scientific American* 239: 212-230.
- LI CK. 1974. A probable geomyoid rodent from middle Miocene of Linchu, Shantung. *Vertebrata Palasiatica* 12:43-53.
- LI W-H, HIDE WA, ZHARKIKH A, MA D-P, GRAUR D. 1992. The molecular taxonomy and evolution of the guinea-pig. *Journal of Heredity* 83: 174-181.
- LOSOS JB, IRSCHICK DJ, SCHOENER TW. 1994. Adaptation and constraint in the evolution of Bahamian Anolis lizards. *Evolution* 48: 1786-1798.
- LUCKETT WP. 1985. Superordinal and interordinal affinities of Rodents: developmental evidence from the dentition and placentation. Pp. 227-276 in WP Lockett & J-L Hartenberger, eds. *Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis*. Plenum Press: New York.
- LUCKETT WP, HARTENBERGER J-L. 1985. Evolutionary relationships among rodents: comments and conclusion Pp. 685-712 in WP Lockett & J-L Hartenberger, eds. *Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis*. Plenum Press: New York.
- LUCKETT WP, HARTENBERGER J-L. 1993. Monophyly or polyphyly of the order Rodentia: Possible conflict between morphological and molecular interpretations. *Journal of Mammalian Evolution* 1: 127-147.

- MAIER W, SCHRENK F. 1987. The hystricomorphy of the Bathyergidae, as determined from ontogenetic evidence. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 56: 156-164.
- MAIER W, KLINGLER P, RUF I. 2003. Ontogeny of the medial masseter muscle, pseudo-myomorphy, and the systematic position of the Gliridae. *Journal of Mammalian Evolution* 9: 253-269.
- MARIVAUX L, VIANEY-LIAUD M, WELCOMME JL, JAEGER JJ. 2002. The role of Asia in the origin and diversification of Hystricognathous rodents. *Zoologica Scripta* 31: 225-239.
- MARIVAUX L, WELCOMME J-L. 2003. New diatomyid and baluchimyine rodents from the Oligocene of Pakistan (Bugti Hills, Balochistan): systematic and paleobiogeographic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 420-434.
- MARIVAUX L, VIANEY-LIAUD M, JAEGER JJ. 2004. High-level phylogeny of early Tertiary rodents : dental evidences. *Zoological journal of the Linnean Society* 142: 105-134.
- MARSHALL CR, RAFF EC, RAFF RA. 1994. Dollo's law and the death and resurrection of genes. *The Proceedings of the National Academy of Sciences* 91: 12283-12287.
- MARTIN T. 1994. African origin of caviomorph rodents is indicated by incisor enamel microstructure. *Paleobiology* 20: 5-13.
- MARTIN T. 1995. Incisor enamel microstructure and phylogeny interrelationships of Pedetidae and Ctenodactyloidae (Rodentia). *Berliner Geowissenschaftlich Abhandlungen* 16: 693-707.
- MARTIN T. 1999. Evolution of incisor enamel microstructure in Theridomyidae (Rodentia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 550-565.
- MATTHEW WD, GRANGER WG. 1923. New Bathyergidae from the Oligocene of Mongolia. *American Museum Novitates* 101: 1-5.
- MAYNARD SMITH J, SAVAGE RJG. 1959. The mechanics of mammalian jaws. *School Science Review* 40: 289-301.
- MAYNARD-SMITH J, BURIAN J, KAUFMAN S, ALBERCH P, CAMPBELL J, GOODWIN B, LANDE R, RAUP D, WOLPERT L. 1985. Developmental constraints and evolution. *The Quarterly Review of Biology* 60: 265-287.
- MAYR E. 1963. Animal species and evolution. Belknap Press: Cambridge.
- MAYR E. 1983. How to carry out the adaptationist program. *The American Naturalist* 121: 324-334.
- MAYR E. 1986. Natural selection: the philosopher and the biologist. *Paleobiology* 12: 233-239.
- MAYR E. 1988. Toward a new philosophy of biology: observations of an evolutionist. Belknap Press: Cambridge.
- MCKENNA MC, BELL SK. 1997. Classification of Mammals above the species Level. Columbia University Press: New York.
- MEIN P, GINSBURG L. 1997. Les mammifères du gisement miocène inférieur de Li Mae Long, Thaïlande : systématique, biostratigraphie et paléoenvironnement. *Geodiversitas* 19: 783-844.
- MENG J. 1990. The auditory region of *Reithroparamys delicatissimus* (Mammalia, Rodentia) and

- its systematic implications. *American Museum Novitates* 2972: 1-35.
- MERCER JM, ROTH VL. 2003. The effects of Cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science* 299: 1568-1572.
- MERCERON G, BLONDEL C, BRUNET M, SEN S, SOLOUNIAS N, VIRIOT L, HEINTZ E. 2004. The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 207: 143-163.
- MERCERON G, UNGAR P. 2005. Dental microwear and palaeoecology of bovids from the Early Pliocene of Langebaanweg, Western Cape province, South Africa. *South African Journal of Science* 101: 365-370.
- MICHAUX J, CATZEFLIS F. 2000. The bushlike radiation of muroid rodents is exemplified by the molecular phylogeny of the LCAT nuclear gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17: 280-293.
- MICHAUX JR, GOÛY DE BELLOCQ J, SARA M, MORAND S. 2002. Body size increase in rodent populations: a role for predators. *Global Ecology and Biogeography* 11: 427-436.
- MICHAUX J, CHEVRET P, RENAUD S. 2007. Morphological diversity of Old World rats and mice (Rodentia, Muridae) mandible in relation with phylogeny and adaptation. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 45: 263-279.
- MILLER GS, GIDLEY JW. 1918. Synopsis of the supergeneric groups of rodents. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 8: 431-448.
- MILLIEN V. 2004. Relative effects of climatic changes, isolation and competition on body size evolution in the Japanese field mouse, *Apodemus argenteus*. *Journal of Biogeography* 31: 1267-1276.
- MILLS DH. 1976. Osteological study of the Pleistocene dormouse *Hypnomys morpheus* Bate from Mallorca (Rodentia, Gliridae). *Publications from the Palaeontological Institution of the University of Uppsala* 4: 4-57.
- MONTGELARD C, BENTZ S, TIRARD C, VERNEAU O, CATZEFLIS FM. 2002. Molecular systematics of Sciurognathi (Rodentia): the mitochondrial cytochrome b and 12S rRNA genes support the Anomaluroidea (Pedetidae and Anomaluridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22: 220-233.
- MONTGELARD C, MATTHEE CA, ROBINSON TJ. 2003. Molecular systematics for dormice (Rodentia: Gliridae) and the radiation of Graphiurus in Africa. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 1947-1955.
- MOORE J, WILLMER P. 1997. Convergent evolution in invertebrates. *Biological Reviews* 72: 1-60.
- MOUCHATY SK, CATZEFLIS F, JANKE A, ARNASON U. 2001. Molecular evidence of an African Phiomorpha-South American Caviomorpha clade and support for Hystricognathi based on the complete mitochondrial genome of the cane rat (*Thryonomys swinderianus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18: 1271-135.
- MURPHY WJ, EIZIRIK E, JOHNSON WE, ZHANG YP, RYDER OA, O'BRIEN S. 2001. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature* 409: 614-618.

- N**EDBAL MA, HONEYCUTT RL, SCHLITTER DA. 1996. Higher-level systematics of rodents (Mammalia, Rodentia): evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. *Journal of Mammalian Evolution* 3: 201-237.
- NELSON S, BADGLEY C, ZAKEM E. 2005. Microwear in modern squirrels in relation to diet. *Paleontologia Electronica* 8: 14A:15p.
http://palaeo-electronica.org/paleo2005_1/nelson14/issue1_05.html.
- NIETHAMMER J, KRAPP F. 1978. Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 1, Nagetiere - Rodentia I (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae). Aula verlag: Wiesbaden.
- NIKLAS KJ. 1997. The evolutionary biology of plants. University of Chicago Press: Chicago.
- NOWAK R. 1999. Walker's Mammals of the World, Vol II, 6th edit. The John Hopkins University Press: Baltimore.
- NUNOME M, YASUDA SP, SATO JJ, VOGEL P, SUZUKI H. 2007. Phylogenetic relationships and divergence times among dormice (Rodentia, Gliridae) based on three nuclear genes. *Zoologica Scripta* 36: 537-546.
- O**FFERMANS M, DE VREE F. 1989. Morphology of the masticatory apparatus in the springhare, *Pedetes capensis*. *Journal of Mammalogy* 70: 701-711
- OGNEV S. 1963. Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries, vol.6 Rodents. Israel Program for Scientific Translations: Jerusalem.
- OLSON EC, AND MILLER RL. 1958. Morphological integration. University of Chicago Press: Chicago.
- OPAZO JC. 2005. A molecular timescale for caviomorph rodents (Mammalia, Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 932-937.
- ORBIGNY D' ACVD. 1834. Voyage dans l'Amérique méridionale: le Brésil, la République orientale de l'Uruguay, la République argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivia, la République du Pérou-exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832, et 1833. Bertrand : Paris.
- P**ARSONS FG. 1896. Myology of rodents. Part 2. *Proceedings of the Zoological Society of London* 159-192.
- PATTERSON B, WOOD AE. 1982. Rodents from the Desadean Oligocene of Bolivia and the relationship of Caviomorpha. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 149: 372-543.
- PAVLINOV IY, POTAPOVA EG. 2003. Cladistic analysis of the dormouse genus *Graphiurus* Smuts, 1832 (Rodentia, Gliridae), with comments on evolution of its zygomasseteric construction and subgeneric taxonomy. *Russian Journal of Theriology* 2: 49-58.
- PEASE CM, LANDE R, BULL JJ. 1989. A model of population growth, dispersal, and evolution in a changing environment. *Ecology* 70: 1657-1664.
- PETTER F, LACHIVER F, CHEKIR R. 1984. Les adaptations des rongeurs gerbillidés à la vie dans les régions arides. *Bulletin de la Société botanique de France* 131 : 365-377.

- PHILIPPE H. 1997. Rodent monophyly: pitfalls of molecular phylogenies. *Journal of Mammalian Evolution* 45: 712-715.
- POCOCK RI. 1923. The classification of the Sciuridae. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1923: 209-246.
- POCOCK TN. 1976. Pliocene mammalian microfauna from Langebaanweg: a new fossil genus linking the Otomyinae. *South African Journal of Science* 72: 58-60.
- PUECH PF, ALBERTINI H, SERRATRICE C. 1983. Tooth microwear and dietary patterns in early hominids from Laetoli, Hadar, and Olduvai. *Journal of Human Evolution* 12: 721-729.
- QUEIROZ DE K. 1994. Replacement of an essentialistic perspective on taxonomic definitions as exemplified by the definition of "Mammalia". *Systematic Biology* 43: 497-510.
- RAFF RA. 1996. *The shape of life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*. University of Chicago Press: Chicago.
- RAUP DM. 1972. Approaches to morphological analysis. Pp. 28-44 in: TJM Schopf, ed. *Models in paleobiology*. Freeman, Cooper & Co: San Francisco.
- REEVE HK, SHERMAN PW. 1993. Adaptations and the goals of evolutionary research. *The quarterly review of biology* 68: 1-32.
- RENAUD S, MICHAUX J, JAEGER JJ, AUFFRAY JC. 1996. Fourier analysis applied to *Stephanomys* (Rodentia, Muridae) molars: non progressive evolutionary pattern in gradual lineage. *Paleobiology* 22: 255-265.
- RENAUD S, MILLIEN V. 2001. Intra- and interspecific morphological variation in the field mouse species *Apodemus argenteus* and *A. speciosus* in the Japanese archipelago: the role of insular isolation and biogeographic gradients. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 557-569.
- RENAUD S, MICHAUX J. 2003. Adaptive latitudinal trends in the mandible shape of *Apodemus* wood mice. *Journal of Biogeography* 30: 1-12.
- RENSCH B. 1947. Neuere probleme der abstammungslehre. *Die Transspezifische Evolution* 2: 1-436
- REYES A, GISSI C, PESOLE G, CATZEFLIS F, SACCONI C. 2000. Where do rodents fit? Evidence from the complete mitochondrial genome of *Sciurus vulgaris*. *Molecular Biology and Evolution* 17: 979-983.
- REYES A, GISSI C, CATZEFLIS F, NEVO E, PESOLE G, SACCONI C. 2004. Congruent mammalian trees from mitochondrial and nuclear genes using Bayesian methods. *Molecular Biology and Evolution* 21: 397-403.
- RINDERKNECHT A, BLANCO RE. 2008. The largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 923-928.
- ROHLF FJ. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification* 16: 197-223.
- ROHLF FJ, MARCUS LF. 1993. A Revolution in Morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*

- 8: 129-132.
- ROHLF FJ, CORTI M. 2000. Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology* 49: 740-753.
- ROMER AS. 1949. Times series and trends in animal evolution. Pp. 103-120 in GL Jepsen, E Mayr & GG Simpson, eds. *Genetics, paleontology, and evolution*. Princeton University Press: Princeton.
- ROTH VL. 1996. Cranial integration in the Sciuridae. *American Zoologist* 36: 14-23.
- SAMPSON PD, STREISSGUTH AP, BARR HM, BOOKSTEIN FL. 1989. Neurobehavioral effects of prenatal alcohol : part II. Partial least square analysis. *Neurotoxicology and teratology* 11: 477-491.
- SANDERSON MJ. 1993. Reversibility in evolution: a maximum likelihood approach to character gain/loss bias in phylogenies. *Evolution* 47: 236-252.
- SATOH K. 1997. Comparative functional morphology of mandibular forward movement during mastication of two murid rodents, *Apodemus speciosus* (Murinae) and *Clethrionomys rufocanus* (Arvicolinae). *Journal of Morphology* 231: 131-142.
- SATOH K, IWAKU F. 2006. Jaw muscle functional anatomy in northern grasshopper mouse, *Onychomys leucogaster*, a carnivorous murid. *Journal of Morphology* 267: 987-999.
- SCHMALHAUSEN II. 1949. Factors of Evolution. University of Chicago Press: Chicago.
- SCHMIDT-KITTLER N. 1997. Non-selective emergence of patterns and gradual change in macroevolution. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 201: 393-408.
- SCHMIDT-KITTLER N. 2006. Microdontology and Macrodonity in Herbivorous Mammals. *Palaeontographica* 278: 163-179.
- SCHMIDT-KITTLER N, VIANEY-LIAUD M. 1987. Morphometric analysis and evolution of the dental pattern of the European Oligocene as a key to its evolution. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 90: 281-306.
- SCHWENK K. 1995. A utilitarian approach to evolutionary constraint. *Zoology* 98: 251-262.
- SCHWENK K, WAGNER GP. 2003. Constraint. Pp. 52-60 in: BK Hall & WM Olson, eds. *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Harward University press: Cambridge.
- SCOTT RS, UNGAR PS, BERGSTROM TS, BROWN CA, GRINE FE, TEAFORD MF, WALKER A. 2005. Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature* 436: 693-695.
- SEILACHER A. 1970. Arbeitskonzept zur konstruktions-morphologie. *Lethaia* 3: 393-396.
- SEMPREBON GM, GODFREY LR, SOLOUNIAS N, SUTHERLAND MR, JUNGERS WL. 2004. Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? *Journal of Human Evolution* 47: 115-144.
- SHELDON PR. 1996. Plus ça change – a model for stasis and evolution in different environments. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 127: 209-227.
- SIDDALL ME, BROOKS DR, DESSER SS. 1993. Phylogeny and the reversibility of parasitism. *Evolution* 47: 308-313.

- SIMPSON GG. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1-350.
- SIMPSON GG. 1953. The major features of evolution. Columbia University Press: New York.
- SMITH AB. 1994. Systematics and the fossil record, documenting evolutionary patterns. Blackwell Scientific Publications: Oxford.
- SOBER E. 1984. The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus. MIT press, Cambridge.
- SOLOUNIAS N, SEMPREBON G. 2002. Advances in the reconstruction of ungulates ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates* 3366: 1-49.
- STANLEY SM. 1979. Macroevolution: pattern and process. WH Freeman: San Francisco.
- STEARNS S. 1986. Natural Selection and Fitness, Adaptation and Constraint. Pp. 23-44 in: DM Raup & D Jablonski, eds. *Patterns and Processes in the History of Life*. Springer Verlag: Berlin.
- STEHLIN HG. 1909. Remarques sur les faunules de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France* 4: 488-520.
- STEHLIN HG, SCHAUB S. 1951. Die Trigonodontie der simplicidenten Nager. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 67: 1-385.
- STEPPAN SJ, ADKINS RM, ANDERSON J. 2004a. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biology* 53: 533-553.
- STEPPAN SJ, STORZ BL, HOFFMANN RS. 2004b. Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia: Rodentia) and the evolution of arboreality from c-muc and RAG1. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 703-719.
- SULLIVAN J, SWOFFORD DL. 1997. Are guinea pigs rodents? The importance of adequate models in molecular phylogenetics. *Journal of Mammalian Evolution* 4: 77-86.
- T**ASSY P, DARLU P. 1986. Analyse cladistique numérique et analyse de parcimonie: l'exemple des Elephantidae. *Geobios* 19: 587-600.
- TEAFORD MF, WALKER A. 1984. Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diet and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*. *American Journal of Physical Anthropology* 64: 191-200.
- TEAFORD MF, OYEN OJ. 1989. In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology* 80: 447-460.
- THALER L. 1966. Les rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris* 17: 1-285.
- THOMAS O. 1896. On the genera of the rodents: an attempt to bring up to date the current arrangement of the order. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1896: 1012-1028.
- THOMPSON AW. 1917. On growth an form. Cambridge University Press: Cambridge.
- THORINGTON RW, DARROW K. 1996. Jaw muscles of Old World squirrels. *Journal of Morphology*

230: 145-165.

THORINGTON RW, HOFFMANN RS. 2005. Family Sciuridae. Pp. 754-818 in: DE Wilson & DM Reeder, eds. *Mammals species of the world, a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution press: Washington.

TOWNSEND KE, CROFT DA. 2008. Enamel microwear in caviomorph rodents. *Journal of Mammalogy* 89: 730-743.

TULLBERG T. 1899. Ueber das system der nagetiere: ein phylogenetische studie. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* 18: 1-514.

TURNBULL WD. 1970. Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana (Geology)* 18: 147-356.

UNGAR PS. 1996. Dental microwear of European Miocene catarrhines: evidence for diets and tooth use. *Journal of Human Evolution* 31: 335-366.

VALENTINE JW. 1986. Fossil record of the Origin of Baupläne and its implications. Pp. 209-922 in: DM Raup & D Jablonski, eds. *Patterns and Processes in the History of life*. Springer Verlag: Berlin.

VAN VALEN L. 1982. Homology and causes. *Journal of Morphology* 173: 305-312.

VAN VALEN L, SLOAN RE. 1966. The extinction of the multituberculates. *Systematic Zoology* 15: 261-278.

VASSALO AI. 2000. Alometria e isometria en varias especies de roedores caviomorfos, con comentarios sobre la estructura del aparato masticatorio del Orden Rodentia. *Mastozoologia Neotropical* 7: 37-46.

VASSALO AI, VERZI DH. 2001. Patrones craneanos y modalidades de masticacion en roedores caviomorfos (Rodentia, Caviomorpha). *Boletin de la Sociedad Biologica de Concepcion Chile* 72: 145-151.

VELHAGEN WA, ROTH VL. 1997. Scaling of the mandible in squirrels. *Journal of Morphology* 232: 107-132.

VIANEY-LIAUD M. 1972. Un cas de parallélisme intragénérique: l'évolution du genre *Theridomys* (Rod. Theridomyidae) à l'Oligocène moyen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 274: 1007-1010.

VIANEY-LIAUD M. 1974. *Palaeosciurus goti* nov, sp., écureuil terrestre de l'Oligocène moyen du Quercy. Données nouvelles sur l'apparition des Sciuridés en Europe. *Annales de Paléontologie* 60: 103-125.

VIANEY-LIAUD M. 1976. Les Issiodoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur en Europe occidentale. *Palaeovertebrata* 7: 1-115.

VIANEY-LIAUD M. 1979. Evolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe Occidentale. *Paleontographica* 166: 136-236.

VIANEY-LIAUD M. 1985a. Possible evolutionary relationship among Eocene and Lower Oligocene of rodents from Asia, Europe and north America. Pp. 277-309 in: WP Luckett & JL Hartenberger, eds. *Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis*.

- Plenum Press: New York.
- VIANEY-LIAUD M. 1985b. Nouvelle quantification de l'hypsodontie chez les Theridomyidae: l'exemple de *Theridomys ludensis* nov. sp. *Palaeovertebrata* 15: 159-172.
- VIANEY-LIAUD M. 1989a. Parallélisme chez les Theridomyinae (Rongeurs) de l'Oligocène: étude de deux nouvelles espèces des genres *Theridomys* et *Blainvillimys*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie* 178 : 203-241.
- VIANEY-LIAUD M. 1989b. Parallelism among Gliridae (Rodentia): the genus *Gliravus* Stehlin and Schaub. *Historical Biology* 2: 213-226.
- VIANEY-LIAUD M. 1994. La radiation des Gliridae (Rodentia) à l'Eocène supérieur en Europe Occidentale, et sa descendance Oligocène. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 26: 117-160.
- VIANEY-LIAUD M, SCHMIDT-KITTLER N. 1987. Biostratigraphie de l'Oligocène d'Europe : importance des lignées-guides de rongeurs Theridomyidae, et particulièrement des *Issiodoromys*. *Münchner Geowiss* 10: 211-216.
- VIANEY-LIAUD M, SCHMIDT-KITTLER N, PELAEZ-CAMPOMANES P. 1994. *Pairomys* et *Ectropomys* : la fin d'une ambiguïté ; mise au point sur les Oltinomyinae et Remyinae (Rodentia, Theridomyidae). *Palaeovertebrata* 23 : 119-152.
- VIANEY-LIAUD M, Jaeger JJ. 1996. A new hypothesis for the origin of African Anomaluridae and Graphiuridae (Rodentia). *Palaeovertebrata* 25: 349-358.
- VIANEY-LIAUD M, MICHAUX J. 2003. Evolution « graduelle » à l'échelle géologique chez les rongeurs fossiles du Cénozoïque européen. *Comptes Rendus Palevol* 2: 455-472.
- VORONSTOV NN. 1979. Evolution in the alimentary system in myomorph rodents. Smithsonian Institution and the National Science Foundation: Washington.
- VUCETICH MG, VERZI DH. 1996. A peculiar octodontoid (Rodentia, Caviomorpha) with terraced molars from Lower Miocene of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 297-302.
- W**ADDINGTON CH. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150: 563-565.
- WADDINGTON CH. 1957. *The strategy of the Genes*. Allen & Unwin: New York.
- WAHLERT JH, SAWITZKE SL, HOLDEN ME. 1993. Cranial anatomy and relationships of dormice (Rodentia, Myoxidae). *American Museum Novitates* 3061: 1-32.
- WALKER PL. 1976. Wear striation on the incisors of Cercopithecoid Monkeys as an index of diet and habitat preference. *American Journal of Physical Anthropology* 45: 299-308.
- WALKER A, HOECK HN, PEREZ L. 1978. Microwear of Mammalian teeth as an indicator of diet. *Science* 201: 908-910.
- WANG B. 2001. On Tsaganomyidae (Rodentia, Mammalia) of Asia. *American Museum Novitates* 3317: 1-50.
- WATERHOUSE GR. 1839. Observations on the Rodentia, with a view to point out the groups, as indicated by the structure of the crania, in this order of mammals. *Magazine of Natural*

History 3: 90-96.

- WAYNE RK, GEORGE SB, GILBERT D, COLLINS PW, KOVACH SD, GIRMAN D, LEHMAN D. 1991. A morphologic and genetic study of the island fox, *Urocyon littoralis*. *Evolution* 45: 1849-1868.
- WEBER M. 1928. Die Säugetiere, Vol. II. Gustav Fisher: Jena.
- WEIJS WA. 1973. Morphology of the muscles of mastication in the albino rat, *Rattus Norvegicus* (Berkenhout, 1769). *Acta morphologica Neerlando-Scandinavica* 11: 321-340.
- WILLIAMS GC. 1966. Adaptation and the Natural Selection. Princeton University Press: Princeton.
- WILSON DE, REEDER DM. 2005. Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference. Smithsonian Press: Washington.
- WOOD AE 1955. A revised classification of the rodents. *Journal of Mammalogy* 36: 165-187.
- WOOD AE 1958. Are there rodents suborders? *Systematic Zoology* 7: 170-173.
- WOOD AE. 1962. The early Tertiary rodents of the family Paramyidae. *Transactions of the American Philosophical Society of Philadelphia* 52: 1-260.
- WOOD AE. 1965. Grades and clades among rodents. *Evolution* 19: 115-130.
- WOOD AE. 1968. Part II: The African Oligocene Rodentia. Pp. 23-105 in JE Remington, ed. *Early Cenozoic Mammalian Faunas Fayum Province, Egypt*. Peabody Museum of Natural History Yale University: New Haven.
- WOOD AE. 1969. The third upper premolar of the Woodchuck (*Marmota*). *Journal of Mammalogy* 50: 608-609.
- WOOD AE 1972. An Eocene Hystricognathous rodent from Texas: its significance in interpretation of continental drift. *Science* 175: 1250-1251.
- WOOD AE. 1974. The evolution of the Old World and New World Hystricomorphs. Pp. 21-54 in BJ Rowlands, ed. *Symposium of the Zoological Society on "The biology of hystricomorph rodents*. Zoological Society of London, Symposium, Londres.
- WOOD AE. 1975. The problem of the Hystricognathous rodents. Pp. 75-80 in NE Smith & G Friedland, eds. *Studies on Cenozoic paleontology and stratigraphy in honor of C. Hibbard*. University of Michigan Press: Ann Arbor.
- WOOD AE. 1980. The earliest South American Rodents: a comment. *Systematic Zoology* 29: 1-96.
- WOODGER JH. 1945. On biological transformations. Pp. 95-120 in: WRLG Clark & PB Medawar, eds. *Essays on Growth and Form presented to D'arcy Wentworth Thompson*. Cambridge University Press: Cambridge.
- WOODS CA. 1972. Comparative myology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of the New and Old world hystricomorph rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 147: 117-198.
- WOODS CA. 1982. The history and classification of South American hystricognath rodents: reflections on the far away and long ago. Pp. 377-392 in M. A. Mares and H. H. Genoways, eds. *Mammalian biology in South America. The Pymatuning Symposia in Ecology*. University of Pittsburgh: Pittsburgh.

- WOODS CA, HOWLAND EB. 1979. Adaptative radiation of capromyid rodents: anatomy of the masticatory apparatus. *Journal of Mammalogy* 60: 95-115.
- WOODS CA, HERMANSON JW. 1985. Myology of hystricognath rodents: an analysis of form, function and phylogeny. Pp. 515-548 in WP Lockett and J-L Hartenberger, eds. *Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis*. Plenum Press: New York.
- WOODS CA, McKEEN B. 1989. Convergence in New World porcupines and West Indian hutias: an analysis of tooth wear, jaw movement, and diet in rodents. *Advances in Neotropical Mammalogy* 97-124.
- WYSS AR, FLYNN JJ, NORELL MA, SWISHER CC, CHARRIER R, NOVACEK MJ, MCKENNA MC. 1993. South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature* 365: 434-437.
- ZAMMIT-MAEMPEL G, DE BRUIJN H. 1982. The Plio-Pleistocene Gliridae from the Mediterranean islands reconsidered. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 85: 113-128.
- ZELDITCH ML, SHEETS HD, FINK WL. 2000. Spatiotemporal reorganization of growth rates in the evolution of ontogeny. *Evolution* 54: 1363-1371.
- ZITTEL D, KARL A. 1893. Handbuch der Palaeontologie, I. Abt. Palaeozologie. IV Band. Vertebrata (Mammalia). München.

Document I

**The evolution of the zygomatic construction in Rodentia, as revealed by
a geometric morphometric analysis of the mandible
of *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae).**

Article publié dans la revue *Zoological Journal of the Linnean Society*
(2008, **154** : 807-821)

THE EVOLUTION OF THE ZYGOMASSETERIC CONSTRUCTION IN RODENTIA, AS REVEALED BY A GEOMETRIC MORPHOMETRIC ANALYSIS OF THE MANDIBLE OF *GRAPHIURUS* (RODENTIA, GLIRIDAE).

Lionel HAUTIER ¹

Jacques MICHAUX ²

Laurent MARIVAUX ¹

Monique VIANEY-LIAUD ¹

Institution :

¹ Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Université de Montpellier 2, UMR-CNRS 5554, Cc 064 ; 2, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5, France.

² Laboratoire EPHE de Paléontologie des Vertébrés, et Institut des Sciences de l'Evolution, UMR 5554, CC 064, Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon. F-34095 Montpellier cedex 05, France

Abstract

Graphiurus is a peculiar taxon among the monophyletic Gliridae (order Rodentia) in showing hystricomorphy of the zygomasseteric architecture of the skull (large infraorbital foramen [IOF], and correlative muscular arrangements). We analysed 34 extant genera taken from two groups of sciurognath rodents that share a large infraorbital foramen (hystricomorph and myomorph) in order to appraise whether this feature of cranial morphology was also accompanied by similar changes in the mandible shape with Elliptic Fourier transform. The mandible of *Graphiurus* is distinct from those of all the other hystricomorph sciurognath rodents in showing a more elongated coronoid process and a shorter angular process. Thus, two distinct zygomasseteric organizations (i.e. myomorphy and hystricomorphy of graphiurines) are associated with a similar mandible shape characterized by a well developed coronoid process. It results that hystricomorphy of graphiurines was achieved convergently with other hystricomorph rodents. Protrogomorphy is the plesiomorphic condition in Gliridae and hystricomorphy is an autapomorphic feature of *Graphiurus*.

Keywords: Fourier analyses – Gliridae – *Graphiurus* – hystricomorphy – morphological evolution – zygomasseteric construction.

INTRODUCTION

Rodents represent the largest order of mammals, comprising about 40 percent of all mammal species. The single pair of upper and lower incisors is highly specialized for gnawing, while mastication is accomplished by cheek teeth. The masticatory muscles are more differentiated than in other mammal orders, especially the masseter, which is divided into the superficial, lateral and medial masseters (Wood, 1965). The relative importance of these distinct parts, as well as the positions of their origins and insertions on the skull and the mandible vary between rodents. Four combinations of morphologies, protrogomorphy, sciuromorphy, hystricomorphy, and myomorphy, were recognized by early workers (Wood, 1965). In the protrogomorphous condition, the superficial masseter originates on the lateral surface of the anterior end of the maxilla and is inserted along the ventral margin of the angular process (Fig 1A). The lateral masseter originates from the lateral portion of the zygomatic arch, and is inserted along the ventral side of the angular process of the mandible. The medial masseter is small and originates along the medial surface of the zygomatic arch. It inserts along the dorsal portion of the masseteric ridge of the mandible at the end of the tooth row. This muscular arrangement is called protrogomorphy and is associated with a small infraorbital foramen. Actually, only one living rodent can be recognized as protrogomorph but this combination is found in most of the earliest fossils rodents (Wood, 1962) and is assumed to be the primitive condition for rodents.

Three other masseter muscle organizations can be identified: sciuromorphy, myomorphy and hystricomorphy (Wood, 1965). They differ from each other in the origin position of the masseteric musculature components and in the highly modified morphology of the anterior root of the zygomatic arch. The superficial masseter remains essentially unchanged, but the arrangements of the lateral and medial masseters have changed repeatedly throughout the evolutionary history of rodents. In sciuromorph rodents, the lateral masseter shifts anterodorsally anterior to the zygomatic arch (Fig 1B), originating from a wide zygomatic plate developed on the maxillary root of the zygomatic arch. The infraorbital foramen, however, remains small. In hystricomorph rodents, the medial masseter has spread anteriorly from the medial side of the zygomatic arch through a greatly enlarged infraorbital foramen onto the lateral surface of the rostrum (Fig 1C). In myomorph rodents, both the lateral and medial masseters have shifted anteriorly (Fig 1D) and the medial masseter also passes through a large infraorbital foramen. Myomorphy essentially combines characteristic found in both sciuromorphous (a large zygomatic plate) and hystricomorphous condition (a large infraorbital foramen). Although the superficial masseter has remained essentially unchanged in Rodentia, arrangements of the lateral

and medial masseters have changed repeatedly, a fact that is now well established on the basis of molecular phylogeny (Huchon *et al.*, 2002; Adkins *et al.*, 2003). Wood's conclusion that the four combinations of masseter muscles and their corresponding skull morphologies cannot be used for the classification of rodents at the suborder level, is definitively supported by modern phylogenetic studies.

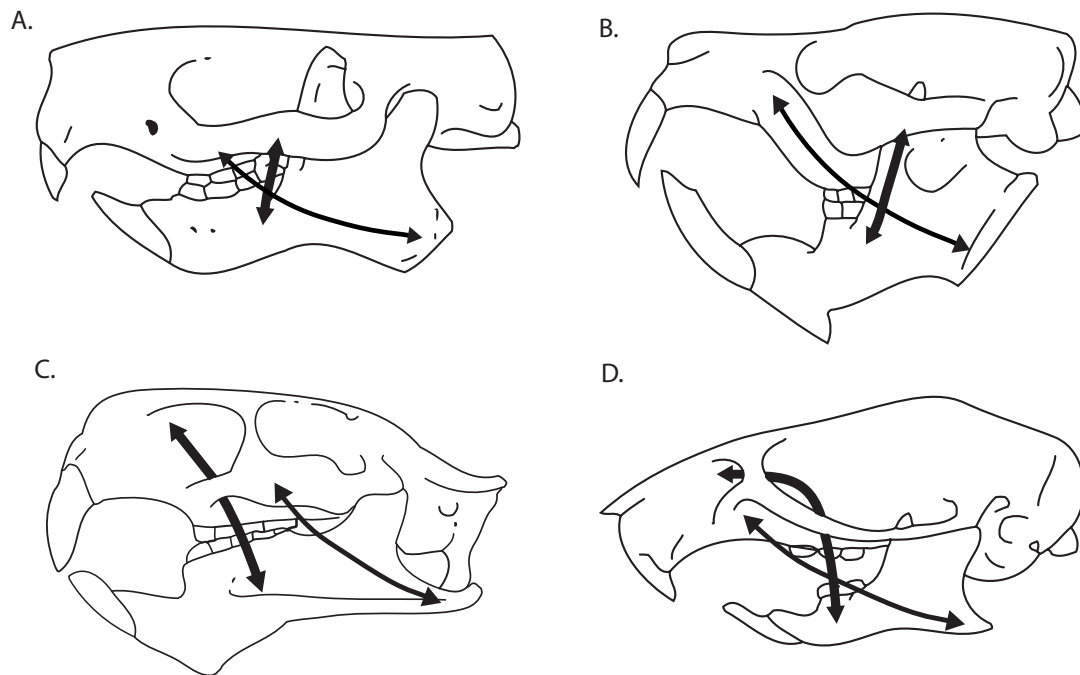


Figure 1. The four basic types of rodent skulls. a. Protrogomorphy. b. Sciuromorphy. c. Hystricomorphy. d. Myomorphy. Thin and thick arrows show the origin and the insertion of the lateral and medial portions of the masseter respectively.

Among extant rodents, no family displays more than one type of zygomatic arch except for the Gliridae (dormice), which can show either a myomorphous or a hystricomorphous condition. However, the fossil record suggests that protrogomorphy is primitive, and that protrogomorphy characterized the oldest members of several extant families. Thus, glirids offer the opportunity to assess the evolution of zygomatic organization. Glirid rodents have a wide geographic distribution (Europe, Africa, Asia), and originate relatively early within the Rodentia (early Eocene [Vianey-Liaud, 1994; Hartenberger, 1994]). The family includes 27 species (Holden, 2005) distributed among eight genera and grouped into three subfamilies: the Glirinae (*Glis*, *Glirulus* and *Muscardinus*), the Leithiinae (*Dryomys*, *Eliomys*, *Myomimus* and *Selevinia*), and the monogeneric subfamily Graphiurinae with the genus *Graphiurus* Smuts, 1832. This last genus is clearly set apart

from other representatives of this family in terms of its zoogeographical and morphological traits. Living graphiurines are African dormice, which can be found from the southern border of the Sahara down to the Cape Province. This genus is the most speciose of the Gliridae with 14 species, Glirinae and Leithiinae display at most only three species per genus (Holden, 2005). *Graphiurus* exhibits a number of distinctive morphological traits with respect to other glirids, such as the prominent peripheral crests on upper molars (Wahlert *et al.*, 1993). But its cranial anatomy provides the most diagnostic morphological traits of the group. *Graphiurus* exhibits a rather large infraorbital foramen associated with a small zygomatic plate, both giving an “apparent” hystricomorphous condition when compared to the myomorphous condition of all the extant Eurasian glirids.

Palaeontological and morphological data, as well as molecular analyses, have long been unable to agree on the phylogenetic position of the family Gliridae within the order Rodentia. Because of similarities in both their masseter musculature and infraorbital architecture with extant myomorph rodents, dormice were initially placed within Muroidea and the suborder Myomorpha (Tullberg, 1899; Simpson, 1945). However, molecular phylogenies (e.g. Robinson *et al.*, 1997; Bentz & Montgelard, 1999; Montgelard *et al.*, 2003; Holden, 2005, Nunome *et al.*, 2007) strongly support a “glirid-sciurid” clade separating the Gliridae from the Muroidea. Such a hypothesis does not contradict palaeontological evidence. Hartenberger (1971) showed that some fossil taxa (such as the Oligocene *Gliravus majori* Stehlin and Schaub, 1951) exhibit a zygomatic arch with a small infraorbital foramen which characterizes a typical protrogomorphous condition (Wood, 1965). Vianey-Liaud (1989) later indicated that the myomorphous condition of the upper Eocene glirid *Gliravus* (= *Glamys*) *priscus* Stehlin and Schaub, 1951 derived from a protrogomorphous condition without passing through an intermediate hystricomorphous state, and concluded that, “this myomorphy – of *Gliravus* - ... is a pseudo-myomorphy by comparison with the myomorphy of the Cricetidae, which has arisen from hystricomorphous ancestors” (Vianey-Liaud, 1989: 213). Subsequently, several authors (e.g. Lavocat & Parent, 1985; Luckett & Hartenberger, 1985; Storch, 1995; Maier, 2003) adopted the concept of “pseudo-myomorphy”.

The phylogenetic position of graphiurines within Gliridae, however, is also a matter of debate. *Graphiurus* has been separated from the other glirids and Vianey-Liaud & Jaeger (1996) even proposed a relationship between *Graphiurus* with Anomaluridae (scaly-tailed squirrels) on the basis of the interpretation of early Eocene fossils from North Africa (Zegdomyidae [Fig. 2A]). However, Wahlert *et al.* (1993) considered the arrangement of the masseter muscles in *Graphiurus* to be plesiomorphic, and suggested that it must occupy a basal position among the Gliridae (Fig. 2B). Daams and De Bruijn (1995) considered the

dental pattern of *Graphiurus* very similar to that of *Eliomys*, thereby envisaging a close relationship between these two taxa (Fig. 2C). Koenigswald (1995), who compared the microstructure of the incisor enamel argued that *Graphiurus*, *Muscardinus*, *Selevenia*, and *Myomimus* display the most specialized enamel (Fig. 2D). But such a character state is likely to evolve in parallel and cannot contribute to a decisive allocation of the genus within the Gliridae. The unusual morphological attributes of *Graphiurus* explain why this genus was placed in a distinct subfamily (Winge, 1941; Simpson, 1945; Montgelard *et al.*, 2003). Molecular phylogenies (Bentz & Montgelard, 1999; Montgelard *et al.*, 2003; Nunome *et al.*, 2007) demonstrate that *Graphiurus* is a member of the Gliridae. However, its precise phylogenetic position within the family remains unresolved. *Graphiurus* was first considered to be closely related to Glirinae (Fig. 2E) within the Gliridae (Bentz & Montgelard, 1999). Later, Montgelard *et al.* (2003) considered Graphiurinae to be an earliest offshoot of the early Paleogene glirid radiation (40 – 50 Myr), because of the fact that their diversification occurred relatively recently (8 – 10 Myr [Fig. 2F]).

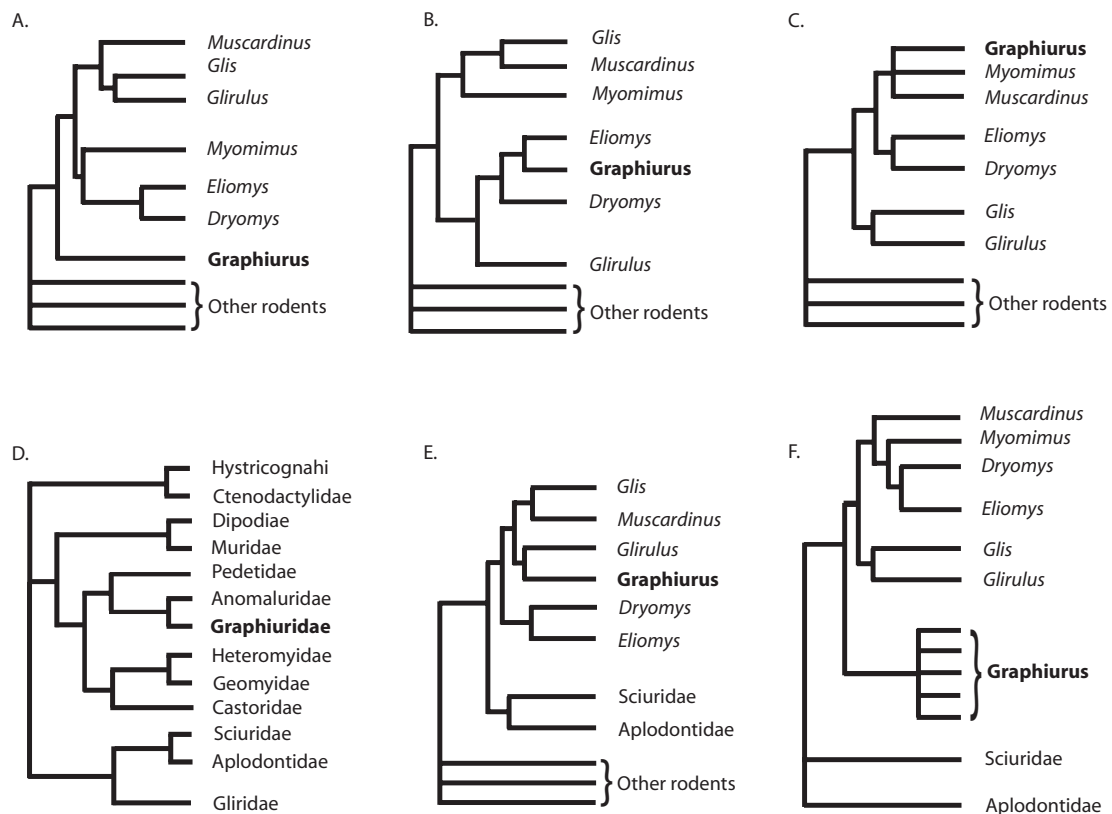


Figure 2. Phylogenetic hypotheses for *Graphiurus*. (A) Based on cranial and dental characters of fossils and living species (Vianey-Liaud & Jaeger, 1996). (B) Based on cranial and dental characters of living species (Wahlert *et al.*, 1993). (C) Based on dental morphological characters of fossils and extant species (Daams and De Bruijn, 1995). (D) Based on incisor enamel microstructure (Koenigswald, 1995). (E) Based on partial mitochondrial gene sequences (Bentz & Montgelard, 1999). (F) Based on partial mitochondrial and nuclear gene sequences (Montgelard *et al.*, 2003).

Considering the data already at our disposal, extant and extinct glirids will be used to illustrate some modalities of skull evolution and masticatory musculature within rodents. In order to avoid interpretation biases due to past typologies of zygomasseteric arrangements, we will search for a signal on the mandible, which is an intimately associated feature of the skull and masticatory musculature. We predict that the *Graphiurus* mandible should be distinct from that of other glirids and at least partly similar to those of more distantly related hystricomorph rodents. Similarly, the mandible shape in myomorph glirids (Glirinae/Leithiinae) is expected to be more similar to that of other myomorph rodents (as the Muroidea) than to that of *Graphiurus*, despite their distant phylogenetic relationships. Possible correlation with diet and modes of life are also tested.

MATERIAL AND METHODS

MATERIAL

The material studied comes from the collection of the *Museum National d'Histoire Naturelle in Paris (MNHN, collection Vertébrés supérieurs Mammifères et Oiseaux)* and of the *Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier 2*. We analysed 323 mandibles belonging to myomorph and hystricomorph sciurognath rodents of both sexes, representing 34 genera and 8 families: Gliridae (myomorph and hystricomorph, 7 genera), Ctenodactylidae (hystricomorph, 4), Dipodidae (hystricomorph, 4), Anomaluridae (hystricomorph, 2), Cricetidae (myomorph, 10), Nesomyidae (myomorph, 3), Muridae (myomorph, 3), and Pedetidae (hystricomorph, 1). Myomorph and hystricomorph families are each represented by 29 species. In order to reduce the intraspecific effects related to allometric changes, only adult specimens showing the third molar erupted were considered in the analysis. *Selevenia*, a glirid of uncertain affinities and restricted to eastern Kazakhstan, was not included in this study because of the scarcity of available material.

Only sciurognath rodents were considered, hystricomorph hystricognath rodents were not sampled as they have three-dimensional mandibles (see § Fourier analysis of outline). The sciurognath rodents were not considered as they illustrate another evolution path of zygomasseteric construction which is different from the one followed by Gliridae. *Aplodontia*, which presents a protrogomorphous condition, was not included because it represents a highly divergent rodent adapted to a fossorial way of life and also because its protrogomorphous condition has already been largely discussed (Coues & Allen, 1877; Eastman, 1982). Extinct protrogomorph rodents (e.g. Paramyidae) show mandibles with well-differentiated processes (Wood, 1962), which do not depart from the general

shape of the mandible in sciurids, glirids and murids. We cannot include these Paleogene protrogomorph rodents because we do not have access to this material. However, the morphology of their mandibles has been considered in the discussion. The European Eocene and Oligocene are littered with incomplete glirid jaws curated in the collections of the *Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier 2*. These specimens could not be included in a morphometric analysis but have been considered for the palaeontological interpretations. The list of measured individuals is given in the Appendix.

FOURIER ANALYSIS OF OUTLINE

Two morphometric methods are commonly used for describing the morphology of rodent mandibles: landmarks and outline analyses. The peculiar mandible morphology in rodents requires a type 2 landmarks digitalization (i.e., points of maximum curvature along the outline), which is very sensitive to the uncertainty of their location. It is especially true for points in relation to the coronoid process that may be strongly regressed in several species of the sample (e.g. *Massoutiera mzabi*). For this reason, we decided to quantify the shape of mandibles using outline analyses based on Fourier's methods (Renaud *et al.*, 1996). The outline corresponds of a two-dimensional projection of the vestibular side of the mandible (Renaud & Michaux, 2003). This enables us to describe the overall features involved in the insertion and functioning of the masticatory muscles (coronoid, angular and condylar processes). In the sciurognathous jaw, the angular process originates in the same plane that includes the alveolus of the incisors. In a hystricognathous jaw, the origin of the angular process is distinctly lateral to the plane that includes the alveolus of the incisors. To avoid measurement errors and loss of information content due to the three dimensional nature of their mandible, we decided not to consider hystricognathous jaws in this study. Nonetheless, a work is in progress on the evolution of the masticatory apparatus of a sample of hystricognath rodents which will consider the three dimensional nature of their mandible. It must be pointed to the fact that all the hystricognath rodents have a reduced coronoid process, underlining that the first issue is to better understand the preservation of this primitive character. Because teeth were often missing, only the dentary was considered. Where possible we only measured left mandibles. If the left mandibles were broken, mirror images of right ones were computed. The starting point of the outline was chosen at the anterodorsal edge of the incisor alveolus. 64 points at equally spaced intervals along the outline of each mandible were recorded.

Two Fourier methods are commonly used, the Radial Fourier Transform (RFT) and the Elliptic Fourier Transform (EFT). We applied the Elliptic Fourier Transform, which is a method allowing a description of complex outlines (Kuhl & Giardina, 1982). EFT

was performed using EFAwin (Ferson *et al.*, 1985). This method is based on the separate Fourier decompositions of incremental changes of the x- and y- coordinates as a function of the cumulative length along the outline (Kuhl & Giardina, 1982). Thus, the outline is approximated by a sum of trigonometric functions of decreasing wavelength (i.e. the harmonics) according to the formula:

$$x(t) = (a_0/2) + \sum_{n=1}^{\infty} (a_n \cos n\omega t + b_n \sin \omega t)$$
$$y(t) = (c_0/2) + \sum_{n=1}^{\infty} (c_n \cos n\omega t + d_n \sin \omega t)$$

where t is the distance along the outline, n the rank of the harmonic and ω the wave length. Any harmonic corresponds to four coefficients: A_n , B_n for x , and C_n , D_n for y , defining an ellipse in the xy -plane. The coefficients of the first harmonic, describing the best-fitting ellipse of any outline, are used to standardize both the size and orientation of the mandible. After standardization, these coefficients correspond to the residuals, and are not considered in the following statistical analyses (Crampton, 1995).

An advantage of the EFT method is that the lower the harmonic wave length, the more substantial details of the mandible's morphology can be considered. Given that the measurement noise increases with the rank of the harmonics, the rank of the last one was empirically determined, as the coefficient of variation of the harmonic amplitude (i.e. the square root of the sum of the squared Fourier coefficients - Renaud *et al.*, 1996) of repeated measurements on five specimens. As shown in previous works (e.g. Renaud & Michaux., 2003), the first seven harmonics offer a good compromise between measurement error, information content and the number of variables to be considered.

By inverting the processes [Inverse Fourier transform method (Rohlf & Archie, 1984)] the coefficients of Fourier can be used to reconstruct the mandible outline and to visualize the shape changes.

STATISTICAL ANALYSIS

Statistical procedures were performed with R1.5.0 (Ihaka & Gentleman, 1996). For each outline, 24 coefficients comprising seven harmonics (EFT₇) were considered. Multivariate analyses of variance (MANOVA) could be performed on the mean of Fourier coefficients for all species where intraspecific variation was lower than interspecific variation (Claude *et al.*, 2003). The intraspecific and interspecific shape variation were compared with a MANOVA on the Fourier coefficients, using species as a factor. Morphological variability was quantified using principal component analysis (PCA) performed on Fourier coefficients of the mandibles. This analysis allowed a provisional assessment of the phylogeny effect on mandible morphology as well as a link between skull and mandible

morphologies. A minimum spanning tree was calculated in order to detect morphological similarity between taxa. Size was estimated from the area of the outline (Rohlf & Archie, 1984) and then compared to the main morphological differentiations displayed on PC1 using linear regression to test for an allometric effect on the whole shape. Reconstructions of the mean outline were often used to visualise variability in shape. In addition, in order to test correspondences between mandible morphology and zygomaseteric structure of the skull (i.e. hystricomorphy and myomorphy), a linear discriminant analysis was performed on the Fourier coefficients of the mandible.

MANOVA in association with a test of significance (Wilk's Lambda test) were performed on the Fourier coefficients in order to assess the effects of the different factors. The factors considered here were basic types of rodent skulls (i.e. hystricomorphous and myomorphous conditions), clades (i.e. familial assignments), diet and locomotor habits. The effect of each factor on the morphology of the mandible was computed from the eigenvectors of the MANOVA. For each genus, locomotor habit and diet were taken from the literature (Wilson & Reeder, 2005). The terms "locomotor habit" and "diet" refer to the usual locomotor habits and principal diet. The locomotor habit was defined by five categories, "ground dwelling", "arboreal", "saltatorial", "burrower" and "semi-aquatic". Four diet categories, recently considered in tooth morphology analyses (Evans *et al.*, 2007) were used, "hypercarnivorous", "animal dominated omnivorous", "plant dominated omnivorous" and herbivorous". Morphological differentiations between the different types of the skull, clades, diet and locomotor habit were assessed by removing the effect of three other factors using shape residuals.

RESULTS

INTRASPECIFIC VARIABILITY

Intraspecific shape variation was significantly lower than the interspecific variation (Wilk's Lambda test: $P < 10^{-15}$, $F=7.802$, $df=1488$) and did not significantly contribute to shape differentiation. In order to consider the position of each individual in the shape space, only the consensus (i.e. mean configuration) is represented for a given species.

SIZE AND SHAPE VARIATION

Among the samples, size and shape of the mandible were not correlated (coefficient of correlation PC1: $r^2 = 0.0502$, $P = 0.075$), so allometry did not play an important role in determining the main morphological differentiation observed on PC1. Substantial

differences in mandible size were observed between and among phylogenetic groups, and so it would appear that size and shape are not correlated at a high taxonomic level.

INTERSPECIFIC SHAPE VARIATION

Overall shape variation of the mandible was clearly structured by the arrangement of the masseter muscles. The mandible shape of the two morphological groups (myomorph and hystricomorph rodents) can be largely explained by all the first four principal components (86% of the among-group variance [Fig. 3]). MANOVAS on Fourier coefficients

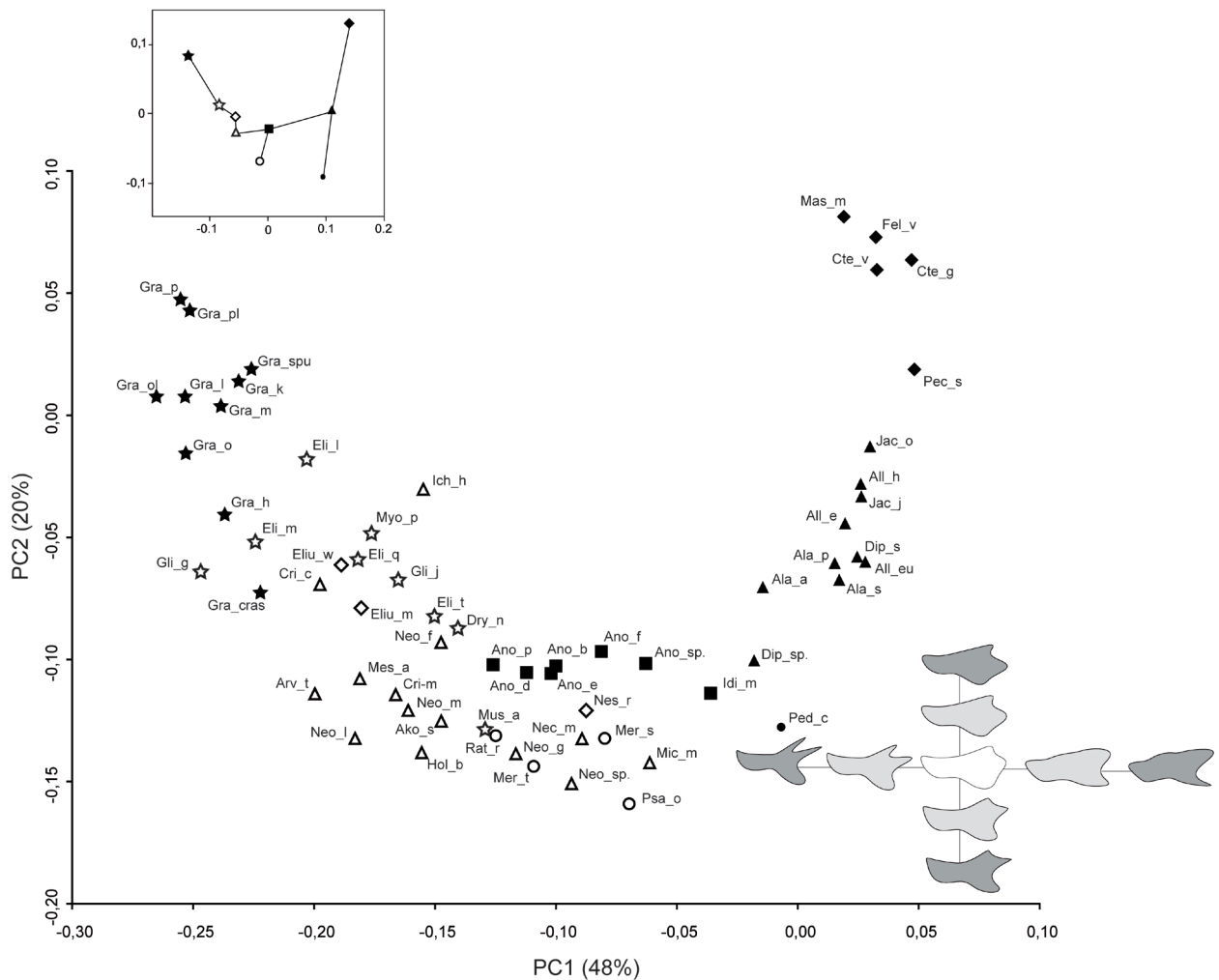


Figure 3. Shape differentiation of the mandible on the first two axes of the Principal Components Analysis (PCA) on the mean species centroids coordinates. Outlines are reconstructed on the first two principal components, light grey outline represents the maximum values of the axes, dark grey outline corresponds to extreme reconstruction. Solid symbols are families with hystricomorphous skull: squares are Anomaluridae, rhombi are Ctenodactylidae, circles are Pedetidae, triangles are Dipodidae, and stars are Graphiurinae. Open symbols are myomorph families: stars are Gliridae (Glirinae/Leithiinae), rhombi are Nesomyidae, circles are Muridae, and triangles are Cricetidae. Upper left, mean projection for each family, with the minimum spanning tree.

A_n , B_n , C_n and D_n (EFT₇) indicated a significant morphological differentiation of the mandible outline ($P < 0.0001$) among groups of different basic types of rodent skulls (i.e. hystricomorphy and myomorphy) once the effects of clades, diet and locomotor habits have been removed.

Mandible morphologies in relation with phylogeny, locomotor habits and diet (Table 1 [clades, locomotor and diet]) can be completely discriminated on the first four principal component axes, especially on the first one PC1 (47.65% of among-group variance [Fig. 3]). Mandible morphologies related to diet however are significantly different. The relationship between morphology and diet mostly involves characters of the ascending ramus. The mandible of carnivorous species are dorso-ventrally compressed and are characterized by a well-developed coronoid process. Mandible morphologies related to main locomotor habits are significantly different (Table 1) but we are not in a position to interpret this statement in terms of morphological differentiation.

TABLE 1. Multivariate analyses of variance (MANOVA) of mandible shape variation with effect phylogeny (family), types of skull (Morpho), locomotor habit and diet using type II sums of squares.

Effect	Test	df	Value	F	df num	df den	p
Morpho	Wilks λ	1	0.15	5.51	24	24	$4.36 \cdot 10^{-5}$
Clades	Wilks λ	6	$4.07 \cdot 10^{-6}$	7.57	144	148	$<10^{-15}$
Diet	Wilks λ	3	0.0082	4.02	72	72.6	$6.48 \cdot 10^{-9}$
Locomotor habit	Wilks λ	3	0.0083	4.01	72	72.6	$6.86 \cdot 10^{-9}$
Morpho x Clades	Wilks λ	1	0.19	5.56	24	32	$5.54 \cdot 10^{-6}$
Morpho x Diet	Wilks λ	1	0.12	10.88	24	35	$4.39 \cdot 10^{-10}$
Morpho x Loc. Hab.	Wilks λ	24	0.045	30.28	24	34	$<10^{-15}$

Morphological groups are displayed along the first principal component. When the shape components were compared, the mandibles of hystricomorph species (excluding *Graphiurus*) were clearly distinct from myomorph species mandibles, which appeared highly correlated to the size of the coronoid and angular processes. Hystricomorphous species from the studied samples (members of the Ctenodactylidae, Dipodidae, Anomaluridae and Pedetidae) are characterized by mandibles with a small coronoid process and a strong development of the angular process. This reduction of the coronoid process seems to be related to the development of the infraorbital foramen, as shown by the position of Anomaluridae which have the smallest infraorbital foramina and the largest coronoid processes of the studied hystricomorphs. Similarly the Ctenodactylidae have both a large foramen and the most abbreviated coronoid process.

The myomorph families (including Cricetidae, Muridae, and Gliridae [Glirinae and Leithiinae]) and the hystricomorphous graphiurines differ from the hystricomorphs

along the first principal component, in having a mandible with a well developed coronoid process and a weakly developed angular process. Thus, two distinct zygomasseteric organizations (i.e. myomorphy and hystricomorphy of graphiurines) are associated with a similar mandible shape characterized by a well developed coronoid process. The remaining species of the sample, composing the family Gliridae (Glirinae, Leithiinae and Graphiurinae), overlap the other myomorphous families (i.e. Cricetidae, Muridae). *Graphiurus* is not separate from other myomorphous forms on this component and appears to be placed near other glirids. The shape of the coronoid process in *Graphiurus* suggests that the temporalis muscle is still large despite the hystricomorphous condition of its zygomasseteric architecture.

The second axis (20.24% of among-group variance) mainly separates the clades (i.e. families) and includes components related to the position of the condylar and coronoid processes and to the antero-dorsal extension of the angular process. This axis shows a pattern dramatically different from the first one. On this axis, *Graphiurus* plots with the other hystricomorphs to the exclusion of the majority of myomorphs. Its mandible is characterized by a dorso-ventrally compressed ascending ramus with a well developed condylar process as well as a distally positioned coronoid process. PC3 and PC4 axes comprise 12.40% and 6.09% of the variance, respectively, and are weakly informative regarding the shape variation in relation with zygomasseteric feature types.

Mandible morphologies related to skull morphologies (i.e. hystricomorphy and myomorphy) are significantly different and can be readily discerned on the first and the second discriminant axes (Fig. 4). Myomorph rodents are opposed to the hystricomorph ones on the first discriminant axis (LD1=80%) only if the hystricomorphous *Graphiurus* are excluded. Because *Graphiurus* are related to myomorphs, the first axis may be simply discriminating based on a phylogenetic character. The second axis, on the other hand, differentiates myomorphs from hystricomorphs significantly, although they do overlap extensively. The Mahalanobis distances indicate that the morphology of mandible in *Graphiurus* is more similar to that of the myomorphous taxa ($d_{[Graphiurus-myomorph]}=41.63$) than to the hystricomorphous taxa ($d_{[Graphiurus-hystricomorph]}=116.9$). The minimum spanning tree clusters *Graphiurus* with Gliridae (Fig 3). This clustering is independent of zygomasseteric skull construction. These results suggest that the hystricomorphous condition found in *Graphiurus* is clearly distinct from the condition developed in all other hystricomorph rodents. The relationships between morphology and clades, morphology and diet or morphology and locomotor habits are highly significant (Table 1). These results show that the morphological differentiation in all the families is highly dependent on environment and diet.

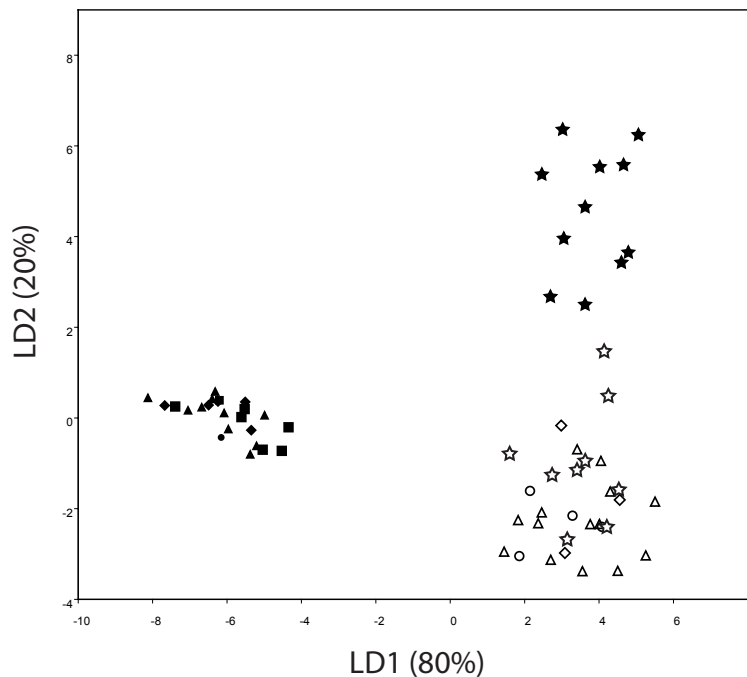


Figure 4. Plot of the discriminant analysis of the Fourier coefficients versus morphological type. Solid symbols are families with hystricomorphous skull: squares are Anomaluridae, rhombi are Ctenodactylidae, circles are Pedetidae, triangles are Dipodidae, and stars are Graphiurinae. Open symbols are myomorph families: stars are Gliridae (Glirinae/Leithiinae), rhombi are Nesomyidae, circles are Muridae, and triangles are Cricetidae.

DISCUSSION

A COMPARISON OF *GRAPHIURUS* WITH OTHER GLIRIDAE

The isolated point of *Graphiurus* in the shape space (Fig. 3 and 4), compared with the overlap observed between the other Gliridae and Cricetidae, supports the molecular view of Montgelard *et al.* (2003) which identifies a subfamily (i.e. Graphiurinae) including all graphiurine species. The suite of morphological characters, already recognized by Wahlert *et al.* (1993), supports this conclusion too. The hystricomorphous-like condition of the zygomatic arch separates the genus *Graphiurus* from other glirids. However, variation was observed in this trait among *Graphiurus* species (Pavlinov & Potapova, 2003), where one specimen of *G. crassicaudatus* showed a more developed zygomatic plate than is usually observed among Graphiurines. We studied this specimen once again, and the large, round infraorbital foramen, slightly compressed ventrally, gives a myomorphous appearance to this skull, even though it still remains distinctive from other myomorphous glirid skulls in the less anteriorly-inclined zygomatic plate. It is clear that there is a variation in the size and shape of the infraorbital foramen within *Graphiurus*, and that this variation is

slightly expressed in the mandible shape. As a matter of fact, in the morphospace *G. crassicaudatus* remains close to myomorphous forms (Fig. 3: Gra_cra).

Data provided by developmental studies of glirid rodents (Maier *et al.*, 2003) also support the association of *Graphiurus* with Gliridae in the shape space of our analysis (Fig. 3) and corroborates the conclusion of molecular phylogenies suggesting the monophyly of Gliridae (Bentz & Montgelard, 1999; Montgelard *et al.*, 2003; Nunome *et al.*, 2007). In all glirids the anteriormost origin of the medial masseter is at the dorsal margin of the infraorbital foramen. However in myomorph rodents *sensu stricto*, the medial masseter already originates in the earliest ontogenetic stages from the anterior border of the maxillary or the nasal process of the premaxillary (Maier *et al.*, 2003). Maier *et al.* (2003: 266) also noted that “the lateral masseter is very short in young embryos of *Graphiurus*”, and concluded that the zygomatic structure of *Graphiurus* is not a modified myomorphous structure but an original one.

MANDIBLE SHAPE AND SKULL MORPHOLOGY

The fact that the *Graphiurus* mandible is significantly different from the mandibles of other hystricomorph rodents (see Table 1) shows that there is no simple correlation between mandible shape and skull zygomatic structure (Fig. 3) with similar mandible shapes being associated to several zygomatic structures. The large variation of mandible shapes among hystricomorph rodents (Fig. 3) can be explained by the phylogenetic structure of the order Rodentia (Fig. 5). It clearly reveals the repeated independent evolution of the hystricomorphous condition, which explains the mosaic evolution of skull and mandible morphology in these rodents (separate origins in the Anomaluridae + Pedetidae, Ctenodactylidae, Dipodidae, and Gliridae [Huchon *et al.*, 2002; Adkins *et al.*, 2003]). In fact, Wood (1965) early recognized that parallelism was a rule among rodents.

It appears from our morphometric data that the development of a zygomatic plate that occurred twice in the case of the Cricetidae/Muridae and Glirinae/Leithiinae is strictly associated with preservation of the coronoid process. The mandible of these rodents are not distinct in the shape space as they remains morphologically close to that of primitive protrogomorphous condition, which is associated with a mandible showing an elongated coronoid process (Fig. 1). In polyphyletic sciuriform rodents (not included in this study), the development of a zygomatic plate is also associated with a preservation of the coronoid process. In contrast, the hystricomorph families (excluding *Graphiurus*), are characterized by a small coronoid process (a derived condition) and are well discriminated in the shape space (Fig. 3).

Our morphometric results show that the greater the enlargement of the infraorbital

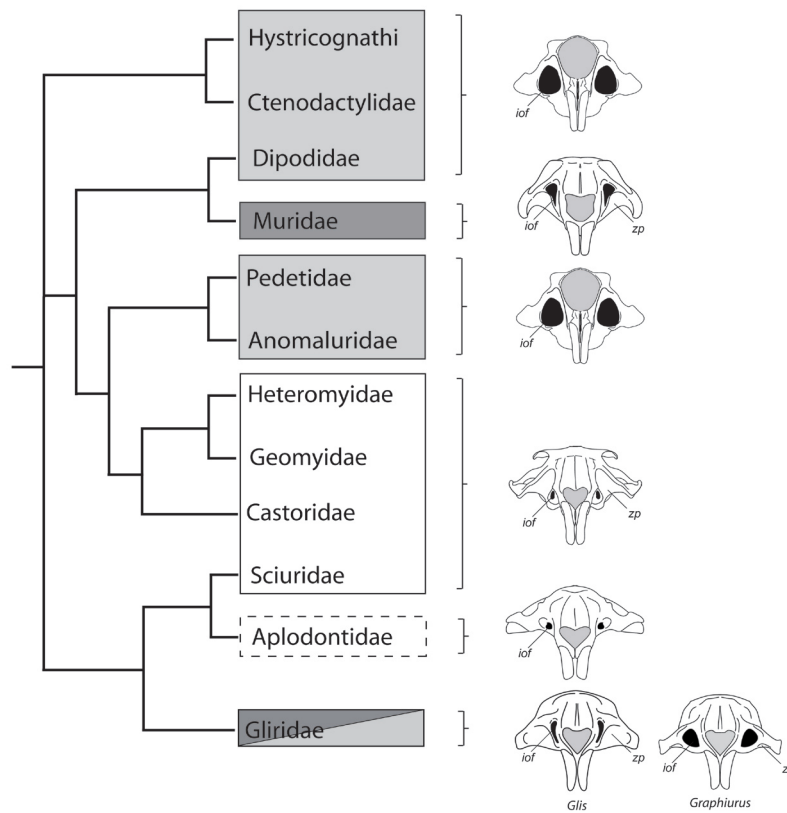


Figure 5. Mapping of the four infraorbital structures on a phylogenetic tree deriving from Huchon *et al.* 2002 and Adkins *et al.* 2003. Boxes: dashed, protrogomorphous condition; white, sciuiromorphous condition; light grey, hystricomorphous condition; dark grey, myomorphous condition. Abbreviations: *iof* - infraorbital foramen, *zp* - zygomatic plate.

foramen, the more the coronoid process is reduced as shown by the morphology of Ctenodactylidae and Anomaluridae (see results and Fig. 3). So, in all hystricomorph rodents, except *Graphiurus*, an enlargement of the infraorbital part of the medial masseter is associated with a reduction of the temporalis muscle (Cox, 2007). From our knowledge of the glirid fossil record, protrogomorphy also characterizes the earliest forms of that rodent group as well as other hystricomorph rodents (Wood, 1962; Hartenberger, 1971; Luckett and Hartenberger, 1985; Vianey-Liaud, 1989). Only palaeontological evidence showing the different patterns of transformation of the zygomaseteric architecture can highlight the morphological differences observed between hystricomorph rodents and *Graphiurus*.

EVOLUTION OF ZYGOMASETERIC CONSTRUCTION IN GLIRIDS

According to Wahlert *et al.* (1993), Maier *et al.* (2003) and Pavlinov & Potapova

(2003), hystricomorphy is primitive and myomorphy is derived among glirids. However, when Vianey-Liaud (1989) introduced her concept of “pseudo-myomorphy”, showing that glirid myomorphy (i.e. Glirinae/Leithiinae) descended from a protrogomorphous stage, without passing through a hystricomorphous intermediate stage as observed in Muridae and Cricetidae. So, this distinct hystricomorphous morphology was not present ancestrally and was not exapted for myomorphy by the other members of the Gliridae. Hence, the hystricomorphy of *Graphiurus* does not imply that it is a primitive member of the Gliridae. In fact, the evolutionary history of *Graphiurus* remains unknown inasmuch as fossil record of graphiurines is practically non-existent. The first *Graphiurus* from early Pliocene deposits in South Africa (Langebaanweg) were first described by Pocock (1976) and Hendey (1981), and older remains were later discovered in the Upper Miocene of Namibia (Mein *et al.* 2000). The genus *Graphiurops* Bachmayer & Wilson 1980, from the late Miocene of Kohfidisch (Austria) was considered as closely related to the graphiurine lineage (Bachmayer & Wilson, 1980 and 1987). But Vianey-Liaud & Jaeger (1996) suggested that the simplified dental pattern of *Graphiurops* could probably have been achieved convergently with other glirids (e.g. the small European Eocene glirid *Tenuiglis* Vianey-Liaud 1994).

The monophyly of Gliridae is now strongly supported by molecular analyses (Bentz & Montgelard, 1999; Montgelard *et al.*, 2003; Nunome *et al.*, 2007) as well as some ontogenetic characters of masseter development (Maier *et al.*, 2003). Considering the slightly myomorphous condition of *Graphiurus crassicaudatus* (Pavlinov & Potapova, 2003), it would be more parsimonious to hypothesize that this apparently myomorph *Graphiurus* has retained the primitive state. However Maier *et al.* (2003: 266) in their detailed ontogenetic analysis, showed that “the lateral masseter is very short in very young embryos of *Graphiurus*” and it can thereby be assumed that their hystricomorphous condition cannot derive from a myomorphous stage. Our study suggests that zygomaseteric construction in *Graphiurus* lineage depicts an original case of transformation in this part of the skull, which is confirmed by developmental and phylogenetic studies (Wahlert *et al.* 1993; Maier *et al.*, 2003; Montgelard *et al.*, 2003; Pavlinov & Potapova, 2003; Nunome *et al.*, 2007). This transformation case reflects a mosaic evolution of a masseteric muscular complex, which components evolve at different rates.

The earliest glirid fossils came from the European Paleogene, and thanks to the discovery of several partial skulls and a few incomplete mandibles known, the evolution of European glirids has been reasonably well established (Hartenberger, 1971; Vianey-Liaud, 1989). Skulls of the oldest glirids found in Europe show two zygomaseteric types. In addition to a protrogomorphous glirid (Fig. 6A), one other type is illustrated by the

early Oligocene genus *Bransatoglis*, which shows a small “bean-shaped” infraorbital foramen associated with a slightly upward tilted zygomatic plate (Fig. 6B). Vianey-Liaud interpreted *Bransatoglis* as documenting a primitive state of glirid myomorphy (i.e. Glirinae/Leithiinae). Glirinae and Leithiinae belong to a lineage in which the lateral masseter is anchored on a large zygomatic plate which limits the lateral extension of the infraorbital foramen section through which the medial masseter passes (Fig. 6C). Although the lateral masseter in *Graphiurus* is anchored on a small zygomatic plate, the medial masseter seems to be evolving toward a hystricomorphous condition (Fig. 6D).

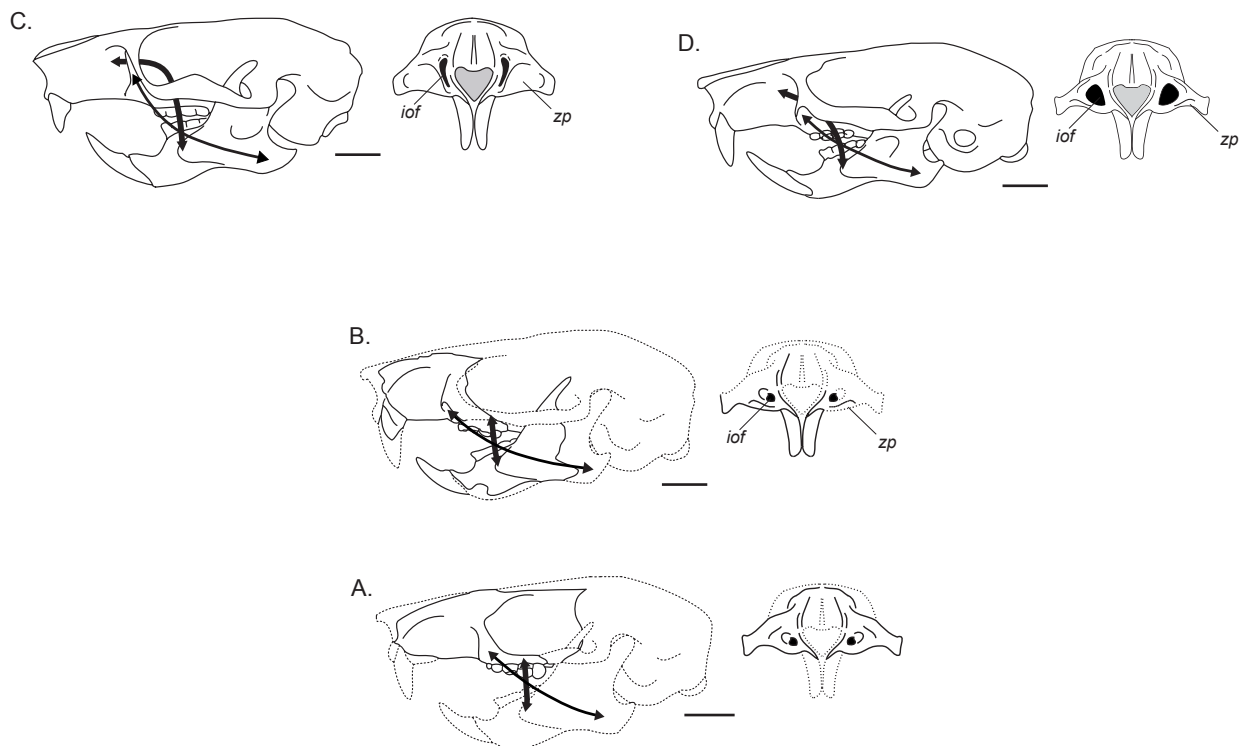


Figure 6. Zygomasseteric construction in extinct and extant Gliridae with the origin and insertion of the lateral (thin arrows) and medial (thick arrows) portions of the masseteric muscle. **A:** QP 625, *Gliravus majori* (Quercy, France, Oligocene), protrogomorphy; **B:** ITD 140 *Bransatoglis micio* (Itardies, Quercy, Oligocene [MP23]), derived protrogomorphy (or primitive myomorphy); **C:** *Glis glis*, myomorphy; **D:** *Graphiurus hueti*, hystricomorphy. The dotted lines are reconstructions. Abbreviations: *iof* - infraorbital foramen, *zp* - zygomatic plate. Scale is 5 mm.

Considering the glirid fossil record and other morphological and ontogenetic studies, we hypothesize that the initial state of graphiurines could be morphologically close to that of *Bransatoglis* because of the presence of a small zygomatic plate (see Mandible shape and skull morphology). This hypothesis would explain the preservation of a prominent coronoid process linked to the insertion of the temporal muscle not found

in other hystricomorph rodents. From a palaeontological perspective, these morphological stages of the zygomaseteric architecture transformation in extant glirids correspond to the stages observed in the Paleogene fossil record of Europe (Vianey-Liaud, 1989), and match with the estimated ages of divergence between graphiurines and other glirids deriving from molecular phylogenies (Montgelard *et al.*, 2003; Nunome *et al.*, 2007).

CONCLUSION

In contrast with the strong difference between mandibles of hystricomorph Gliridae and other hystricomorph rodents, the weak distinction between mandibles of hystricomorph and myomorph Gliridae results from parallel evolution of zygomaseteric complexes. “Hystricomorphy” in *Graphiurus* is consequently an autapomorphy of the graphiurine lineage. This study also shows that the mandible can help to disentangle the complex evolution of the zygomaseteric architecture in rodents. Parallelisms and convergences are widely recognized in the evolutionary history of rodents (e.g. Butler, 1985; Vianey-Liaud, 1985; Meng, 1990; Marivaux *et al.*, 2004). Some of these homoplasies have been primarily highlighted by palaeontological data, which provide a temporal framework and unusual combinations of characters not found in modern forms. While skull anatomy and organisation of masticatory apparatus were early recognized and used as diagnostic phylogenetical attributes of rodents, many difficulties occurred in the interpretation of evolutionary history and systematics of Rodentia (e.g. Tullberg, 1899; Brandt, 1855 and Wood, 1965). Embryologic and functional aspects of skull characteristics have only been developed over the last decades (Maier & Schrenk, 1987; Wilkins & Woods, 1983; Byrd, 1984; Satoh, 1998). This study shows that mandible shape is constraint both by zygomaseteric architecture and by evolutionary history. Potential phylogenetic information can derive from morphological characteristics of zygomaseteric architecture in rodents insofar as detailed evolutionary interpretation of functional aspects of their cranial structure is conducted and compared with fossil evidence.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Christian Denys, Jacques Cuisin and their collaborators (Museum National d’Histoire Naturelle, Paris, collection Vertébrés supérieurs Mammifères et Oiseaux) for access to comparative material. We would like to thank Julien Claude (Institut

des Sciences de l'Evolution de Montpellier) for his interesting discussions on morphometric methods, and Helder Gomes Rodrigues, Vincent Lazzari and Rodolphe Tabuce (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier) for their suggestions on earlier versions of the manuscript. We thank Guillaume Billet (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris) for providing living accommodation in Paris. We are also indebted to two anonymous reviewers as well as the associated editors for their contribution to improve the manuscript. This is a publication of the Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (Unité Mixte de Recherche 5554 du Centre National de la Recherche Scientifique) no. 200x-00x.

REFERENCES

- Adkins RM, Walton AH, Honeycutt R. 2003.** Higher-level systematics of rodents and divergence time estimates based on two congruent nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **26**: 409-420.
- Bachmayer F, Wilson RW. 1980.** A third contribution to the fossil record small mammals fauna of Kohldfidish (Burgeland), Austria. *Annales Naturhistor-isches Museum Wien* **83**: 351-386.
- Bachmayer F, Wilson RW. 1987.** To additions to Kohldfidish (Burgeland) fauna to eastern Austria. *Annales Naturhistor-isches Museum Wien* **91**: 1-5.
- Bentz S, Montgelard C. 1999.** Systematic position of the African dormouse *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae) assessed from cytochrom *b* and 12S rRNA mitochondrial genes. *Journal of Mammalian evolution* **6**: 67-83.
- Brandt JK. 1855.** Beiträge zur nahern Kenntnissder Säugethiere Russlands. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Petersbourg* **69**: 1-375.
- Butler PM. 1985.** Homologies of molar cusps and crests, and their bearing of assessments of rodent phylogeny. In: Luckett WP, Hartenberger JL, eds. *Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis*. New York: Plenum Press, 381-401.
- Byrd KE. 1984.** Mandibular movement and muscle activity during mastication in the guinea pig (*Cavia porcellus*). *Journal of Morphology* **170**: 147 – 169.
- Claude J, Paradis E, Tong H, Auffray JC. 2003.** A geometric morphometric assessment of the effects of environment and cladogenesis on the evolution of the turtle shell. *Biological Journal of the Linnean Society* **79**: 485-501.
- Coues E, Allen JA. 1877.** Monographs of North American Rodentia. *U.S. Geological Survey* **11**: 1091 pp.
- Cox PG. 2007.** A quantitative analysis of the Eutherian orbit: correlations with masticatory

apparatus. *Biological Reviews* **185**: 1-35.

Crampton JS. 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia* **28**: 179-186.

Daams R, De Brujn H. 1995. A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology. *Hystrix* **6**: 1-50.

Eastman CB. 1982. Hystricomorphy as the primitive condition of the rodent masticatory

apparatus. *Evolutionary Theory* **6**: 163-165.

Evans AR, Wilson GP, Fortelius M, Jernvall J. 2007. High-level similarity of dentitions in carnivorans and rodents. *Nature* **445**: 81-78.

Ferson S, Rohlf FJ, Koehn RK. 1985. Measuring shape variation of two-dimensional outlines. *Systematic Zoology* **34**: 59-68.

Hartenberger JL. 1971. Contribution à l'étude des genres *Gliravus* and *Microparamys* (Rodentia) de l'éocène d'Europe. *Palaeovertebrata* **4**: 97-135.

Hartenberger JL. 1994. The evolution of Gliroidea. In: Tomida Y, Setoguchi T, eds. *Rodents and Lagomorphs families of Asian origins and diversification*. Tokyo: National Science Museum Monographs, 19-33.

Hendey QB. 1981. Paleocology of the late Tertiary fossil occurrences in "E" Quarry, Langebaanweg, South Africa, and a reinterpretation of their geological context. *Annals of the South African Museum* **84**: 1-104.

Holden ME. 2005. Family Gliridae. In: Wilson DE, Reeder DM, eds. *Mammals species of the world, a taxonomic and geographic reference*. Washington: Smithsonian Institution press, 819-841.

Huchon D, Madsen O, Sibbald MJJB, Ament K, Stanhope MJ, Catzeflis F, Jong WW, Douzery E. 2002. Rodent phylogeny and a timescale fro the evolution of Glires: evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes. *Molecular Biology and Evolution* **19**: 1053-1065.

Ihaka R, Gentleman R. 1996. R: A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **5**: 299-314.

Koenigswald W. 1995. Enamel differentiations in Myoxid incisors and their systematic significance. *Hystrix* **6**: 99-107.

Kuhl FP, Giardina CR. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing* **18**: 259-278.

Lavocat R, Parent JP. 1985. Phylogenetic analysis of middle ear features in fossil an living rodents. In: Luckett WP, Hartenberger JL, eds. *Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis*. New York: Plenum Press, 333-354.

- Luckett WP, Hartenberger JL. 1985.** Evolutionary relationships among rodents: comments and conclusion. In: Luckett WP, Hartenberger JL, eds. *Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis*. New York: Plenum Press, 685-712.
- Maier W, Klingler P, Ruf I. 2003.** Ontogeny of the medial masseter muscle, pseudomyomorphy, and the systematic position of the Gliridae. *Journal of Mammalian Evolution* **9**: 253-269.
- Maier W, Schrenk F. 1987.** The hystricomorphy of the Bathyergidae, as determined from ontogenetic evidence. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **56**: 156-164.
- Marivaux L, Vianey-Liaud M, Jaeger JJ. 2004.** High-level phylogeny of early Tertiary rodents: dental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* **142**: 105-134.
- Mein P, Pickford M, Senut B. 2000.** Late Miocene micromammals from the Harasib karst deposits, Namibia. Part 1. Large muroids and non-muroid rodents. *Communication of the Geological Survey of Namibia* **12**: 375-390
- Meng J. 1990.** The auditory region of *Reithroparamys delicatissimus* (Mammalia, Rodentia) and its systematics implications. *American Novitates* **2972**: 1-35.
- Montgelard C, Matthee CA, Robinson TJ. 2003.** Molecular systematics for dormice (Rodentia: Gliridae) and the radiation of Graphiurus in Africa. *Proceedings of the Royal Society of London* **270**: 1947-1955.
- Nunome M, Yasuda SP, Sato JJ, Vogel P, Suzuki H. 2007.** Phylogenetic relationships and divergence times among dormice (Rodentia, Gliridae) based on three nuclear genes. *Zoologica Scripta* **36**: 537-546.
- Pavlinov IY, Potapova EG. 2003.** Cladistic analysis of the dormouse genus Graphiurus Smuts, 1832 (Rodentia, Gliridae), with comments on evolution of its zygomasseteric construction and subgeneric taxonomy. *Russian Journal of Theriology* **2**: 49-58.
- Pocock TN. 1976.** Pliocene mammalian microfauna from Langebaanweg: a new fossil genus linking the Otomyinae. *South African Journal of Science* **72**: 58-60.
- Renaud S, Michaux J, Jaeger JJ, Auffray JC. 1996.** Fourier analysis applied to *Stephanomys* (Rodentia, Muridae) molars: non progressive evolutionary pattern in gradual lineage. *Paleobiology* **22**: 255-265.
- Renaud S, Michaux J. 2003.** Adaptive latitudinal trends in the mandible shape of *Apodemus* wood mice. *Journal of Biogeography* **30**: 1-12.
- Robinson M, Catzeflis FM, Briolay J, Mouchrioud D. 1997.** Molecular phylogeny of rodents with special emphasis on murids: evidence from nuclear gene LCAT. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **8**: 423-443.
- Rohlf FJ, Archie JW. 1984.** A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in Mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Systematic Zoology* **33**: 302-317.

- Satoh K. 1998.** Balancing function of the masticatory muscles during incisal biting in two murid rodents, *Apodemus speciosus* and *Clethrionomys rufocanus*. *Journal of Morphology* **236**: 49 – 56.
- Simpson GG. 1945.** The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **85**: 1-350.
- Storch G. 1995.** Affinities among living dormouse genera. *Hystrix* **6**: 52-62.
- Tullberg T. 1899.** Ueber das system der nagetiere: ein phylogenetische studie. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* **18**: 1-514.
- Vianey-Liaud M. 1985.** Possible evolutionary relationship among Eocene and Lower Oligocene of rodents from Asia, Europe and north America. In: Lockett WP, Hartenberger JL, eds. *Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis*. New York: Plenum Press, 277-309.
- Vianey-Liaud M. 1989.** Parallelism among Gliridae (Rodentia): the genus *Gliravus* Stehlin and Schaub. *Historical Biology* **2**: 213-226.
- Vianey-Liaud M. 1994.** La radiation des Gliridae (Rodentia) à l'Eocène supérieur en Europe Occidentale, et sa descendance Oligocène. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen* **26**: 117-160.
- Vianey-Liaud M, Jaeger JJ. 1996.** A new hypothesis for the origin of African Anomaluridae and Graphiuridae (Rodentia). *Palaeovertebrata* **25**: 349-358.
- Wahlert JH, Sawitzke SL, Holden ME. 1993.** Cranial anatomy and relationships of dormice (Rodentia, Myoxidae). *American Museum Novitates* **3061**: 1-32.
- Wilkins KT, Woods CA. 1983.** Modes of mastication in pocket gophers. *Journal of Mammalogy* **64**: 636-641.
- Wilson DE, Reeder DM, 2005.** *Mammals species of the world, a taxonomic and geographic reference*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Winge H. 1941.** *The interrelationships of the Mammalian Genera. Rodentia, Carnivora, Primates*. Copenhagen: C. A. Reitzels Forlag.
- Wood AE. 1962.** The early Tertiary rodents of the family Paramyidae. *Transactions of the American Philosophical Society of Philadelphia* **52**: 1-260.
- Wood AE. 1965.** Grades and clades among rodents. *Evolution* **19**: 115-130.

APPENDIX

LIST OF MEASURED SPECIMENS

Abbreviations

CG: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris. Collection Vertébrés supérieurs
Mammifères et Oiseaux

UMC: Montpellier University Collection

Un: unnumbered specimen

Anomaluridae

Arboreal species

Plant dominated omnivorous:

Anomalurus derbianus: CG1970-515, CG2005-825, CG1965-184, CG1962-2183,
CG1898-1585, CG1898-1579, CG1940-1182, CG1869-426

Anomalurus erythronorus: CG1970-117, CG1970-115, CG2000-362

Anomalurus fraseri: CG1965-189, CG1965-188, CG1965-185, CG1965-183, CG1965-
182 CG1965-181, CG1959-716

Anomalurus pelii: CG1962-1267, CG1902-689

Anomalurus beecrofti: CG1986-85, CG1871-91, CG1885-936, CG1962-2181, CG1983-
584

Anomalurus sp.: CG1908-60, CG1950-411

Herbivorous:

Idiurus macrotis: CG1985-220, CG1908-61, CG1992-1215, CG1999-463

Ctenodactylidae

Ground dwelling species

Herbivorous:

Felovia vae: CG1955-40, CG1986-26, CG1986-27, CG1989-22, CG1994-612, CG2001-
772, CG2001-773, CG2001-798, CG1994-613, CG1995-3157

Massoutiera mzabi: CG1959-92, CG1943-190, CG1952-887, CG1983-685, CG1986-36,
CG1960-3844, CG1959-93, CG1960-3741, CG1989-29, CG1960-3812

Ctenodactylus vali: CG1955-42, CG1952-665, CG1953-398, CG1953-787, CG1955-40,
CG1955-41, CG1962-664

Ctenodactylus gundi: CG1981-704, CG1975-309, CG1975-303, CG1975-306, CG1975-

307, CG1975-308, CG1975-304

Pectinator spekei: CG1981-504, CG1960-3783, CG1981-503

Pedetidae

Saltatorial species

Plant dominated omnivorous:

Pedetes capensis: CG1949-246, CG1962-968

Dipodidae

Saltatorial species

Plant dominated omnivorous:

Alactagulus acoution: CG1938-926

Alactagulus pumilio: CG1951-1037, CG1951-1035, CG1958-110, CG1958-356, CG1958-108, CG1958-109, CG1961-706, CG1959-176, CG1959-1769

Allactaga elater: CG1962-2283, CG1950-453, CG1962-2284, CG1962-2285, CG1938-925, CG1962-2287

Allactaga hotsoni: CG2001-521

Allactaga severtzovi: CG1990-666

Allactaga euphratica: CG1990-118

Dipus sagitta: CG1993-354, CG2001-1855, CG2001-1861

Herbivorous:

Jaculus orientalis: CG1908-523, CG1951-388, CG1955-695

Jaculus jaculus: CG1952-510, CG1952-792, CG1977-187, CG1989-16, CG1962-2279, CG1953-800, CG2001-1880, CG1991-1156, CG2004-937

Gliridae

Bransatoglis micio: ITD 140

Gliravus majori: QP 625

Arboreal species

Animal dominated omnivorous:

Eliomys quercinus: CG1993-2611, CG1993-2559, CG1993-2573, CG1993-2599, CG1993-2600, CG1993-2602, CG1993-2603, CG1993-2604, CG1993-2608, CG1993-2610, CG1910-16, CG1912-695, CG1983-871, CG1983-870, CG1983-869, CG1955-647, CG1911-2093, CG1967-1422, CG1983-873, CG1983-666, CG1970-251, CG1967-1421, CG1956-639

Eliomys tunetae: CG1978-129, CG1978-133, CG1978-127, CG1983-872

Eliomys melanurus: CG1983-872

Plant dominated omnivorous:

Dryomys nitudela: CG1911-800, CG1962-334, CG1993-411, CG1993-412, CG1995-2685, CG1982-501, CG1964-375

Glis glis: CG1889-209, CG1908-355, CG1932-4362, CG1908-15, CG1932-4366, CG1932-4361, CG1932-4359, CG1932-4386, CG1932-4380, CG1932-4378, CG1963-4374, CG1932-4385, CG1932-4360, CG1932-4371, CG1908-352, CG1932-4392, CG1963-4376, CG1932-4383, CG1962-1813, CG1983-646, CG2004-87, CG1961-737, CG1970-121

Glirulus japonicus: CG1903-124, CG1966-142

Graphiurus hueti: CG1964-203, CG1951-383, CG1965-689, CG1965-690, CG1966-88, CG1967-1511, CG1992-782, CG1979-146, CG1979-425, CG1963-136, CG1965-691, CG1992-773

Graphiurus kelleni: CG1981-432

Graphiurus lorraineus: CG1998-1168, CG1998-1170, CG1998-1169, CG1998-1209, CG1998-1208, CG1998-1165, CG1998-1173, CG1998-1176, CG1998-1206, CG1999-151

Graphiurus murinus: CG1980-87, CG1980-92, CG1979-426, CG1980-86, CG1980-85, CG1969-376, CG1971-760, CG1971-761, CG1980-83, CG1961-886, CG1971-719, CG1980-91, CG1982-484, CG1991-321, CG1991-322, CG1992-159, CG1992-785, CG1999-150

Graphiurus ocularis: CG1962-2276

Graphiurus olga: CG2003-456, CG2003-457

Graphiurus parvus: CG1969-117, CG1969-115, CG1981-614, CG1969-116, CG1969-129, CG1973-506, CG1981-615, CG1973-509

Graphiurus platyops: CG1970-101, CG1970-100, CG1993-4644

Graphiurus spurrelli: CG1970-543, CG1995-2904

Graphiurus crassicaudatus: CG1956-644, CG1983-187

Muscardinus avellanarius: CG1932-4413, CG1950-873, CG1981-449, CG1932-4414, CG1966-1032, CG1942-390, CG1992-1911, CG1994-2920, CG1996-467, CG1957-381

Myomimus personatus: CG1969-132

Cricetidae

Burrower species

Herbivorous:

Arvicola terrestris: CG1992-1954, CG1997-540, CG1997-541, CG1997-543, CG1962-1911

Ground dwelling species

Animal dominated omnivorous:

Akodon simulator: CG1956-621

Plant dominated omnivorous:

Cricetulus migratorius: CG1985-1705, CG1957-447, CG1957-1342, CG1970-85, CG1999-126, CG1970-86, CG1957-448, CG1950-523, CG1957-42-5, CG1950-525, CG1947-852, CG1950-511, CG1867-152, CG1873-125, CG1868-261, CG1962-2346

Cricetus cricetus: CG1962-1903, CG1962-1916, CG2001-1852, CG1973-306, CG2001-1851, CG2004-86, CG1983-690, CG1994-2144, CG1958-237, CG1952-690, CG1994-4142, CG200-1129

Mesocricetus auratus: CG1950-527, CG1950-528, CG1950-529, CG1950-531, CG1950-281, CG1950-532, CG1948-507

Microrhizomys minutus: CG1900-557, CG1900-556

Nectomys melanius: CG2003-777

Neotoma lepida: CG1993-1724

Neotoma goldmani: CG1962-2353

Neotoma floridana: CG1962-2355, CG1962-946

Neotoma mexicana: CG1962-2354

Hypercarnivorous:

Holochilus brasiliensis: CG1986-1219

Ichthyomys hydrobates: CG1900-562

Nesomyidae

Arboreal species

Plant dominated omnivorous:

Eliurus myoxinus: CG1961-193, CG1957-781

Eliurus webbi: CG1973-518

Ground dwelling species

Plant dominated omnivorous:

Nesomys rufus: CG1961-181

Muridae

Ground dwelling species

Plant dominated omnivorous:

Meriones shawi: CG2001-1891, CG2001-1892, CG1892-1828, CG1962-2332, CG1991-17, CG1999-191,

Meriones tristrami: CG1956-175, CG1957-1366, CG1957-1369, CG1957-1371, CG1957-1393, CG1957-1404

Psammomys obesus: CG1995-568, CG1995-570, CG1973-345, CG1973-346, CG1973-349, CG1973-351, CG1990-726, CG1990-870, CG1991-19, CG1995-565, CG1995-566, CG1995-567

Rattus rattus: UMC un, UMC un, UMC un, UMC un

Document II

**Phylogeny, adaptation, and mandible shape
in Sciuridae (Rodentia, Mammalia).**

Article accepté dans la revue *Mammalia*

PHYLOGENY, ADAPTATION, AND MANDIBLE SHAPE IN SCIURIDAE (RODENTIA, MAMMALIA).

Authors:

Jacques MICHAUX¹

Lionel HAUTIER²

Tiennet SIMONIN³

Monique VIANEY-LIAUD²

Institution:

¹Laboratoire EPHE de Paléontologie des Vertébrés et Institut des Sciences de l'Evolution, UMR 5554, CC 064, Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 05, France.

²Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, , UMR-CNRS 5554, Cc 064, Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 05, France.

³Tiennet Simonin, 9 rue des Clercs, 38000 Grenoble, France.

Abstract.

Morphological diversity in the sciurid family was analysed by applying geometric morphometry (Fourier transform) to the mandible outline. The results obtained showed that phylogeny and ecology had a prominent role in shaping the mandible. Three distinct extreme forms are recognised respectively illustrated by *Marmota*, dwarf tree squirrels, and dwarf flying squirrels. Contrary to the mandible of the dwarf flying squirrel, the dwarf tree squirrel mandible does not have a developed coronoid process while *Marmota* mandible is rather elongated. Tooth morphology, as well as chewing direction, studied by microwear analysis were only slightly variable and had no clear impact on the shape of the mandible. A study of the mandible of the Early Oligocene European squirrel *Palaeosciurus goti* did not contradict a preliminary interpretation (based on its limbs) that it had been a ground dweller, despite the fact that its mandible still exhibits a primitive outline.

Keywords: Adaptive Radiation, Elliptic Fourier Transform, Mandible, Sciuridae.

Introduction

The sciurid family (or squirrels) includes about 51 genera and 278 species and is the third most diverse family of the order Rodentia (Wilson and Reeder 2005). The family also provides a good example of complex evolutionary radiation (Mercer and Roth 2003). Sciurids vary in size from very small dwarf squirrels (approx. 10 g) to large marmots or woodchucks (approx. 3 – 8 kg), and can be found living in a variety of different environments ranging from steppes to forests. While many sciurids are ground dwellers and some are burrowers, most of them (including the flying squirrels) are tree dwellers (Wilson and Reeder 2005, Nowak 1999). The spectrum of their alimentary habits extends from animal dominant to plant dominant diets. It has also been noted that a few species tend to be more clearly animal eaters while some are more plant eaters. The external morphology of sciurids is rather typical, because they are either squirrel-like or marmot-like. The zygomaseteric architecture of their skulls is sciuiromorphous, with a small infraorbital foramen associated with a large zygomatic plate. However, the oldest members of the family, dating from the Late Eocene period (McKenna and Bell 1997), show either protrogomorphous-like zygomaseteric architecture (e.g. *Protosciurus* Black, 1965, *Cedromus* Korth and Emry, 1991) or sciuiromorphous-like architecture (Early Oligocene *Palaeosciurus* Vianey-Liaud, 1974), which consequently indicates the evolution of this feature in sciurids. Sciurid mandible exhibit a sciurognathous condition in which the horizontal branch, which bears the incisor and cheek teeth, and the vertical branch with the coronoid, condylar and angular processes, are in the same plane.

The increase in morphological diversity is the most spectacular result of a radiation in response to habitat and geographical changes, along with an increase in the number of species. If the latter is rather easy to measure, the former is evidently more difficult to quantify. In order to quantify the divergence between lineages, measurements must be made on a trait or feature, first shared by all the members of the group, and second to have likely changed due to adaptation. As opposed to teeth, where the number, shape and morphology may vary greatly amongst species and therefore prevent any simple measurement, the mandible or dentary is much easier to use. The development of the mandible is also heritable and consequently mandible shape can express phylogeny. In fact, the situation is even much more interesting because squirrel systematics have been abundantly discussed on the basis of molecular data (Mercer and Roth 2003, Herron et al. 2004, Steppan et al. 2004). The phylogeny of the species studied based on Mercer and Roth (2003) is given in Figure 1a. Opposite this is given the morphological distance tree for the same samples based on the seven EFT harmonics of mandible outline (Figure 1b). This aspect is discussed and developed upon later in the study below. Because the mandible is

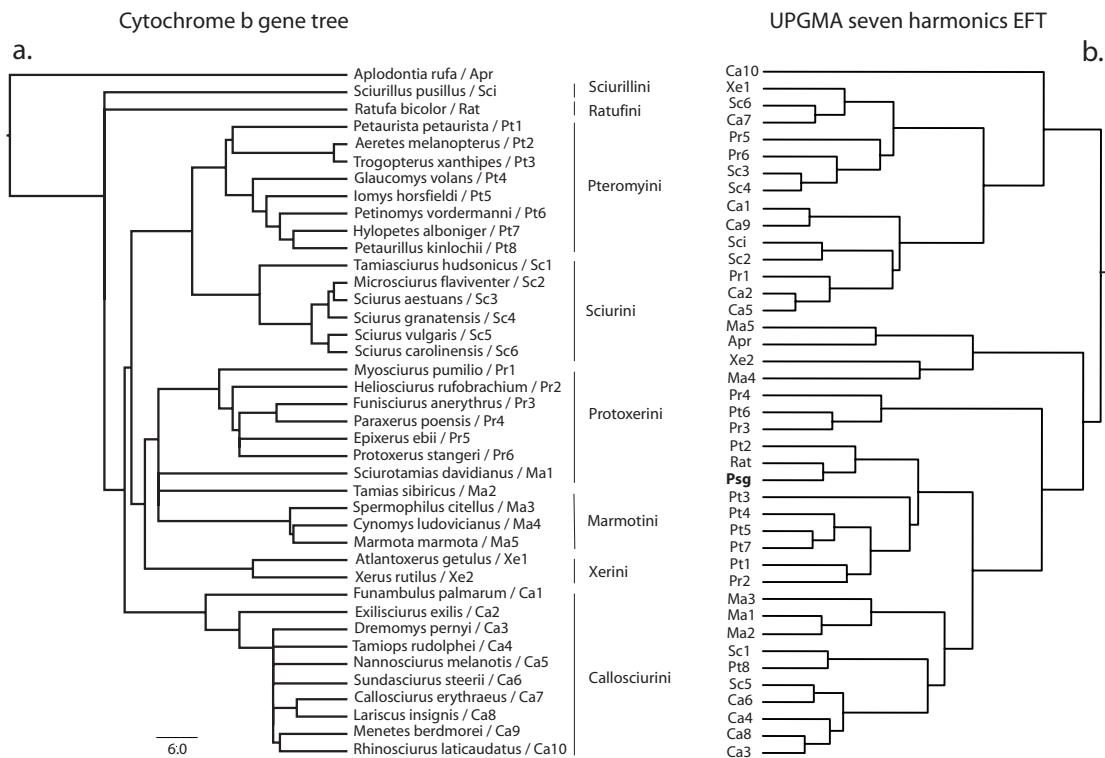


Figure 1. Molecular (a) and morphological (b) phenograms of the studied species: (a) is based on the cytochrome b gene tree of Mercer and Roth (Fig. 2, 2003) and (b) is the phenogram (UPGMA) based on the seven EFT harmonics of mandible outline. For an easier reading of the scientific species names, all supra-generic taxa have been considered as tribes.

also a component of the digestive system, variation and selection can act upon it and so the shape of the mandible can therefore reveal adaptation. However, the mandible is only one component of the digestive system, which also includes teeth, stomach and intestine. A forcing factor, such as competition for food, is likely to have either a direct or an indirect effect on mandible shape because of changes in tooth morphology or other organs. A change in tooth morphology may possibly also affect the direction of the mastication movement. Such an investigation has been suggested by the work of Butler (1980, 1985) who first described the organization of wear facets in sciurids (*Sciurus* and *Marmota*). To support our hypothesis, an analysis of microwear scratches present on cusp facets was done in order to evaluate the effects on mandible shape of changes in tooth morphology and chewing direction. The interpretation of extinct species may benefit from such analysis whenever their documentation is of quality. One such example of this is *Palaeosciurus goti*, an Early Oligocene European squirrel, which was interpreted as a terrestrial form (Vianey-Liaud 1974). The question here is: ‘Is such an interpretation validated by the

study of the specimen's mandible?'

In a first approximation, the mandible in sciurids can be considered as a two-dimensional feature (as opposed to the skull), and its outline can be used to make a quantification of the morphological differentiation. Because procedures in geometric morphometry allow us to separate size from shape, morphological differences can be interpreted when the phylogeny of the species and their way of life are reasonably well settled, as is the case in the sciurid family. The present analysis follows a recent study done on the subfamily Murinae (Renaud et al. 2007, Michaux et al. 2007). In relation with studies on Sciuridae, the present one is only partly parallel to the study by Caumul and Polly (2005) as it does not include skull morphology, and if tooth morphology is considered it is not the outline of a particular molar but the morphology of the crown.

Material and Methods

Material

A sample of 38 species documented the tribes presently recognized in the family Sciuridae (Steppan et al. 2003, Wilson and Reeder 2005) (Table 1, Fig. 1a). The material came from the collection of the Museum National d'Histoire Naturelle in Paris (MNHN, collection Vertébrés supérieurs Mammifères et Oiseaux) and the Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier 2. We analysed 305 rodent mandibles of both sexes, representative of the 35 Sciuridae genera. The systematic distribution of genera in table 1 follows the classification given in Wilson and Reeder (2005). Common names, size, diet, lifestyle and distribution are also given in table 1. In order to reduce intraspecific effects related to allometric changes, only adult specimens showing an erupted third molar were considered in the analysis. The extinct Oligocene *Palaeosciurus goti* Vianey-Liaud, 1974, tentatively referred to Marmotini, was included in the sample to test the interpretation of this extinct sciurid as a ground dweller, and the Mountain Beaver (*Aplodontia rufa* Rafinesque, 1817) was added for comparison with the sole present day member of the sister group of the Sciuridae, the Aplodontidae.

Fourier Analysis of the Outline

Two morphometric methods are commonly used in describing morphology of rodent mandibles: landmarks and outline analyses. Because the mandible is a unique bone in mammals, it requires a landmark digitalization of type 2 (i.e. points of maximum curvature along the outline), which is very sensitive to the uncertainty of their location. This is especially the case for points in relationship with the coronoid process that may

Table 1. List of taxa. N, number of specimens; Size, only extremes are indicated; Diet: O/A-dom, animal dominant omnivore, O/P-dom, plant dominant omnivore, P-dom, plant dominant; life-style: tree dweller, ground dweller, partly ground dweller. Distribution: Afr-S, Africa, south of the Sahara, Eu, Europe, N Afr, Northern Africa, N Am, North America, Palaearctic zone, S Am, South America. SE Asia, south East Asia.

Taxa	Abbr.	N	Common names	Size	Diet	Lifestyle	Geography
Sciuridae							
Ratufinae							
<i>Ratufa bicolor</i> (Sparman, 1778)	Rat_b	10	Black Giant Squirrel	large	O/P-dom	Tree dwelling	SE Asia
Sciurillinae							
<i>Sciurillus pusillus</i> (E. Geoffroy, 1803)	Sci_p	5	Neotropical Pygmy Squirrel	dwarf	O/P-dom	Tree dwelling	S Am
Sciurinae							
Sciurini							
<i>Microsciurus flaviventer</i> (Gray, 1827)	Mic_f	9	Amazon Dwarf Squirrel	dwarf	P-dom	Tree dwelling	S Am
<i>Sciurus aestuans</i> Linnaeus, 1766	Sci_a	10	Guianan Squirrel	-	O/P-dom	-	SE Asia
<i>Sciurus carolinensis</i> Gmelin, 1788	Sci_c	3	Eastern Gray Squirrel	-	O/P-dom	-	N Am
<i>Sciurus granatensis</i> Humboldt, 1811	Sci_g	10	Red-tailed Squirrel	-	O/P-dom	-	S Am
<i>Sciurus vulgaris</i> Linnaeus, 1758	Sci_v	10	Eurasian Red Squirrel	-	O/P-dom	-	Palaearctic
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i> (Erxleben, 1777)	Tam_h	7	Red Squirrel	-	O/P-dom	Partly ground dwelling	N Am
Pteromyiinae							
<i>Aeretes melanopterus</i> (Milne-Edwards 1867)	Aer_m	1	North Chinese Flying Squirrel	-	?	Tree dwelling	SE Asia
<i>Glaucomyis volans</i> (Linnaeus, 1758)	Gla_v	7	Northern Flying Squirrel	-	O/P-dom	-	Palaearctic
<i>Hylotes alboniger</i> (Hogson, 1836)	Hyl_a	8	Flying Squirrel	-	O/P-dom	-	SE Asia
<i>Iomys horsfieldi</i> (Waterhouse, 1838)	Iom_h	4	Flying Squirrel	-	?	-	SE Asia
<i>Petaurillus kinlochii</i> (Robinson and Kloss, 1911)	Pet_k	1	Pygmy Flying Squirrel	dwarf	?	-	SE Asia
<i>Petaurista petaurista</i> (Pallas, 1766)	Pet_p	8	Red Giant Flying Squirrel	large	O/P-dom	-	SE Asia
<i>Petinomys vordermanni</i> (Jentink, 1890)	Pet_v	9	Vordermann's Flying Squirrel	dwarf	P-dom	-	SE Asia
<i>Trogopterus xanthippes</i> (Milne-Edwards, 1867)	Tro_x	6	Flying Squirrel	-	P-dom	-	SE Asia
Callosciurinae							
<i>Callosciurus erythraeus</i> (Pallas, 1779)	Cal_e	10	Pallas's Squirrel	-	O/P-dom	Tree dwelling	SE Asia
<i>Dremomys pernyi</i> (Milne-Edwards, 1867)	Dre_p	8	Perny's Long-nosed Squirrel	-	O/P-dom	-	SE Asia
<i>Exilisciurus exilis</i> (Müller, 1838)	Exi_e	4	Least Pygmy Squirrel	dwarf	O/A-dom	-	SE Asia
<i>Funambulus palmarum</i> (Linnaeus, 1766)	Fun_p	5	Indian Palm Squirrel	-	O/P-dom	-	SE A
<i>Lariscus insignis</i> (F. Cuvier, 1821)	Lar_i	5	Three-striped Ground Squirrel	-	P-dom	-	SE Asia
<i>Menetes berdmorei</i> (Blyth, 1849)	Men_b	10	Indochinese Ground Squirrel	-	?	Ground dwelling	SE Asia
<i>Nannosciurus melanotis</i> (Müller, 1840)	Nan_m	2	Black-eared Squirrel	dwarf	?	Tree dwelling	SE Asia
<i>Rhinosciurus laticaudatus</i> (Müller, 1840)	Rhi_l	3	Shrew-faced Squirrel	-	O/A-dom	-	SE Asia
<i>Sundasciurus steerii</i> (Günther, 1877)	Sun_s	10	Southern Palawan Tree Squirrel	-	O/P-dom	Partly ground dwelling	SE Asia
<i>Tamiops rudolphii</i> (Milne-Edwards, 1867)	Tam_r	9	Cambodian Striped Squirrel	-	O/P-dom	Tree dwelling	SE Asia
Xerinae							
Marmotini							
<i>Cynomys ludovicianus</i> (Ord, 1815)	Cyn_l	4	Black-tailed Prairie Dog	large	P-dom	Ground dwelling	N Am
<i>Marmota marmota</i> (Linnaeus, 1758)	Mar_m	10	Alpine Marmot	large	P-dom	-	European
<i>Sciurotamias davidianus</i> (Milne-Edwards, 1867)	Sci_d	5	Père David's Rock Squirrel	-	O/P-dom	-	SE Asia
<i>Spermophilus citellus</i> (Linnaeus, 1758)	Spe_c	8	European ground Squirrel	-	O/P-dom	-	Eu
<i>Tamias sibiricus</i> (Laxmann, 1769)	Tam_s	7	Siberian Chipmunk	-	O/P-dom	-	Palaearctic
Protoxerini							
<i>Epixerus ebiti</i> (Temminck, 1853)	Epi_e	2	Western Palm Squirrel	-	O/P-dom	Partly ground dwelling	Afr-S
<i>Funisciurus anerythrus</i> (Thomas, 1893)	Fun_a	10	Thomas's Rope Squirrel	-	O/P-dom	Partly ground dwelling	Afr-S
<i>Heliosciurus rufobrachium</i> (Waterhouse, 1842)	Hel_r	10	Red-legged Sun Squirrel	-	O/P-dom	Tree dwelling	Afr-S
<i>Myosciurus pumilio</i> (Le Conte, 1857)	Myo_p	3	African Pygmy Squirrel	dwarf	?	-	Afr-S
<i>Paraxerus poensis</i> (A. Smith, 1830)	Par_p	10	Green Bush Squirrel	-	O/P-dom	-	Afr-S
<i>Protoxerus stangeri</i> (Waterhouse, 1842)	Pro_s	10	Forest Giant Squirrel	large	O/P-dom	-	Afr-S
Xerini							
<i>Atlantoxerus getulus</i> (Linnaeus, 1758)	Atl_g	10	Barbary Ground Squirrel	-	P-dom	Ground dwelling	N Afr
<i>Xerus rutilus</i> (Cretschmar, 1828)	Xer_r	10	Unstriped Ground Squirrel	-	O/P-dom	-	Afr-S
Fossil (Marmotini?)							
<i>Palaosciurus goti</i> Vianey-Liaud 1974	Pal_g			-	-	?	Eu
Aplodontidae							
<i>Aplodontia rufa</i> Rafinesque, 1817	Apl_r	7	Mountain beaver	large	P-dom	Ground dwelling	N Am

be strongly regressed in several species (e.g. *Exilisciurus exilis*, *Nannosciurus melanotis*, *Microsciurus flaviventer*, *Myosciurus pumilio* and *Sciurillus pusillus*). For this reason, we decided to quantify the shape of the mandibles using outline analyses based on Fourier methods (Renaud et al. 1996, Renaud and Michaux 2003), the outline corresponding to a two-dimensional projection of the vestibular side of the mandible. Because teeth were often missing, the dentary outline was considered. This allows us to describe the overall changes that affect the surface of the mandible involved in the insertion and function of masticatory muscles (coronoid, angular and condylar processes). We only measured left

mandibles. If the left mandibles were broken, mirror images of mandibles on the right were computed. In order to be able to use mandibles without teeth, the starting point of the outline was chosen at the upper joint of the incisor with the bone of the mandible. The outline was always taken from this point and followed in the direction of the coronoid process. Several series of outlines were taken on the mandibles of one taxon, and the results compared, then only one series was taken by taxon. Some samples of recent species included a few slightly incomplete mandibles. In these cases, the outlines used for the study are composite: when the outline is incomplete, its missing parts are provided by a complete specimens, and the complementary parts are fitted together by hand using Corel Draw ®. Missing parts of the available mandibles of *Palaeosciurus goti* were also small and this meant that we were similarly able to reconstruct a complete outline. All the mandibles were photographed with a NIKON 5700 Coolpix®.

Two Fourier methods are commonly used: the Radial Fourier Transform (RFT) and the Elliptic Fourier Transform (EFT). Because it is a method that allows a description of complex outlines (Kuhl and Giardina 1982), we applied the Elliptic Fourier Transform for our study using EFAwin (Ferson et al. 1985). This method is based on separate Fourier decompositions of incremental changes of the x and y coordinates as a function of the cumulative length along the outline (Kuhl and Giardina 1982). Thus, the outline is approximated by a sum of trigonometric functions of decreasing wavelengths (i.e. harmonics). Any one harmonic corresponds to four coefficients: A_n , B_n for x, and C_n , D_n for y, and defines an ellipse in the xy-plane. The coefficients of the first harmonic (describing the best-fitting ellipse of any outline) are used to standardize both size and orientation of the mandible. Once standardized, these coefficients correspond to the residuals and are not considered in the following statistical analyses (Crampton 1995). However, Michaux et al. (2007) showed that the coefficient of mandible elongation (D1) should be included in multivariate analyses because it expresses a large part of the ecological signal.

An advantage of the EFT method is that more substantial details of mandible morphology can be considered if the wavelength of the harmonic is low. Given that the measurement noise increases with the rank of the harmonics, then the rank of the last harmonic was empirically determined as the coefficient of variation of harmonic amplitude (i.e. the square root of the sum of the Fourier coefficients squared. - Renaud et al. 1996) of repeated measurements on five specimens. As shown in previous works (e.g. Renaud and Michaux 2003), the first seven harmonics offer a good compromise between measurement error, information content and the number of variables to be considered. By following inverse processes [Inverse Fourier Transform method (Rolph and Archie 1984)], mandible outlines were reconstructed from a set of Fourier coefficients and thus

permitted to visualize shape changes. Contrary to Radial Fourier Transform (RFT) where xy-coordinates are calculated from the set of radii of the reconstructed outlines, EFT method provides very accurate reconstructions because the inverse Fourier transform directly provides the Euclidean xy-coordinates (Michaux et al. 2007). Some parameters or indexes based on linear variables have been calculated with Optimas[®], such as size (area of the outline, in cm²) and rectangularity with the ratio, *major axis length/breadth of the mandible*.

Statistical analyses

Statistical procedures were performed with R2.7.0 (Ihaka and Gentleman 1996) and 25 coefficients comprising seven harmonics (EFT7) were considered for each outline. MANOVA was performed on the mean of the Fourier coefficients for all species, even if intraspecific variation was lower than interspecific variation (Claude et al. 2003). Intraspecific shape variation was compared with interspecific variation using a MANOVA on the Fourier coefficients with species being taken as a factor. A multivariate regression of the Fourier coefficients on size, estimated by the square root of the outline area (Michaux et al. 2007), permitted us to assess the effect of allometric variation on the overall shape of the mandible. Morphological variability of extant sciurids was quantified with principal component analyses (PCA) performed on coefficients (A–D) of the second to the seventh harmonic, with the coefficient D1 of the first harmonic (FCs_{D1-D7}). Extinct taxa were then added as supplementary data. This analysis allowed a provisional assessment to be made about the effects of phylogeny on mandible morphology, and about the link between ecological types and mandible morphologies. Because our data set consisted of a relatively large number of variables, the shape space was simplified to the first five Principal Components (the number of PCs was defined in order to keep 90% of the interspecific shape variance). MANOVA in association with a test of significance (Wilk's Lambda test) were performed on these PCs in order to assess the effects of different factors. The factors considered here were clades (i.e. tribes), diet, locomotor habits, and tooth morphology. For each genus, locomotor habits and diet were taken from the literature (Nowak 1999). The terms "locomotor habit" and "diet" refer to the usual locomotion habits and principal diet. The factor locomotor habits were divided into three categories: ground dwelling, partially ground dwelling and tree dwelling (this class refers to tree squirrels and flying squirrels). Hypercarnivorous and animal dominant omnivorous diet was opposed to plant dominant omnivorous diet and to plant dominant diet and corresponded to categories recently considered in tooth morphology analyses (Evans et al. 2007). The effect of each

factor on mandible morphology was computed from the eigenvectors of the MANOVA. By removing the effects of other factors, using shape residuals, we were able to assess morphological differentiation between clades, diet categories, and locomotor habits. Linear Discriminant Analyses (LDA) of shape coordinates were performed on PC1-5 to assess if there was a discrimination of mandible outline with “locomotor habits” and “diet”. A UPGMA (Unweighted Pair-Group Method using Averages) cluster analysis was applied to the matrix of average taxonomic distance amongst the species based on FCsD1-D7. We obtained a UPGMA phenogram based on these coefficients that enabled us to visualize the phenetic relationship described by EFT analysis (Figure 1b).

Chewing Movement Direction

This present work aims to provide a preliminary survey of the direction of chewing movement in some sciurids by studying microwear scratches that have been left on wear facets that develop on tooth cusps due to the mastication of food (Kay and Hiiemae 1974, Maier and Schneck 1981, Teaford 1994, Solounias and Semprebon 2002, Merceron et al. 2004 a, b, Rensberger 1978, Nelson et al. 2005, Charles et al. 2006). The technical processes followed in this study have already been developed in the above-mentioned references. Sciurids have a two-phased mastication (Kay and Hiiemae 1974). Phase I is a shearing action, while phase II corresponds to a crushing action. Both phases of the chewing movement have a transversal component. The direction of the chewing movement is measured on phase II wear facets where microwear scratches can be easily seen. The measured α angle [according to Butler’s nomenclature (1980)] corresponds to the value of the angle defined by the longitudinal axis of the tooth and the direction of the microwear scratches on facets 10 that can be observed on the protocone and the hypoconid. This angle has a positive value if the chewing movement is directed toward the lingual side, and a negative one if the movement is toward the labial side. M2 and m2 from adult specimens were analysed according to the method prescribed by Merceron et al. (2004b).

Results

Intraspecific Variation - Size and Shape Variation

Intraspecific variation of shape was significantly lower than interspecific variation (Wilk’s Lambda test: Value=8.2.10-12, F=12.217, $df=39$, $P<10^{-15}$), it results that sources of intraspecific variability were small enough to conduct further statistical analyses at the interspecific level. In order to consider the position of each individual in the shape space, only the consensus (i.e. mean configuration) was represented for a given species.

The multivariate regression of Fourier coefficients on size, estimated by the square root of the outline area, was highly significant ($F=16.2$, $p=1.46 \cdot 10^{-8}$). Thus, allometry plays an important role in determining the pattern of morphological diversification. Substantial differences in mandible size were observed between and amongst phylogenetic groups, as well as to a lesser degree the differences in rectangularity (Fig. 2 a and b).

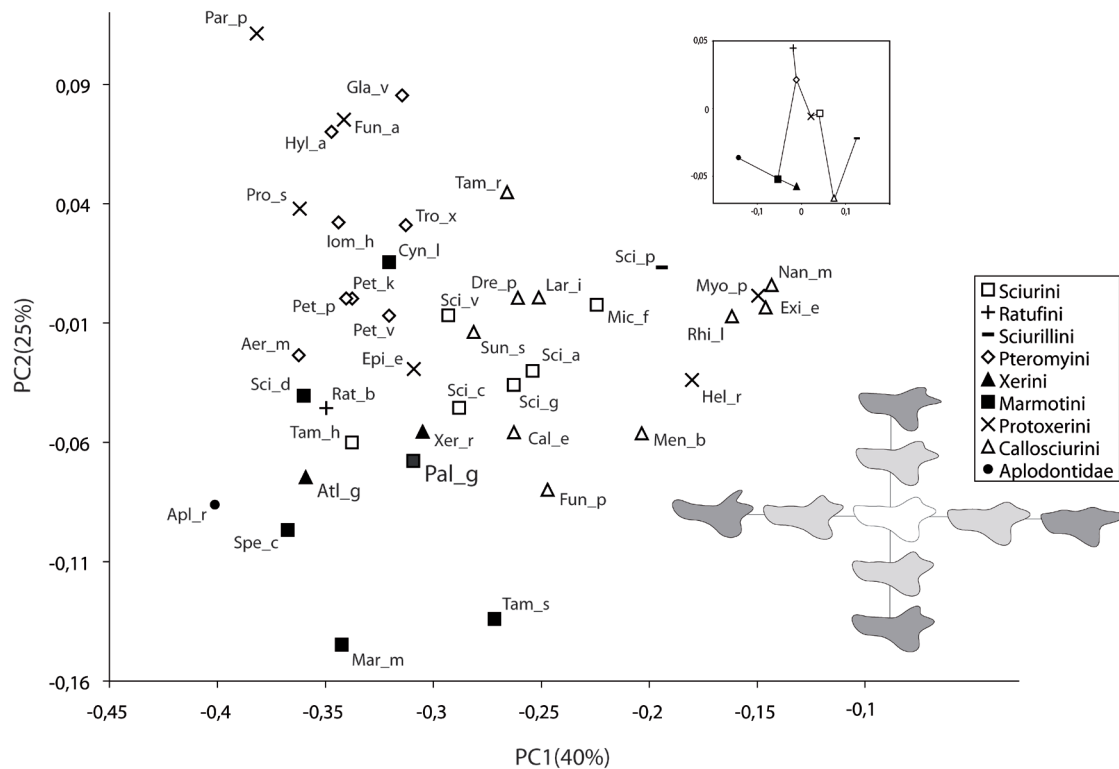


Figure 2. Shape differentiation of the mandible on the first two axes of the Principal Components Analysis (PCA) performed on Fourier coefficients of mandibles. Large symbols represent dwarf species. *Pal_g*, *Palaeoscirus goti*. Upper right: mean projection for each tribe, with the minimum spanning tree (using the function “mst” of the package “Ape” of R.2.7.0). Outlines are reconstructed on the first two principal components following Inverse Fourier Transform method, light grey outline represents maximum values of the axes, and dark grey outline corresponds to extreme reconstruction.

Interspecific shape variation

The two first components of the PCA explain respectively 40% and 25% of the among-group variance, while the distribution of taxa on the first plane of the PCA (Fig. 2) does not show well-individualised groups. Nevertheless several points can be underlined. The distribution area of terrestrial species is rather localized and only partly overlaps the distribution of other groups. A rather elongated angular process characterizes the mandible of ground dwelling taxa. The Aplodontidae *Aplodontia*, a ground dweller such

as marmots, which belongs to the same supra familial cluster as the Sciuridae, is located near *Marmota*. Dwarf species have a disjointed distribution and so dwarf tree squirrels and dwarf flying squirrels were separated. Dwarf flying squirrels (*Petinomys*, *Petaurillus*) have a developed coronoid process, while *Microsciurus*, *Sciurillus*, *Myosciurus*, *Nannosciurus*, and *Exilisciurus* have a mandible with almost no coronoid process. Flying squirrels have similar PC1 values while PC2 values vary. Once the effects of diet and lifestyle were removed, MANOVAs on Fourier coefficients (FCsD1-D7) indicated a highly significant morphological differentiation of mandible outline (Table 2) among groups of different clades (i.e. tribes). In a similar fashion, there is a highly significant morphological differentiation of mandible among taxa with different lifestyles once the effect of phylogeny is removed. Diet does not play an important role in determining the main morphological differentiation of mandible. Relationships between lifestyle and clades, lifestyle and diet, or clades and diet are not significant (cf. Table 2 [lifestyle x clades], [lifestyle x diet], [clades x diet]).

Table 2. Multivariate analyses of variance (MANOVA) of mandible shape variation with effect of phylogeny, diet, lifestyle, morphology of the occlusal surface, and factors combined for life style / phylogeny, diet / phylogeny, lifestyle / diet, and phylogeny / morphology of the occlusal surface.

Effect	df	Wilk's Lambda	F	df num	df den	p
Clades	5	0.1564	1.7715	25	68	0.032903
Diet	3	0.4301	1.1935	15	50	0.307452
Mode of life	2	0.3573	2.4220	10	36	0.025351
Morphol. Occl. Surf.	3	0.1969	1.4966	15	28	0.173222
Mode of life x Clades	2	0.8956	0.204	10	36	0.994574
Modes of life x Diet	2	0.7364	0.5950	10	36	0.807174
Clades x Diet	4	0.4388	0.8550	20	61	0.640325
Clades x Morphol. Oc. S.	1	0.3629	3.5116	5	10	0.043087

These results show that morphological differentiation in all the tribes is independent of environment and diet. The same table also shows that there is no relationship between occlusal morphology and mandible morphology, and that there is a relationship between tooth morphology and clades. Discriminant analyses based on PC1-5 clearly illustrate previously discussed tests (Fig. 4). Classes were those used for the MANOVAs. While ground dwellers are distinguished from members of the two other categories (Fig4a), their diet groups are not differentiated (Fig. 4b).

Microwear Scratches and Direction of Chewing Movement

The angle of direction of the chewing movement in mastication phase II with the longitudinal axis of the dental row (angle α) varied between the species studied from 28° to 60° for m2 and 24° to 62° for M2 (Table 3). Lack of correlation between

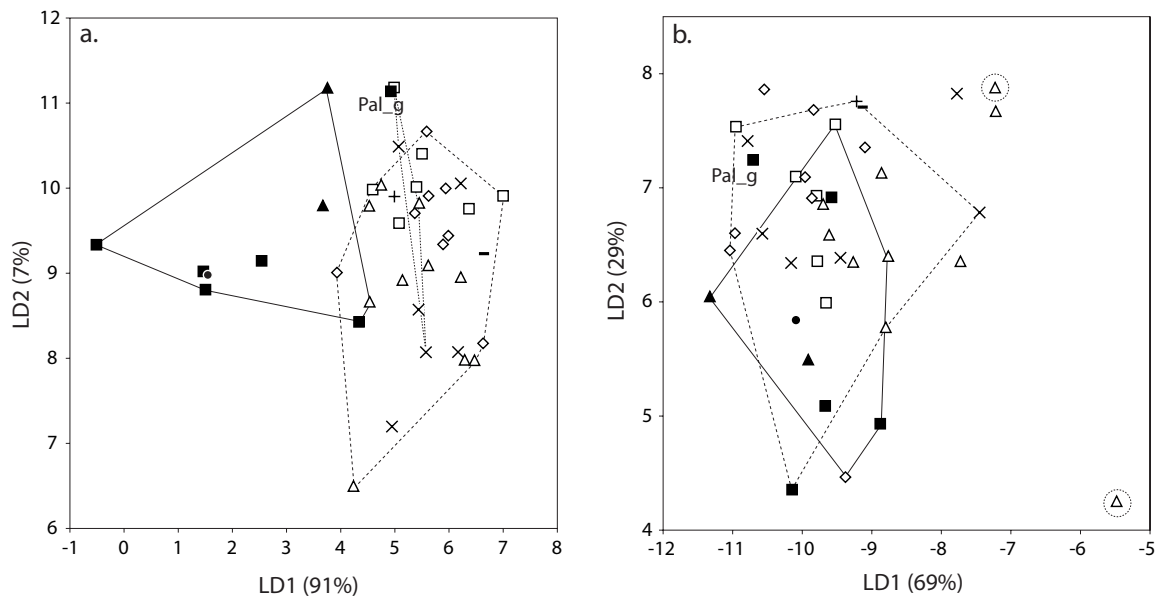


Figure 4. Plot of the discriminant analysis of shape coordinates (simplified to the first five principal components PCs1-5) versus lifestyle (a) and diet (b). LD1 and LD2 are respectively first and second discriminant axes, parenthesized values are proportion of variation explained by each function. In (a) the dotted line defines tree dwelling species (include flying squirrels), the dashed line = partially ground dwellers, and continuous line = ground dwellers. In (b), dashed lines define plant dominant omnivorous diet, continuous line = plant dominant diet and dotted lines = animal dominant omnivorous diet. Species with an unknown diet lie either inside or outside the defined areas. Pal_g: *Palaeosciurus goti*.

the direction of chewing and mandible shape indicated that the direction of the chewing movement during phase II and mandible shape are for the most part independent. While the mandibles of *Petaurista*, *Tamias* and *Ratufa* are similar, α angles in *Petaurista* are much lower than in *Tamias* and *Ratufa*. Chewing movement in *Marmota* is very oblique as opposed to *Petaurista*, which is nearly propalinal. *Petaurista* and *Funisciurus*, the two sciurids used in the sample, have low α angle values and both have rather flat crowns. Conversely, *Marmota* and *Xerus*, two sciurids with plant dominant diets differ by their chewing direction. Although the former is cuspidated, it has well-developed transversal crests while in the latter, the wear facets are developed on a horizontal plane despite its cuspidate crown. To complete this preliminary analysis, a MANOVA on PC1-5 including the tooth occlusal surface factor was done, and this showed that crown morphology is significantly correlated to clades (Table 3).

Discussion

Even though phylogeny and substrate have played important roles in shaping

Table 3. Chewing direction in some Sciuridae. Diet, Morphology of occlusal surface (OM) abbreviated as follows: B-L, bunodont; L, lophodont, (loph more conspicuous than cups); L-S, lophodont with accessory crests transversal to loph; L-S*, idem but high crowned teeth. Values in degree of the direction of scratches on phase II wear facets, respectively for m2 and M2). Abr., abbreviation of taxa as in table 1.

Taxon	Diet	OM	Abr	Second lower molar (N obs. =10)				Second upper molar (N obs. =10)			
				α Min	α Max	σ	α Mean	α Min	α Max	σ	α Mean
<i>Heliosciurus rufobrachium</i>	O/P-dom	B-L	her	33°	48°	4.635	43°	56°	66°	2.936	62°
<i>Funisciurus anerythrus</i> O	/P-dom	L-S	fna	30°	46°	5.116	38°	35°	62°	8.413	45°
<i>Marmota marmota</i>	P-dom	L	mam	50°	65°	5.448	60°	72°	94°	6.603	85°
<i>Petaurista petaurista</i> O	/P-dom	L-S	pep	15°	54°	11.100	28°	12°	33°	6.391	24°
<i>Ratufa bicolor</i>	P-dom	B-L	rab	43°	62°	6.987	53°	52°	73°	7.422	59°
<i>Sciurus vulgaris</i> O	/P-dom	B-L	scv	29°	46°	5.328	37°	57°	72°	4.905	64°
<i>Tamias sibiricus</i> O	/P-dom	B-L	tas	39°	59°	7.179	49°	55°	69°	3.795	63°
<i>Xerus rutilus</i> O	/P-dom	B-L	xer	24°	44°	6.916	34°	37°	64°	8.972	49°
<i>Aplodontia rufa</i> P	-dom L	-S*	apr	91°	99°	2.384	94°	97°	115°	4.959	104°

Sciuridae mandible, this does not appear to be true for diet. Similarity in mandible shape of some species (Fig. 2) however does not contradict several phylogenetic clusterings recently established by molecular studies. Examples of this can be found in: 1) *Sciurotamias* and *Tamias* which are now both considered to be Marmotini, 2) *Funambulus*, which is found near other Asiatic Tree Squirrels (Callosciurini), and 3) *Funisciurus* and *Paraxerus* which are Protoxerini. It is a well-known phenomenon that both a decrease and an increase in size can occur in the evolution of a group driven by competition for space and food. We can observe that smaller size has been favoured among sciurids that exploit the upper parts of trees, while the larger sized sciurids are found amongst the ground dwelling forms (Fig. 3a).

Although dwarfism has occurred in several distinct lineages, such an evolution has not driven the mandible to a single morphology. Parallelism is clearly illustrated by small-sized tree squirrels (*Nannosciurus* and *Exilisciurus* in Asia, *Myosciurus*, in Africa, *Sciurillus* and *Microsciurus* in South America), which are located near each other on the PCA, despite the fact that they are not phylogenetically linked (*Myosciurus* is a Protoxerini, *Sciurillus* is a Sciurillinae, *Microsciurus* is a Sciurini, *Exilisciurus* and *Nannosciurus* are Callosciurini). Even though their mandibles are much less modified than the mandibles of dwarf tree squirrels, the position of the dwarf flying squirrels on the first plane of the PCA is different (Fig. 2) because there is still a developed coronoid process. If parallelism in dwarf tree squirrel mandible evolution is the result of constructional constraint, in flying squirrels a factor exists that has counteracted this problem. In his studies Moore (1959) advocated such an interpretation for dwarf tree squirrels and stressed similarities in mandible and skull shapes, while Ball and Roth (1995) later demonstrated that size decrease in sciurids is associated with a change in musculature and skull shape: with the skull becoming rounded. The skull in dwarf flying squirrels, as in all dwarf forms, is also

rounded. The difference in mandible shape therefore, indicates that factors other than developmental restrictions are likely to be considered.

The rectangularity index (Fig. 3b) is also a good indicator of convergent evolution with members of other rodent families. A particular example of this is the *Rhinosciurus* mandible, which is as slender as the mandibles of the rodents Murinae *Rhynchomys* (shrew-mice) and Deomyinae *Deomys* (Congo Forest Mouse) whose diets are animal-dominant. The ratio *major axis/mandible breadth* that measures the rectangularity is 0.35 while the minimum, mean and maximum for the samples studied are respectively 0.35, 0.56, and 0.65. Sciurids with a plant dominant diet e.g. Marmotini, do not show an increase in horizontal ramus height of the mandible, as has occurred in many Muridae, even though their condylar process is rather high compared with their tooth row. These differences are most likely explained by the variation in mastication direction: – transversal in sciurids, longitudinal in murids.

Microwear Scratches, Chewing Direction and Mandible Shape

Most sciurids have cheek teeth showing cusps and transversal crests (or lophes) and such squirrels are known as bunodont. The dental pattern of squirrels is not very different from that of Paramyidae (Wood 1962, Stehlin and Schaub 1951) and is considered to be a primitive form for rodents. Because chewing direction is driven by morphology of the crown, a direction that strongly departed from the longitudinal axis was to be expected and this was supported by the measurement of the α angle (Table 3). However while some sciurids do have a crown morphology that diverges from the primitive form, some are lophodont (presence of well developed transversal lophes merging into the cusps) e.g. *Marmota*, and others are selenodont (presence of accessory crests transversal to the lophes) e.g. *Petaurista*. *Marmota* is a plant eater and has a higher α angle and a more transversal chewing direction than the others and this could be one evolutionary direction followed for improving grinding. Another adaptation for grinding is illustrated by *Petaurista*. The occlusal surfaces of its teeth are rather flat (e.g. Fig. 8 in Tong 2007) and along with the accessory crests they provide a characteristic complex pattern, which is more or less well developed in Pteromyinae. The complex pattern of *Petaurista* allows for a finer grinding during mastication. Although this pattern derives from the basic sciurid one, there are no more gutters delimited by cusps and lophes to transversally drive the chewing movement and therefore a less transversal chewing direction is permitted (Table 3). *Xerus* does not contradict this remark, as the wear facets indicate a chewing movement on a horizontal plane and thus a less oblique chewing movement is consequently possible. In the more derived state that corresponds to flat occlusal surfaces, the chewing movement may be

transversal (e.g. *Apodontia*) as well as more and more longitudinal. The latter case is the one more frequently found among extant rodents (Vorontsov 1979). The lack of clear-cut correlation in mandible shape is likely the consequence of relatively weak evolutionary divergence in Sciuridae dentition compared to most of the other rodent families.

The Extinct Palaeosciurus goti

Reconstruction of the biology of extinct squirrels is another direction of research opened by the present study. The well-preserved Early Oligocene squirrel *Palaeosciurus goti* offers such an occasion. *P. goti* came from the Quercy mammal-bearing locality of Mas de Got in France and because there are several almost complete sets of mandibles the construction of a composite mandible was relatively easy. It is difficult to allocate this geologically old squirrel to a particular extant tribe (Vianey-Liaud 1974, Mein 1992) and it may in fact even belong to a lineage without connection to present day squirrels. Vianey-Liaud (1974) hypothesised after considering the skeleton of the limbs that *P. goti* was a ground dweller. The present study has localized the mandible of *Palaeosciurus goti* (Pal_g, in Fig. 2) inside the area of present day terrestrial squirrels but near the border of this area even though it has no projected angular process such as the ground dwellers *Marmota* or *Cynomys* and it is rather dorso-ventrally thick (rectangularity index = 0,63, the mean and maximum for the sample being 0,56 and 0,65). These two characteristics mark the difference between the mandible of present day terrestrial sciurids as pointed by Bryant (1945). The rectangularity index indicates a rather high ascending ramus, which is a characteristic already considered as primitive (Vianey-Liaud 1974) and is a conclusion also supported by a comparison with Paramyidae (Wood 1962). The limbs and mandible in *Palaeosciurus goti* have diverged differently from their primitive states, with the limbs being more advanced toward terrestrial adaptation than the mandible. *Palaeosciurus goti* was likely to have already been a terrestrial squirrel but without all the characteristics of the present day ground dwellers.

Conclusion

Sciuridae mandible clearly shows the integration of two forcing factors, (i.e. phylogeny and lifestyle) and more precisely the substrate. Consequently, parallelism is an expected phenomenon in a family that illustrates such a complex radiation and this is well illustrated here by the dwarf tree squirrels, which share a mandible with a reduced coronoid process. Despite the fact some extreme changes in mandible shape are exhibited by present day squirrels, mandible shape is most probably not a decisive indicator of the lifestyle of extinct species, at least not for geologically old squirrels such as *Palaeosciurus goti*. This

fact can probably be explained by differences in the evolutionary rates between limbs and skull. Even though the present study has been unable to show a correlation between mandible shape and direction of mastication, it has nevertheless shown that mandible shape and tooth crown morphology are correlated. However a further investigation with a much wider scope is needed. The fact that Sciuridae have many primitive characteristics including their teeth and modes of mastication is one explanation for the somewhat ambivalent conclusion of this study.

Acknowledgements

We are grateful to Christian Denys, Jacques Cuisin and their collaborators (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, collection Vertébrés supérieurs Mammifères et Oiseaux) for access to comparative material. We warmly thank Sabrina Renaud from the Morphometry Center (Unité Mixte de Recherche 5125 du Centre National de la recherche Scientifique, University of Lyon 1), for her technical and methodological comments. We also thank Pierre Mein and Gilles Escaguel from the same University for their help as well as the members of the University of Poitiers. Pierre Henri Fabre at UMR 5554 has been very helpful for his advice about the phylogeny of Sciuridae. This is a publication of the Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (Unité Mixte de Recherche 5554 du Centre National de la Recherche Scientifique) no. 2008-00x.

References

- Ball, S.S. and V.L. Roth. 1995. Jaw Muscles of New World Squirrels. *J. Morphol.* 224: 265-291.
- Bryant, M.D. 1945. Phylogeny of nearctic Sciuridae. *Am. Midl. Nat.* 33(2): 257-390.
- Butler, P.M. 1980. Functional aspects of the evolution of rodents molars. *Palaeovertebrata, Mémoire Jubilaire Lavocat*: 249-262.
- Butler, P.M. 1985. Homologies of Molar Cusps and Crests, and their Bearing on Assessments of Rodent Phylogeny. In: (W. P. Luckett and J.-L. Hartenberger, eds) *Evolutionary Relationships among Rodents - A Multidisciplinary Analysis*. Plenum Press, New York. pp. 381-401.
- Caumul, R. and P.D. Polly. 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in Marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution* 59(11): 2460-2472.
- Charles, C., J.J. Jaeger, J. Michaux and L. Viriot. 2006. Dental microwear in relation to

- changes in the direction of mastication during the evolution of *Myodonta* (Rodentia, Mammalia). *Naturwissenschaften* 94: 71-75.
- Claude, J., E. Paradis, H. Tong and J.-C. Auffray. 2003. A geometric morphometric assessment of the effects of environment and cladogenesis on the evolution of the turtle shell. *Biol. J. Linn. Soc.* 79: 485-501.
- Crampton, J.S. 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia* 28: 179-186
- Evans A.R., G.P. Wilson, M. Fortelius and J.J. Jernvall. 2007. High-level similarity of dentitions in carnivorans and rodents. *Nature* 445: 78-81.
- Ferson, S., F.J. Rohlf and R.K. Koehn. 1985. Measuring shape variation of two-dimensional outlines. *Syst. Zool.* 34: 59-68.
- Ihaka, R. and R. Gentleman. 1996. A Language for Data Analysis and Graphics. *J. of Computational and Graphical Statistics* 5: 299-314.
- Kay, R.F. and K.M. Hiiemae. 1974. Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 40: 227-256.
- Korth, W.W. and R.J., Emry. 1991. *J. Paleontol.* 65: 984-994.
- Kuhl, F.P. and C.R. Giardina. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Comp Graph Image Process* 18: 259-278
- Maier, W. and G. Schneck. 1981. Konstruktions morphologische Untersuchungen am Gebiss der hominoiden Primaten. *Z. Morpholog. Anthropolog.* 72: 127-169.
- McKenna, M.C. and S.K. Bell. 1997. Classification of mammals, above the species level, Columbia University Press, New York. pp 631.
- Mein, P. 1992. Taxonomy. In: (B. Bassano, P. Durio, U Gallo Orsi and E. Macchi, eds) First International Symposium on Alpine Marmot (*Marmota marmota*) and on genus *Marmota*. Torino. pp. 6-12.
- Mercer J.M. and V.L. Roth. 2003. The Effects of Cenozoic Global Change on Squirrel Phylogeny. *Science* 299: 1568-1572.
- Merceron, G., C. Blondel, M. Brunet, S. Sen, N. Solounias, L. Viriot and E. Heintz. 2004a. The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 207:143-163.
- Merceron, G., L. Viriot and C. Blondel. 2004b. Tooth microwear pattern in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Chizé (Western France) and relation to food composition. *Small Ruminant Res.* 53: 125-132.
- Michaux, J., S. Renaud, and P. Chevret. 2007. Morphological diversity of Old World rats and mice (Rodentia, Muridae) mandible in relation with phylogeny and adaptation, *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 45: 263-279.

- Moore, J.C., 1959. Relationships among the living squirrels of the Sciurinae. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 118: 159-206.
- Nelson, S, C. Badgley and E. Zakem. 2005. Microwear in modern squirrels in relation to diet. *Paleontologia Electronica* 8: pp. 15.
http://palaeoelectronica.org/paleo/2005_1/nelson14/issue1_05.htm.
- Nowak R. 1999. Walker's Mammals of the World, Vol II, 6th edit. The John Hopkins University Press, Baltimore. pp. 1936.
- Renaud, S., P. Chevret and J. Michaux. 2007. Morphological vs. molecular evolution: ecology and phylogeny both shape the mandible of rodents. *Zool. Scripta* 36: 525–535.
- Renaud, S. and J.R., Michaux. 2003. Adaptive latitudinal trends in the mandible shape of *Apodemus* wood mice. *J. Biogeography* 30: 1617-1628.
- Renaud, S., J. Michaux, J.J. Jaeger and J.C. Auffray. 1996. Fourier analysis applied to *Stephanomys* (Rodentia, Muridae) molars: non-progressive evolutionary pattern in a gradual lineage. *Paleobiology* 22: 255-265.
- Rensberger, J.M. 1978. Scanning electron microscopy of wear and occlusal events in some small herbivores. In: (P.M. Butler and K.A. Joysey, eds) *Development, Function and Evolution of Teeth*. Academic Press, London, pp. 415–438.
- Rohlf, F.J. and J.W. Archie. 1984. A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera : Culicidae). *Syst. Zool.* 33: 302-317.
- Solounias, N. and G. Semprebon. 2002. Advances in the Reconstruction of Ungulate Ecomorphology with Application to Early Fossil Equids. *Am. Mus. Novit.* 3366: 1-49.
- Stehlin, H.G. and S. Schaub, 1951. Die Trigonodontie der simplicidenten Nager, *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 67: 1-385.
- Steppan, S.J., B.L. Storz and R.S. Hoffmann. 2004. Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia : Rodentia) and the evolution of arboreality from c-myc and RAG1. *Mol. Phylogenet. Evolution* 30: 703-719.
- Teaford, M. F. 1994. Dental Microwear and Dental Function. *Evol. Anthropol.* 3: 17-30.
- Tong, H. 2007. *Aeretes melanopterus* (Pteromyiinae, Rodentia) from Tianyuan Cave near Zhoukoudian (Choukoutien) in China. *Geobios* 40: 219-230.
- Vianey-Liaud, M. 1974. *Palaeosciurus goti* nov, sp., écureuil terrestre de l'Oligocène moyen du Quercy. Données nouvelles sur l'apparition des Sciuridés en Europe. *Ann. Paléontologie* 60: 103-125.
- Vorontsov, N.N. 1979. Evolution of the alimentary system in Myomorph rodents (Translated from Russian, Published for the Smithsonian Institution and National

Science Foundation, Washington, D.C.). Indian National Scientific Documentation Centre, New Dehli. pp. 346.

Wilson, D. E. and D.M. Reeder. 2005. Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press, Washington and London. pp. 2000.

Wood, A.E. 1962. The early Tertiary rodents of the family Paramyidae. Trans. Amer. Phil. Soc. n.s. 52: 1-260.

Document III

**Mandible shape and dwarfism in squirrels (Mammalia, Rodentia):
interaction of allometry and adaptation.**

Article soumis à *Naturwissenschaften* le 22/11/2007 (en révision)

MANDIBLE SHAPE AND DWARFISM IN SQUIRRELS (MAMMALIA, RODENTIA): INTERACTION OF ALLOMETRY AND ADAPTATION.

Lionel HAUTIER ¹

Pierre-Henri FABRE ²

Jacques MICHAUX ³

Institution :

¹ Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Université de Montpellier 2, UMR-CNRS 5554, Cc 064 ; 2, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5, France.

² Laboratoire de Phylogénie Moléculaire, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Université de Montpellier 2, UMR-CNRS 5554, Cc 064 ; 2, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5, France.

³ Laboratoire EPHE de Paléontologie des Vertébrés, et Institut des Sciences de l'Evolution, UMR 5554, CC 064, Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon. F-34095 Montpellier Cedex 05, France.

Abstract

Squirrels include several independent lineages of dwarf forms distributed into two ecological groups: the dwarf tree and flying squirrels. Dwarf tree squirrels share a highly reduced coronoid process and a condylar process drawn backwards. Dwarf flying squirrels on the other hand, have an elongated coronoid process and a well-differentiated condylar process. To interpret such a difference, Elliptic Fourier Transform was used to evaluate how mandible shape varies with dwarfism in sciurids. The results obtained show that this clear-cut difference cannot be explained by a simple allometric correlation in relation with size decrease. We hypothesized that the retention of anteriorly positioned eye sockets, in relation with distance estimation, allowed the conservation of a well differentiated coronoid process in all flying species, despite the trend towards its reduction observed among sciurids as their size decreases.

Keywords: dwarfism, Sciuridae, mandible, allometry, adaptation.

Introduction

Dwarfism is widely acknowledged in the evolution of mammals. It is found in the family Sciuridae; a diverse family of rodents with a wide geographic distribution (Thorington and Hoffmann 2005). The systematics of squirrels has been abundantly discussed, especially regarding the phylogenetic position of pygmy squirrels. Because of similarities in their cranial anatomy, appendicular characters and foraging behaviour (Roth 1996), pygmy squirrels were initially placed into a distinct subfamily within the Sciuridae (Forsyth Major 1893; Miller and Gidley 1918). Some of the phylogenetical difficulties were primarily highlighted by morphological and ecological studies (e.g. Hill 1959), and subsequently by molecular phylogenies (Mercer and Roth 2003; Stepan et al. 2004). It is clear now, that dwarf squirrels form a polyphyletic group.

Sciuridae depict an interesting case in presenting seven independent lineages with dwarf species, including flying squirrels along side the classic tree squirrels. They offer the opportunity to study morphological changes in relation to both dwarfism and life-style. Without specifically considering dwarf flying squirrels, several authors (Ball and Roth 1995; Roth 1996; Velhagen and Roth 1997) suggested that the unique morphology of dwarf squirrels could be considered as a consequence of evolutionary allometry within the sciurid clade. If all squirrels lie on the same allometric trajectory, then the gross mandible shape in dwarf flying squirrels should be similar to that of other dwarf tree squirrels. We addressed specifically to the following questions: is similarity in mandible shape real? is the shape of coronoid process of the dwarf tree squirrels different from that of dwarf flying squirrels? Do dwarf tree and flying squirrels lie on the same allometric trajectory?

Material and methods

Specimens were borrowed from the collection of the “Museum National d’Histoire Naturelle” (collection Vertébrés supérieurs Mammifères et Oiseaux) in Paris. We analysed 217 mandibles, representing 7 tribes (Thorington and Hoffmann 2005). See Table 1 for a list of measured species. The samples included 2 genera of dwarf flying squirrels (i.e. *Petaurillus* and *Petinomys*) and 5 dwarf tree squirrels (i.e. *Exilisciurus*, *Nannosciurus*, *Microsciurus*, *Myosciurus* and *Sciurillus*). Only adult specimens were considered.

Landmark and outline analyses have been used in most cases when describing the morphology of rodent mandibles. Outline, rather than landmark analysis, was chosen here since the location of landmarks seemed more sensitive to the uncertainty of their location and also because the properties of outline analysis are better understood than those of

such fairly new methods like sliding semilandmarks. This is especially the case for points in relation with the coronoid process which is strongly regressed in several of the studied species. The Elliptic Fourier Transform, that allows the description of complex outlines, was applied here (Kuhl and Giardina 1982; Renaud et al. 1996) and was performed using EFAwin (Ferson et al. 1985). The outline was obtained by the projection of the labial side of the mandible onto a horizontal plane. The starting point was chosen at the anterodorsal edge of the incisor alveolus. For each mandible, 64 points at equally spaced intervals along the outline were recorded. The outline is approximated by the sum of the trigonometric functions of decreasing wave length (i.e. the harmonics). Any one harmonic corresponds to four coefficients: A_n , B_n for x, and C_n , D_n for y, and defines an ellipse on the XY-plane.

Because measurement noise increases with the harmonic's rank, the rank of the last harmonic was empirically determined. Repeated measurements on five specimens showed that the coefficient of variation of the harmonic amplitude (Renaud et al. 1996; Cardini and Slice 2004) increased at the eighth harmonic. Using the first seven harmonics offered a good compromise between measurement error, information content and the number of variable to be considered. Statistical procedures were performed with R2.2.0 (Ihaka and Gentleman 1996). Because our data set consisted of a relatively large number of variables, the shape space was simplified to the first five Principal Components performed on coefficients (A–D) of the second to the seventh harmonic, with the coefficient D1 of the first harmonic (FCs_{D1-D7} , i.e. 25 coefficients - Michaux et al. 2007). The intraspecific and interspecific shape variations were compared with a MANOVA on the Fourier coefficients, using species as a factor (Claude et al. 2003). MANCOVAs (with size as a covariate) in association with a test of significance (Wilk's Lambda test) were performed on the PCs in order to assess group differences according to taxonomy and adaptation. Because ecomorphological comparisons (e.g. Michaux et al. 2007) should consider the interaction between these factors, we decided to perform the comparison among groups of equal taxonomic rank (i.e. tribes assignments).

Scatterplots of PCs onto size were used to summarize allometric relationships (Fig. 1b and c). A multivariate approach was used to assess the differences in allometric trajectories between flying [FS] and non flying squirrels [NFS]. This method (Claude 2008) performs a general linear test for comparing full and reduced models and to estimate whether an added parameter significantly improves explained part of variance. We used it for estimating whether Tribes assignment can interact with regressions of FCs_{D1-D7} on size. To avoid a mathematical artefact due to the fact that Pteromyini are the only tribe including flying squirrels, we used taxonomy (i.e. Tribes) as a factor and we did a series of all possible pairwise comparisons in order to see what pairs of tribes are different (Fig.



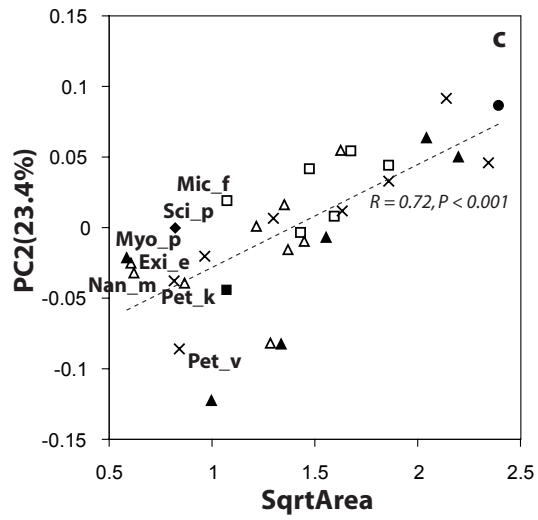
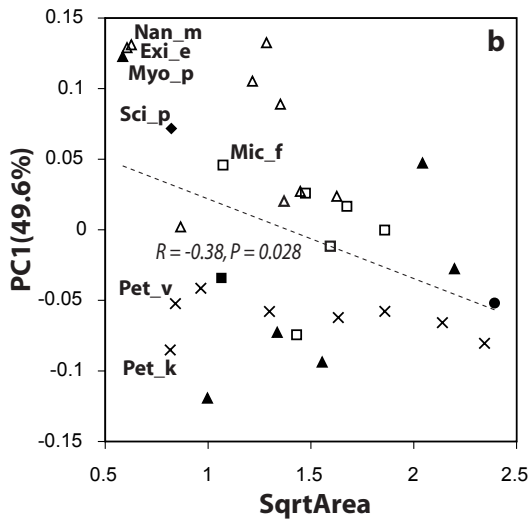
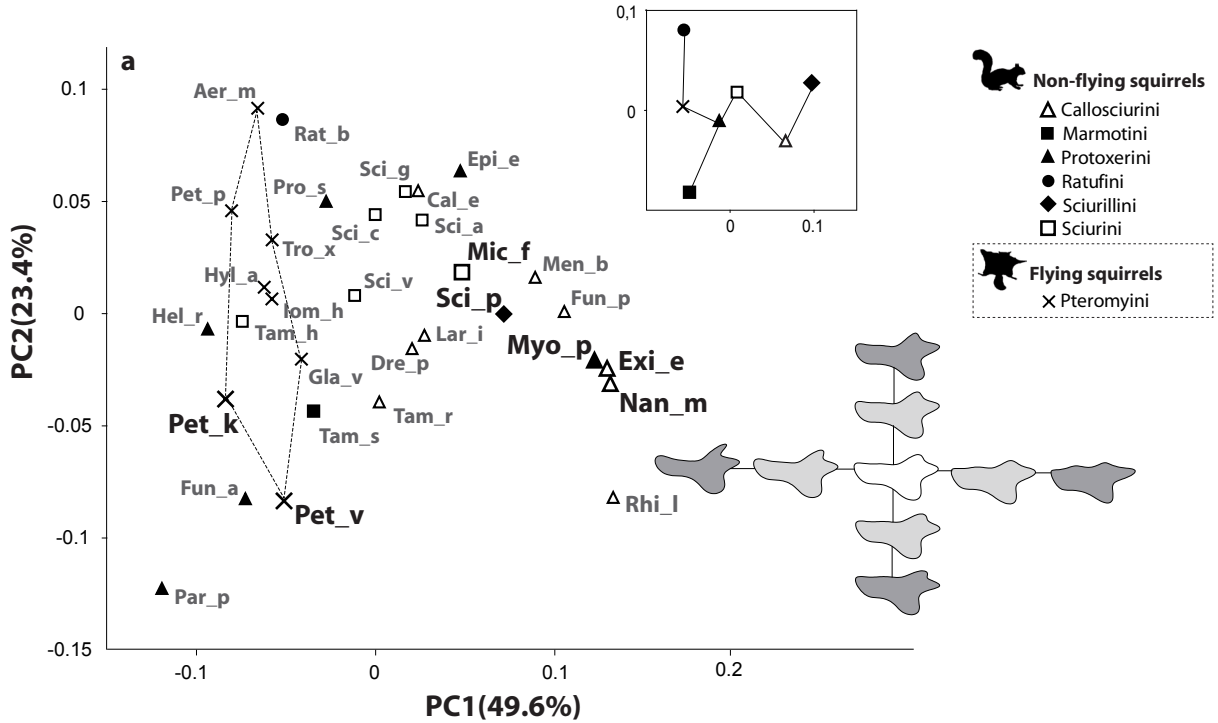
Taxa	Abbr.	N	Common names	Lifestyle	Size	Geography
 Non-flying squirrels						
▲ Callosciurini						
<i>Callosciurus erythraeus</i> (Pallas, 1779)	Cal_e	10	Pallas's Squirrel	Tree dwelling	-	SE Asia
<i>Dremomys pernyi</i> (Milne-Edwards, 1867)	Dre_p	8	Perny's Long-nosed Squirrel	Tree dwelling	-	SE Asia
<i>Exilisciurus exilis</i> (Müller, 1838)	Exi_e	4	Least Pygmy Squirrel	Tree dwelling	dwarf	SE Asia
<i>Funambulus palmarum</i> (Linnaeus, 1766)	Fun_p	5	Indian Palm Squirrel	Tree dwelling	-	SE A
<i>Lariscus insignis</i> (F. Cuvier, 1821)	Lar_i	5	Three-striped Ground Squirrel	Tree dwelling	-	SE Asia
<i>Menetes berdmorei</i> (Blyth, 1849)	Men_b	10	Indochinese Ground Squirrel	Partly ground dwelling	-	SE Asia
<i>Nannosciurus melanotis</i> (Müller, 1840)	Nan_m	2	Black-eared Squirrel	Tree dwelling	dwarf	SE Asia
<i>Rhinosciurus laticaudatus</i> (Müller, 1840)	Rhi_l	3	Shrew-faced Squirrel	Tree dwelling	-	SE Asia
<i>Tamias sibiricus</i> (Laxmann, 1769)	Tam_s	7	Siberian Chipmunk	Tree dwelling	-	Palaeartic
<i>Tamias rudolphii</i> (Milne-Edwards, 1867)	Tam_r	9	Cambodian Striped Squirrel	Tree dwelling	-	SE Asia
■ Marmotini						
<i>Tamias sibiricus</i> (Laxmann, 1769)	Tam_s	7	Siberian Chipmunk	Ground dwelling	-	Palaeartic
▲ Protoxerini						
<i>Epixerus ebii</i> (Temminck, 1853)	Epi_e	2	Western Palm Squirrel	Partly ground dwelling	-	Afr-S
<i>Funisciurus anerythrus</i> (Thomas, 1893)	Fun_a	10	Thomas's Rope Squirrel	Partly ground dwelling	-	Afr-S
<i>Heliosciurus rufobrachium</i> (Waterhouse, 1842)	Hel_r	10	Red-legged Sun Squirrel	Tree dwelling	-	Afr-S
<i>Myosciurus pumilio</i> (Le Conte, 1857)	Myo_p	3	African Pygmy Squirrel	Tree dwelling	dwarf	Afr-S
<i>Paraxerus poensis</i> (A. Smith, 1830)	Par_p	10	Green Bush Squirrel	Tree dwelling	-	Afr-S
<i>Protoxerus stangeri</i> (Waterhouse, 1842)	Pro_s	10	Forest Giant Squirrel	Tree dwelling	Large	Afr-S
● Ratufini						
<i>Ratufa bicolor</i> (Sparman, 1778)	Rat_b	10	Black Giant Squirrel	Tree dwelling	large	SE Asia
◆ Sciuirillini						
<i>Sciurillus pusillus</i> (E. Geoffroy, 1803)	Sci_p	5	Neotropical Pygmy Squirrel	Tree dwelling	dwarf	S Am
□ Sciuirini						
<i>Microsciurus flaviventer</i> (Gray, 1827)	Mic_f	9	Amazon Dwarf Squirrel	Tree dwelling	dwarf	S Am
<i>Sciurus aestuans</i> (Linnaeus, 1766)	Sci_a	10	Guianan Squirrel	Tree dwelling	-	SE Asia
<i>Sciurus carolinensis</i> (Gmelin, 1788)	Sci_c	3	Eastern Gray Squirrel	Tree dwelling	-	N Am
<i>Sciurus granatensis</i> (Humboldt, 1811)	Sci_g	10	Red-tailed Squirrel	Tree dwelling	-	S Am
<i>Sciurus vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	Sci_v	10	Eurasian Red Squirrel	Tree dwelling	-	Palaeartic
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i> (Erxleben, 1777)	Tam_h	7	Red Squirrel	Partly ground dwelling	-	N Am
 Flying squirrels						
× Pteromyini						
<i>Aeretes melanopterus</i> (Milne-Edwards 1867)	Aer_m	1	North Chinese Flying Squirrel	Flying squirrel	-	SE Asia
<i>Glaucomyes volans</i> (Linnaeus, 1758)	Gla_v	7	Northern Flying Squirrel	Flying squirrel	-	Palaeartic
<i>Hypopetes alboniger</i> (Hogson, 1836)	Hyl_a	8	Flying Squirrel	Flying squirrel	-	SE Asia
<i>Iomys horsfieldi</i> (Waterhouse, 1838)	Iom_h	4	Flying Squirrel	Flying squirrel	-	SE Asia
<i>Petaurillus kinlochii</i> (Robinson and Kloss, 1911)	Pet_k	1	Pygmy Flying Squirrel	Flying squirrel	dwarf	SE Asia
<i>Petaurista petaurista</i> (Pallas, 1766)	Pet_p	8	Red Giant Flying Squirrel	Flying squirrel	large	SE Asia
<i>Petinomys vordermanni</i> (Jentink, 1890)	Pet_v	9	Vordermann's Flying Squirrel	Flying squirrel	dwarf	SE Asia
<i>Trogopterus xanthippes</i> (Milne-Edwards, 1867)	Tro_x	6	Flying Squirrel	Flying squirrel	-	SE Asia

Table 1. List of measured specimens; *Abbr.*: abbreviations used in the PCA, *N*: number of specimens measured per species.

Figure 1. a Shape differentiation of the mandible on the first two axes of the Principal Components Analysis (PCA) performed on Fourier coefficients of the mandibles [PC1: 49.6% of the among-group variance; PC2: 23.4%; PC3: 12.5%; PC4: 5.9%; PC5: 2.4%]. Only consensus (i.e. mean configuration) is represented for a given species. Large symbols and black abbreviations represent dwarf species, dark grey abbreviations represent normal size species; dotted line, flying squirrels. Upper right: mean projection for each tribe, with the minimum spanning tree. Outlines are reconstructed on the first two principal components following Inverse Fourier transform method, light grey outline represents the maximum values of the axes, dark grey outline corresponds to extreme reconstruction. **b** and **c** Allometric relationship between the size (estimated by the square root of outline area) and the main shape signal (scores on the first and second principal axes); the dashed line represents the linear regression between both variables. **d** Comparisons of allometric trajectories between tribes of FS and NFS, tribes represented by a single genus; significant values are in italics.



d

Pairwise comparisons	df	Pillai	Fs	P
Pteromyini (FS) - all tribes (NFS)	208	0.610	12.078	$< 2.2 \times 10^{-16}$
Pteromyini (FS) - Callosciurini	95	0.627	5.053	4.5×10^{-8}
Pteromyini (FS) - Sciurini	87	0.606	4.097	3.4×10^{-6}
Pteromyini (FS) - Protoxerini	80	0.905	22.699	$< 2.2 \times 10^{-16}$
Callosciurini - Protoxerini	95	0.756	9.293	7.8×10^{-14}
Callosciurini - Sciurini	102	0.494	3.217	5×10^{-5}
Sciurini - Protoxerini	87	0.770	8.949	1.2×10^{-12}

1d). This second test would automatically allow to test ecological differences (FS vs NFS) by contrasting Pteromyini with each tribe of NFS, thus having a series of comparisons between equally ranking taxa.

Results

A species x MANOVA showed that intraspecific morphological variability was lower than interspecific shape variation ($F=9.7$, $p<0.001$, $df=31$) with the result that sources of intraspecific variability were weak enough to allow further statistical analyses at the interspecific level (Claude et al. 2003 - Fig. 1). A multivariate regression of $FC_{S_{D1-D7}}$ on size (i.e. the square root of outline area) was significant ($F=23.7$, $p<0.001$, $df=18$). Thus, allometry played an important role in determining the pattern of morphological diversification. Tribe x MANCOVA on PC_{1-5} indicated a significant morphological differentiation of mandible outline among the sciurid tribes ($\lambda_{Wilks}=0.05$, $F=3.09$, $p<0.001$, $df=30$). Mandible morphologies related to adaptations were significantly different (Ecol x MANCOVA; $\lambda_{Wilks}=0.45$, $F=5.98$, $p<0.001$, $df=5$). The regression slopes were different between tribes (PC1: $F=4.3$, $p<0.001$; PC2: $F=4.3$, $p<0.001$; $df=6$ – Fig 1 b and c). The allometric trajectories were also different between tribes ($F=3.11$, $p<0.001$, $df=198$) and between both ecological groups (Fig. 1d). These results pointed about an unusual morphology in FS (=Pteromyini) and showed that FS are divergent in their allometric trajectories compared to tribes of NFS. Even if the allometric trajectories between NFS were different, all these tribes shared a reduction of the coronoid process in dwarf forms.

Mandible shape can be largely explained by the first two principal components (Fig. 1a). Dwarf sciurid mandibles are easily distinguishable in the first component, with dwarf FS (i.e. *P. kinlochii* and *P. vordermanni*) being opposed to dwarf NFS (i.e. *E. exilis*, *N. melanotis*, *M. flaviventer*, *M. pumilio* and *S. pusillus*) on PC1 (Fig. 1b). Dwarf FS present a posteriorly positioned coronoid process similar to that found in other flying squirrels and contrary to the abbreviated anteriorly displaced coronoid process that is found in dwarf NFS (Fig. 2). In dwarf tree squirrels, the condylar process is reduced to a low prominence and is curved backward to form a hook. PC2 summarizes a general allometric trend: all the taxa that are considered to share a similar angular process pattern (Fig. 1c).

Discussion

Sciurids are known to feed mainly on hard food items such as nuts and seeds. However they can incorporate fruit and fungi in their diet, as well as even feeding occasionally on small insects and birds eggs. Although the components of the diet among sciurids may vary quantitatively, there is no qualitative variation (Ball and Roth 1995).

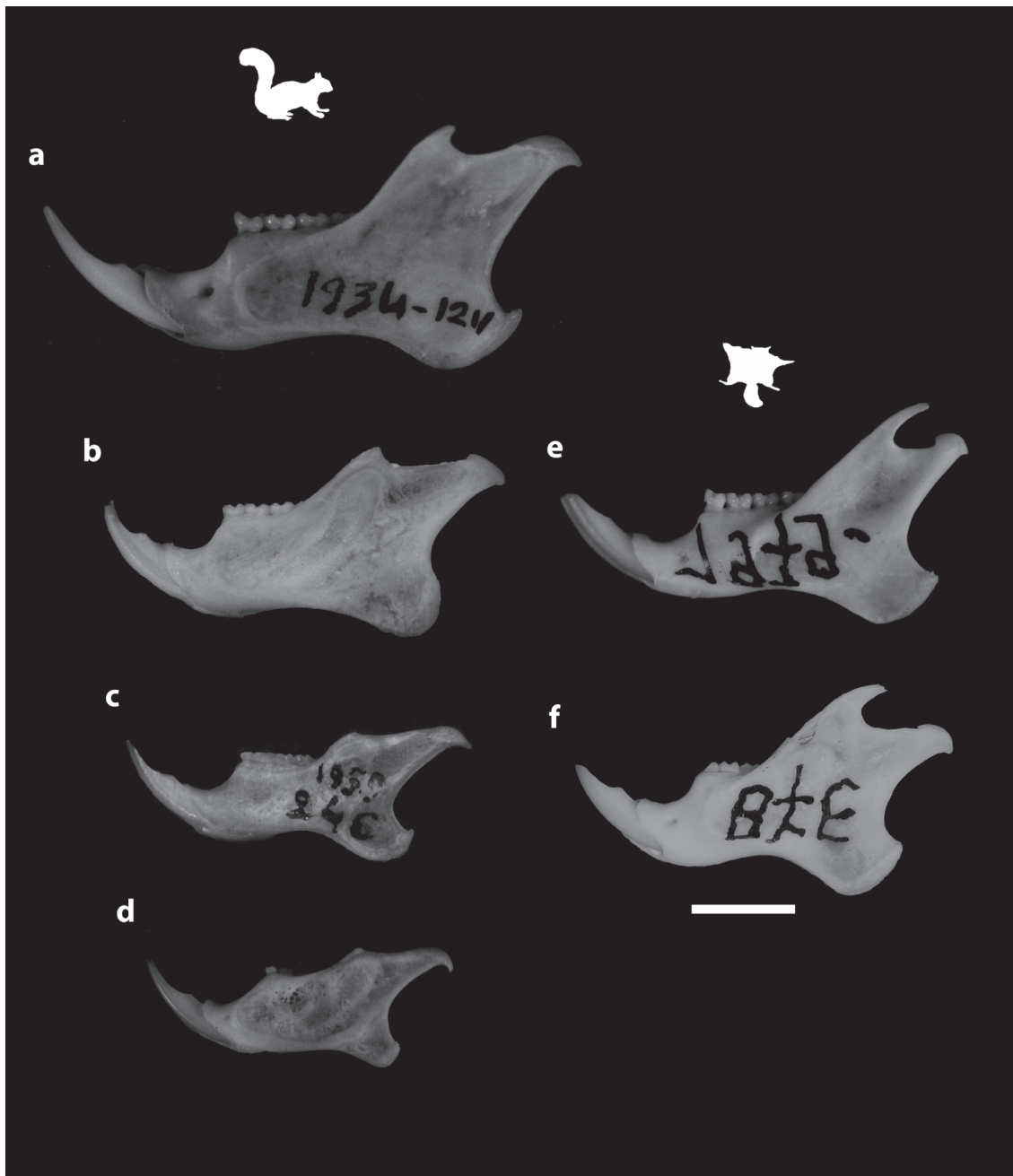


Figure 2. Mandibles of dwarf tree squirrels: *Microsciurus flaviventer* (a – MNHN 1934-1211), *Sciurillus pusillus* (b – MNHN 1983-339), *Nannosciurus melanotis* (c – MNHN 1959-246) and *Myosciurus pumilio* (d – MNHN 1957-1417); and dwarf flying squirrels: *Petaurillus kinlochii* (e – MNHN 1979-378) and *Petinomys vordermanni* (f – MNHN 1979-346). Scale is 5 mm.

This explains the difficulties to interpret the morphological associations observed in all dwarf squirrels in terms of distinct food habits. Velhagen and Roth (1997) argued, by analysing the mechanical advantages of muscle moment arms, that pygmy squirrels

showed the highest mechanical advantages for the work of the anterior deep masseter and temporalis. However the ecological significance of these biomechanical advantages still remains unclear. Ball and Roth (1995) suggested that the pygmy squirrels use these advantages “by grasping and vigorously yanking fragments of bark from tree trunks using its jaws”.

To account for the peculiar mandible morphology of the dwarf NFS, a combination of a positive allometry for the coronoid process and negative allometry for the orbit has been largely invoked (Ball and Roth 1995; Roth 1996; Velhagen and Roth 1997). Based on these studies, one would consequently expect to find a low-developed temporalis associated with an abbreviated coronoid process in all pygmy squirrels. This prediction is clearly violated in the case of dwarf FS, which have a prominent coronoid process (Fig. 2). According to Velhagen and Roth (1997), scaling of mandibles among New World squirrels is in fact generally isometric, but tends to diverge from isometry in the smallest species, where elongated condylar and shortened coronoid processes can be found. We have shown that squirrels exemplify nicely a dissociation of two processes: all FS do have a longer coronoid process independently of the size (Fig. 1b), and they share an allometric trend involving a stronger angular process in larger ones (Fig. 1c). Larger animals do have proportionally heavier mandibles and must have stronger masseter muscles to move them (Satoh 1997). This trend involves mostly changes in the angular process; a similar trend is observed in murine rodents (Michaux et al. 2007).

In the African pygmy squirrel, the huge anterior deep masseter contrasts with the tiny medial temporalis (Fig 3a) which is the smallest one observed among the sciurids (Thorington and Darrow 1996). The resulting abbreviated coronoid process of pygmy squirrels (NFS) could be due to constraints of space, such as a large process where muscle inserts would interfere with the eye globe and extra-ocular muscles (Roth 1996). In contrast, dwarf FS have a well developed medial temporalis and a small anterior deep masseter (Fig 3b); a muscular arrangement very close to that of other flying squirrels (Ball and Roth 1995). In her detailed study on the cranial integration in the Sciuridae, Roth (1996) showed that several cranial features differ between the pygmy and flying squirrels. Pygmy squirrels are characterized by interorbital and antorbital regions which are relatively inflated with posteriorly positioned eyes. In FS however, independently of the size, the orbital regions are constricted and the eyes are anteriorly displaced. The temporalis is less likely to interfere with the eye in dwarf flying squirrels because of the more anteriorly positioned eye socket. We suggest that distance estimation has likely played an important role in the evolution of FS, selection here has been for an anterior position of the eyes and has allowed the preservation of a presumably plesiomorphic mandible shape. This explains

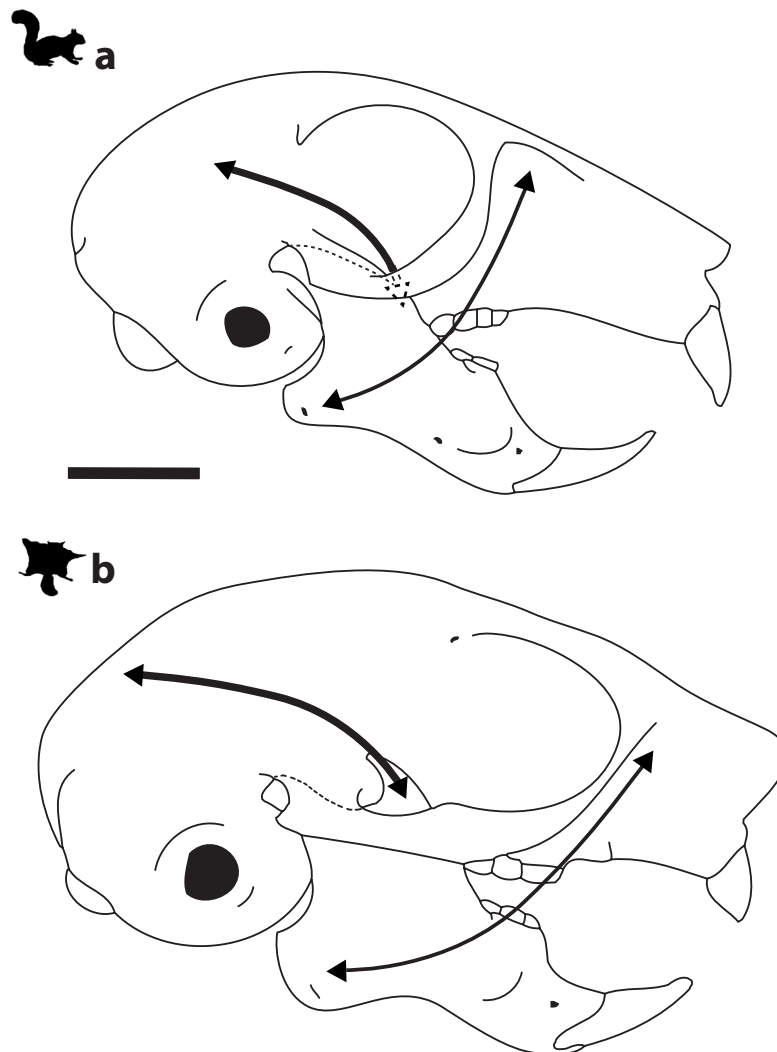


Figure 3. Zygomasseteric construction in: *Myosciurus pumilio* (a), and *Petaurillus kinlochii* (b) with the origin and insertion of the anterior deep masseter (thin lines) and the medial temporalis (thick lines). Scale is 5 mm.

why FS mandibles are grossly more like the mandible of larger forms even though they are more massive in outline (Fig. 1b and c). This statement reasonably explains the skull characteristics of dwarf FS and may inspire future studies. In fact it gives good evidence of the interference between selective and allometric trends (Gould, 1973).

Conclusions

There is no single mandibular morphotype associated to dwarfism in squirrels. The mandible of dwarf FS bears a closer resemblance to the mandible of other Pteromyini than does that of the dwarf tree squirrels. Considering the ancient molecular divergence of

dwarf FS from their relatives (Mercer and Roth 2003), a recent speciation event could not explain the retention of the coronoid process. As a matter of fact, *Microsciurus* displays a clear positive allometric effect despite its recent (i.e. Plio/Pleistocene) molecular dating from *Sciurus* relatives. Dwarf NFS exploited the positive allometry of their coronoid process for grasping and yanking fragments of bark (Ball and Roth 1995), but adaptation most likely plays a major role in the character association found in the mandibles of dwarf flying squirrels. Because of different adaptations in dwarf FS vs dwarf NFS, we showed that the former escaped the boundaries of the presumably ancestral adaptive morphospace while the latter stayed within it and exploited a ‘more primitive’ allometric trajectory to adapt to their ecological niche.

Acknowledgements

We are grateful to Christian Denys, Jacques Cuisin and their collaborators (Museum National d’Histoire Naturelle, Paris) for access to comparative material. We are also indebted to two anonymous reviewers, Andrea Cardini as well as the associated editors for their contribution to improve the manuscript. This is a publication of the Institut des Sciences de l’Evolution de Montpellier (Unité Mixte de Recherche 5554 du Centre National de la Recherche Scientifique) no. 200x-00x..

References

- Ball SS, Roth VL (1995) Jaw muscles of New World squirrels. *J Morphol* 224: 265-291
- Cardini A, Slice DE (2004) mandibular shape in the genus *Marmota* (Rodentia, Sciuridae) a preliminary analysis using outlines. *Ital J Zool* 71:17-25
- Claude J, Paradis E, Tong H, Auffray JC (2003) A geometric morphometric assessment of the effects of environment and cladogenesis on the evolution of the turtle shell. *Biol J Linn Soc* 79: 485-501
- Claude J (2008) *Modern morphometrics with R*. Springer, New York
- Ferson S, Rohlf FJ, Koehn RK (1985) Measuring shape variation of two-dimensional outlines. *Syst Zool* 34: 59-68
- Forsyth Major CJ (1893) On some Miocene squirrels, with remarks on the dentition and the classification of the Sciurinae. *Proc Zool Soc Lond* 1893: 179-215
- Gould SJ (1973) Positive allometry of antlers in the “Irish Elk”, *Megaloceros giganteus*. *Nature* 244: 375-376
- Hill JE (1959) A north Bornean pygmy squirrel, *Glyphotes simus* Thomas, and its relationships. *Bri Mus Bull* 5: 257-266
- Ihaka R, Gentleman R (1996) R: A language for data analysis and graphics. *J Comput*

- Graph Stat 5: 299-314
- Kuhl FP, Giardina CR (1982) Elliptic Fourier features of a closed contour. *Comp Graph Image Process* 18: 259-278
- Mercer JM, Roth VL (2003) The effects of Cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science* 299: 1568-1572
- Michaux J, Chevret P, Renaud S (2007) Morphological diversity of Old World rats and mice (Rodentia, Muridae) mandible in relation with phylogeny and adaptation. *J Zool Syst Evol Res* 45: 263-279
- Miller GS, Gidley JW (1918) Synopsis of the supergeneric groups of rodents. *J Washington Acad Sci* 8: 431-448
- Renaud S, Michaux J, Jaeger JJ, Auffray JC (1996) Fourier analysis applied to *Stephanomys* (Rodentia, Muridae) molars: non progressive evolutionary pattern in gradual lineage. *Paleobiology* 22: 255-265
- Roth VL (1996) Cranial integration in the Sciuridae. *Amer Zool* 36: 14-23
- Satoh K (1997) Comparative functional morphology of mandibular forward movement during mastication of two murid rodents, *Apodemus speciosus* (Murinae) and *Clethrionomys rufocanus* (Arvicolinae). *J Morphol* 231:131-142
- Steppan SJ, Storz BL, Hoffmann RS (2004) Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia: Rodentia) and the evolution of arboreality from c-muc and RAG1. *Mol Phylogenet and Evol* 30: 703-719
- Thorington RW, Darrow K (1996) Jaw muscles of Old World squirrels. *J Morphol* 230: 145-165
- Thorington RW, Hoffmann RS (2005) Family Sciuridae. In: Wilson DE, Reeder DM, eds. *Mammals species of the world, a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution press, Washington: 754-818
- Velhagen WA, Roth VL (1997) Scaling of the mandible in squirrels. *J Morphol* 232: 107-132

Document IV

**Mandible morphometrics, dental microwear pattern, and palaeobiology of the extinct
Balearic Dormouse *Hypnomys morpheus* Bate 1919 (Rodentia, Gliridae)**

Article soumis à *Acta Paleontologica Polonica* le 11/01/2008 (accepté)

MANDIBLE MORPHOMETRICS, DENTAL MICROWEAR PATTERN, AND PALAEOBIOLOGY OF THE EXTINCT BALEARIC DORMOUSE *HYPNOMYS MORPHEUS* BATE 1919 (RODENTIA, GLIRIDAE).

Lionel HAUTIER¹

Pere BOVER²

Josep Antoni ALCOVER³

Jacques MICHAUX⁴

Institution :

¹Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Université de Montpellier 2, UMR-CNRS 5554, Cc 064 ; 2, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5, France.

²Department of Mammalogy, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, New York, NY 10024, USA.

³Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (CSIC-UIB), Cta de Valldemossa km 7,5, 07122 Palma de Mallorca, Balearic Islands, Spain.

⁴Laboratoire EPHE de Paléontologie des Vertébrés, et Institut des Sciences de l'Evolution, UMR 5554, CC 064, Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon. F-34095 Montpellier cedex 05, France.

Abstract

Hypnomys morpheus is an extinct glirid from the Pleistocene deposits of Mallorca and Menorca (Balearic Islands, Spain). The present paper aims to interpret the morphological divergence between the mandibles of *Hypnomys* and of its extant relative *Eliomys*, the mandible being used as a marker of the morphological divergence that results from evolution under isolation. By comparison with the mandible of *Eliomys*, the more massive mandible of *Hypnomys* has recorded an ecological shift of the insular lineage towards a more abrasive diet, including hard vegetal matter, and a different niche. A microwear analysis of the teeth of *Hypnomys* was simultaneously performed as it can shed light on the diet, and is independent from the comparison of the mandibles. *Hypnomys* possibly ate harder food items than *Eliomys*, and likely occupied most of the island environments. The arrival of the first human populations with their domestic livestock – and some alien rodents – induced the extinction of *Hypnomys*.

Key words: Gliridae–*Hypnomys morpheus*–Fourier analysis–microwear–morphological evolution – paleodiet.

Introduction

Gliridae (dormice) are a family of rodents with a widespread distribution around the world (Europe, Africa and Asia - Holden 2005). The ecology and behaviour of several species of this family have been widely studied. Gliridae are known to be arboreal, nocturnal and omnivorous rodents with a preference in diet for fruit, eggs, insects or small vertebrates (Holden 2005; Novak 1999). Like recent murids, actually the most speciose extant family of rodents, glirids occupied numerous habitats, which extended from tropical forests to semi-deserts or savannas (e.g. Daams and Van Der Meulen 1984). During periods of cold stress or shortage of food and water, dormice become dormant (Genest-Villard 1978; Novak 1999). The family is deeply rooted into the order Rodentia (early Eocene - MacKenna and Bell 1997). Their diversification increased during the Mid-Tertiary (Oligocene) and culminated in the Mid-Neogene (Early-Middle Miocene - Daams 1999). The 27 extant species are distributed among nine genera and included into three subfamilies: the Glirinae (*Glis*, *Glirulus* and *Muscardinus*), the Leithiinae (*Dryomys*, *Eliomys*, *Myomimus* and *Selevinia*), and the monogeneric subfamily Graphiurinae with the genus *Graphiurus* (Montgelard et al. 2003).

The Pleistocene deposits of Mallorca and Menorca (Balearic Islands, Spain) yielded a peculiar mammalian fauna including the dormouse *Hypnomys* (e.g. Bate 1919; De Bruijn 1966; Mills 1976). In the Late Pleistocene, the mammalian fauna was poorly diversified and *H. morpheus* was only found associated with two other endemic species: *Nesiotites hidalgo* (Soricidae - Bate 1945) and *Myotragus balearicus* (Caprinae - Bate 1909). Man colonized Mallorca probably between 2350 and 2150 cal BC (Alcover, submitted; Bover and Alcover, in press) and assumedly cohabited for some time with these three endemic species. The three endemic mammals are considered to have become extinct after 2350 cal BC, their last documentation postdating 3650 cal BC (*Myotragus*), 3030 cal BC (*Nesiotites*) and 4840 cal BC (*Hypnomys*) (Bover and Alcover 2003; in press). Bover and Alcover (2003) argued that the extinction of *M. balearicus* was more likely due to the rapid environmental effects of human occupation than to climatic changes. The causes of extinction of *H. morpheus* remain largely uncertain, although the introduction of new diseases could have played a major role.

According to Mills (1976), *Hypnomys* exhibits many “characters in common with less advanced glirids” such as a U-shape coronal suture, lingulate interparietal, diffuse supra-occipital process, converging jugals, diverging upper cheek teeth alveoles, the form of the zygossquamosal process and its anterior extension, the form of the bulla, position of the “ectopterygoid” foramina, extension of lateral pterygoid process, a small or occluded

maxillary foramen, the relative size of the iliac surface, a large terminal phalanx of the first toe and the overall robustness of the mandible. The genus *Hypnomys* includes three species in Mallorca: *Hypnomys waldreni* from the Late Pliocene, *Hypnomys onicensis* from the Late Pliocene-Early Pleistocene boundary and *Hypnomys morpheus* from the Middle and Late Pleistocene and Holocene. In Menorca, *Hypnomys morpheus* has been recorded, and two other species of unclear status (Reumer 1982; 1994) have also been described, *Hypnomys mahonensis* and *Hypnomys eliomyoides*. A fourth species has been considered in Mallorca from the Early Pliocene, but with no specific assignment (*Hypnomys* sp.). In Eivissa a species of *Hypnomys* was found in the Late Pliocene deposit of Cova de Ca Na Reia, but with the fourth species of Mallorca, no specific assignment has been proposed. Another species, *H. gollcheri* from Malta deposits, was considered for a time. For Storch (1974), *H. gollcheri* and *Leithia cartei* are probably synonym taxa, but Zammit Maempel and De Bruijn (1982) included it in *Maltamys*. *Hypnomys* sp. was also cited from Nuraghe Su Casteddu in Sardinia (Esu and Kotsakis 1980), but later emended to *Tyrrhenoglis* (e.g. Kotsakis 2003).

Consequently, *Hypnomys* is restricted to the Balearic Islands. Considering the dental pattern, Zammit-Maempel and de Bruijn (1982) and Holden (2005) suggested to include *Hypnomys* within *Eliomys*. However, *H. morpheus* depicts an original zygomaseteric construction (Fig. 1), in which the zygomatic arch was strong and the lateral masseter muscle was highly developed and anchored on a wide zygomatic plate. These diagnostic traits justify referring the insular species to a distinct genus derived from *Eliomys*. Among these traits should be considered the relatively small-sized infraorbital foramen, through which the medial masseter passes. Such an arrangement is unique among extant and extinct glirids, the lateral masseter evolving in *Hypnomys* toward a sciuriform-like condition (Fig. 1b).

The present study aims at testing some conclusions of Mills (1976) using morphometric and microwear pattern analyses. Teeth and mandible are functionally linked and each component shows characteristics that reflect one parameter of the species niche, i.e. the diet. Since *Hypnomys* and *Eliomys* are considered to be phylogenetically close (McKenna and Bell, 1997), and *Hypnomys* an insular endemic lineage derived from *Eliomys*, the comparison with continental as well as insular species or populations of *Eliomys* may consequently provide interesting results to assess the factors patterning the shape divergence of the mandibles. After having characterized the pattern of the morphological divergence occurring in the mandibles of *Hypnomys* and *Eliomys*, combined morphometric and microwear analyses will be used to shed new light on the possible causes of the adaptation and extinction of this species.

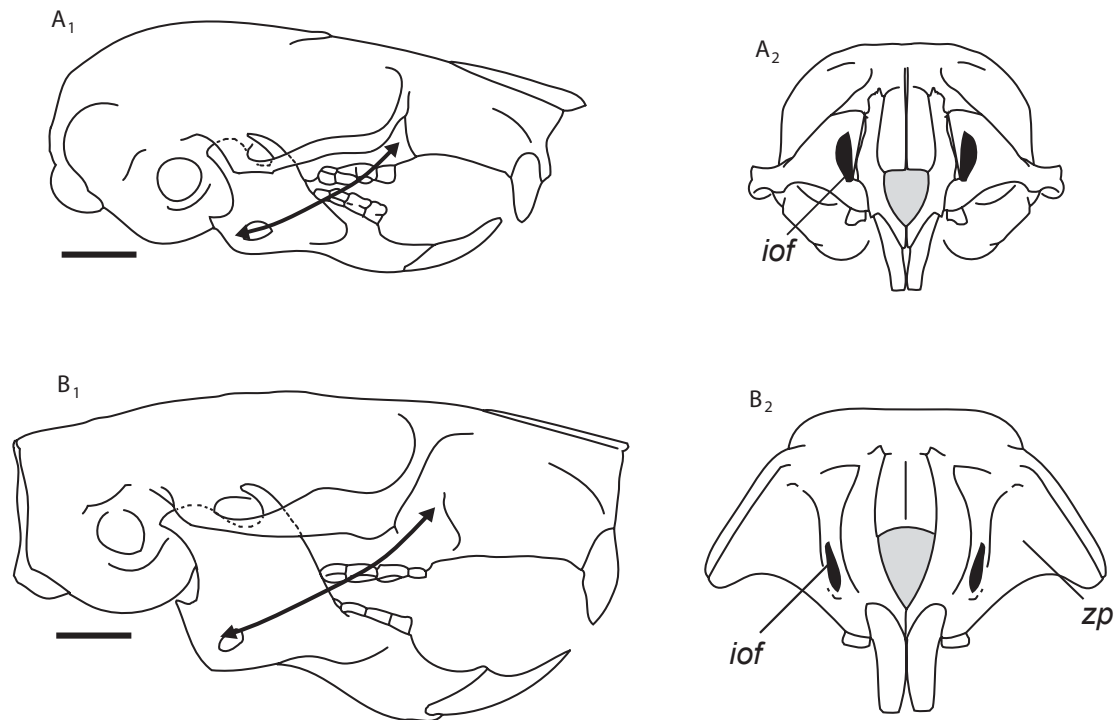


Fig. 1. Zygomaseteric construction in Balearic dormice. A. *Eliomys quercinus ophiusae*, lateral A1 and anterior view A2. B. *Hypnomys morpheus*, lateral B1 and anterior view B2. Arrows show the origin and the insertion of the lateral portions of the masseter. The skull of *Hypnomys morpheus* (B1 and B2) corresponds to a reconstruction. Iof, infraorbital foramen; zp, zygomatic plate. Scale bar 5mm.

Material and methods

For morphometric analyses, studied specimens come from the collection of the Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN, collection Vertébrés supérieurs Mammifères et Oiseaux) in Paris, the collection of the Department of Mammalogy of the American Museum of Natural History (AMNH) in New York, and of the Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (IMEDEA) in Palma de Mallorca. We analysed 124 glirid mandibles of both sexes, representing 4 species of 3 different genera: *Hypnomys morpheus*, *Eliomys quercinus*, *E. melanurus* and *Dryomys nitedula*. In order to reduce the intraspecific effects related to allometric changes, only adult specimens showing the third molar erupted were considered in the analysis.

The material used for the microwear analysis belongs to the collection of the Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (IMEDEA). Two species and 37 specimens were included: 24 *Hypnomys morpheus* from Mallorca and 13 *Eliomys quercinus ophiusae* from Formentera. Many altered specimens were rejected from analysis because of post-mortem

deterioration (Andrews 1990; King et al. 1999). *Dryomys nitedula* was not included in this analysis because the current analysis techniques cannot deal with very small teeth. The list of measured individuals is given in the Appendices.

Mandible outline

Two morphometric methods are commonly used for describing the morphology of rodent mandibles: landmarks and outline analyses (Bookstein 1991; Renaud and Michaux 2003). However, the simple morphology of the mammalian mandible requires the digitalization of type 2 landmarks (i.e., points of maximum curvature along the outline), which is more sensitive to certain errors in their location than points defined with bone sutures. In this context, we decided to quantify the shape of mandibles using outline analyses based on the Fourier method (Renaud and Michaux 2003; Michaux et al. 2007), because outlines give access to features involved in the insertion for masticatory muscles. The outline corresponds to a two-dimensional projection of the vestibular side of the mandible (Renaud and Michaux 2003). As teeth were often missing, only the outline of the dentary was considered. Left mandibles only were measured. If the left mandibles were broken, mirror images of the right ones were computed. The starting point of the outline was chosen at the upper joint of the incisor with the bone of the mandible and, for each mandible 64 points at equally spaced intervals along the outline were recorded (Renaud and Michaux 2003).

Two Fourier methods are commonly used: the Radial Fourier Transform (RFT) and the Elliptic Fourier Transform (EFT). Here, we applied the Elliptic Fourier Transform, a method allowing a description of complex outlines (Kuhl and Giardina 1982). This method is based on the separate Fourier decompositions of the incremental changes of the x- and y- coordinates as a function of the cumulative length along the outline (Kuhl and Giardina 1982). Thus, the outline is approximated by a sum of trigonometric functions of decreasing wavelength (i.e. the harmonics). Any harmonic corresponds to four coefficients: A_n , B_n for x, and C_n , D_n for y, defining an ellipse in the xy-plane. The coefficients of the first harmonic, describing the best-fitting ellipse of any outline, are used to standardize both the size and orientation of the mandible. After standardization, these coefficients correspond to the residuals, and are not considered in the following statistical analyses (Crampton 1995, Renaud et al. 1996).

An advantage of the EFT method is that if the wavelength of the harmonic is low, more substantial details of the morphology of the mandibles can be considered. Given that the measurement noise increases with the rank of the harmonics, the rank of the last one was empirically determined, as the coefficient of variation of the harmonic amplitude (i.e. the

square root of the sum of the squared Fourier coefficients - Renaud et al. 1996) of repeated measurements of five specimens. As shown in previous works (e.g. Renaud and Michaux 2003), the first seven harmonics offer a good compromise between measurement error, information content and numbers of variables to consider. Following inverse processes [Inverse Fourier transform method (Rohlf & Archie 1984)] the coefficients of Fourier allow to reconstruct the mandible outline and to visualize the shape changes.

Statistical procedures were performed with R1.5.0 (Ihaka and Gentleman 1996). For each outline, 24 coefficients comprising seven harmonics (EFT_7) were considered. The intraspecific shape variation was compared with the interspecific one with Multivariate analyses of variance (MANOVA) on these Fourier coefficients, using the species as a factor (Claude et al. 2003). A multivariate regression of the Fourier coefficients on size, estimated by the square root of the outline area (Michaux et al. 2007), permitted to assess the effect of allometric variation on the overall shape of the mandible. The morphological variability of extant glirids was quantified with a principal component analyses (PCA). Extinct taxa were then added as supplementary data. Because our data set consisted of a relatively large number of variables, the shape space was simplified to the first Principal Components (the number of PCs was defined in order to keep 98% of the interspecific shape variance). MANOVA in association with a test of significance (Wilk's Lambda test) was performed on these PCs in order to assess the effects of phylogeny (i.e. subspecies assignments) and geographical range. A Factorial Discriminant Analysis (FDA) of shape coordinates was performed to assess if there was a discrimination of the mandible outline with the geographic range.

Microwear analysis

Microwear features are generated on enamel dental facets during the course of mastication (Walker et al. 1978; Solounias and Hayek 1993). Recent studies (e.g. Solounias and Semprebon 2002; Merceron et al. 2004; Nelson et al. 2005) showed that the diet of extinct species might be deduced from the dental microwear pattern, especially the number of pits (semi-circular scars) and scratches (elongated scars). Although tooth microwear has been widely studied in fossil and extant ungulate species (e.g. Solounias and Semprebon 2002; Merceron et al. 2004a and b), it has been also considered as a good indicator of diet in other taxa such as rodents (Nelson et al. 2005). The orientation of the scratches is also usually considered to identify the direction of jaw movement during chewing (Charles et al. 2007). Forty molars were selected for this microwear analysis. Only teeth of *Hypnomys* in association with a mandible were taken into consideration. Microwear was measured on the protoconid and the hypoconid of lower second molars (M_2) for both modern glirid

species and *Hypnomys*. We decided to choose the protoconid and the hypoconid because they provided a large and flat occlusal surface which contrasts with the morphology of all other cusps of the glirid tooth that merge into crests.

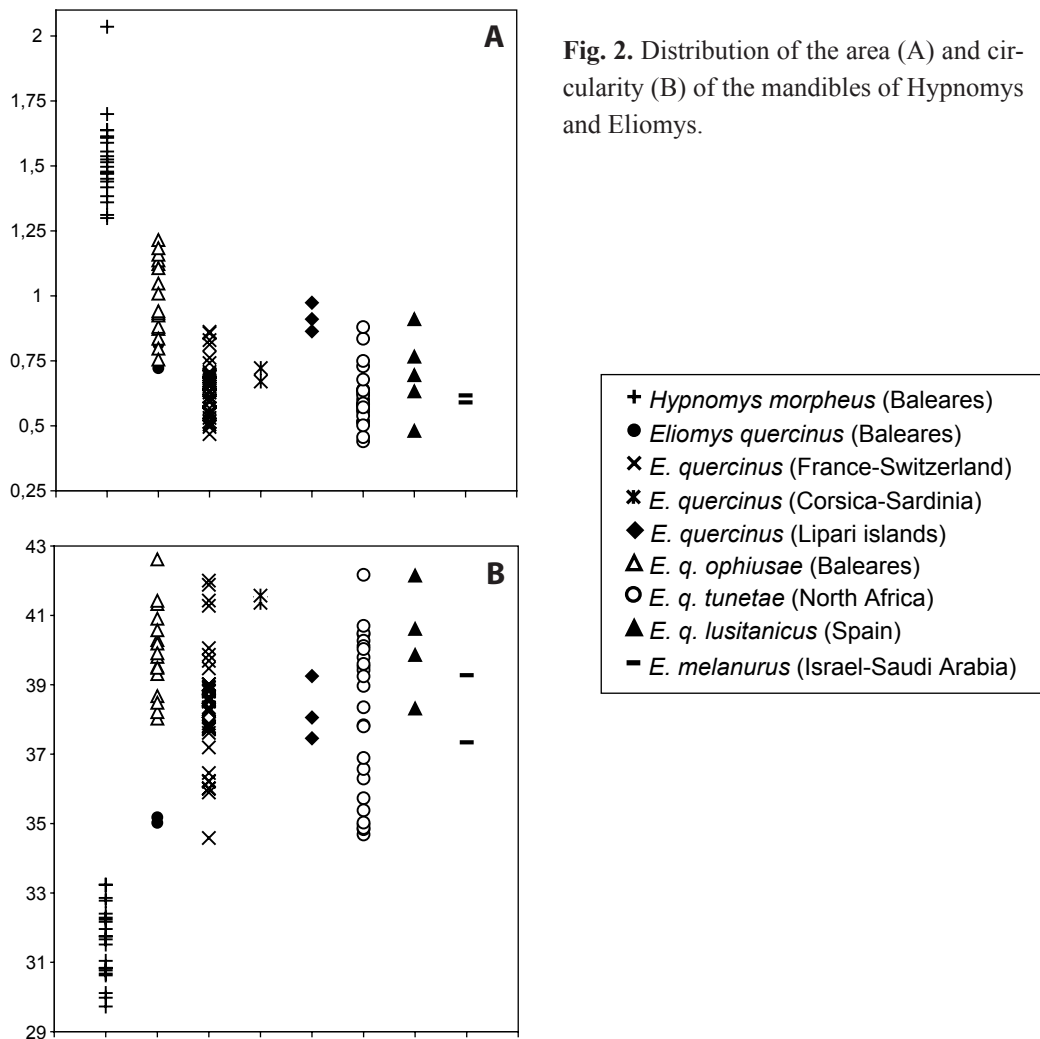
The teeth were carefully cleaned using acetone and cotton swabs. Microwear was measured on translucent casts made using polyvinylsiloxane (Coltene President Microsystem[®]) and transparent epoxin resin (In Epox[®], ADAM Montparnasse) left to cure for one day. For this study, dental facets were digitized using a ZEISS[®] SV11 M2B with the $\times 115$ objective and transmitted-light through the stereomicroscope. This method is cheaper, simpler and totally non-invasive (no need for coating) compared to methods using a scanning electron microscope (SEM – Hayek et al. 1992; Solounias et al. 1988). Then, a 0.01mm² area was delimited on each facet to take variations in dental microwear patterns along molars facets into consideration (Gordon 1982). Dental Microwear is quantified using Optimas[®] (v.6.5.2) software (Media Cybernetics[®]).

We documented four microwear variables: the total number of scratches (Ns), the total number of pits (Np), the number of wide scratches (Nws) and the number of large pits (Nlp). Two supplementary variables can be deduced from them: the number of fine scratches (Nfs) and the number of fine pits (Nfp). The value of 5 μ m for scratch width or pit diameter discriminates fine scratches or pits from wide ones. Scratches were distinguished from pits using the minor/major axis ratio. The pits have a ratio higher than $\frac{1}{4}$, whereas scratches have a lower one (Grine 1986). Four variables were integrated in the multivariate analyses: the total number of scratches (Ns), the number of wide scratches (Nws), the total number of pits (Np) and the number of large pits (Nlp). Statistical procedures were performed with R1.5.0 (Ihaka and Gentleman 1996). A probability level of 0.05 was assumed for all tests.

Results

Mandible outline

The mandible of *Hypnomys* is always bigger than the mandible of all other glirids studied here (Fig. 2a). The circularity (Fig. 2b) corresponds to the ratio of perimeter length squared by the area, as calculated with Optimas[®]. In fact, the circularity of the mandible gives an estimation of its compactness or roundness that is related to the degree of relative differentiation of its processes. Compared to extant glirids, *Hypnomys* shows low values of circularity and is characterized by a mandible with a high and large ascending ramus and more weakly differentiated processes. In our dataset, *Hypnomys* is clearly individualized by the overall massivity of its mandible, as it was observed by Mills (1976).



The intraspecific variation of the shape is obviously less important than the interspecific variation (Wilk's Lambda test: Value=0.0634, $F=10.73$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$) and does not significantly contribute to the shape differentiation. MANOVAS on PC_{1-12} indicated a significant morphological differentiation of the mandible outline within the dataset involving phylogeny (i.e. subspecies, Wilk's Lambda test: Value=0.0134, $F=7.43$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$). Respectively 46.8% and 21% of among-group variance is explained by PC1 and PC2 (Fig. 3). The mandibles of *Hypnomys* are distinct from the mandibles of *Eliomys* regarding the first component, which appears highly correlated to the size of the coronoid and condylar processes, the individualization of the angular one, and an overall robustness of the ascending ramus. The second axis includes components related to the orientation of the coronoid and condylar processes. However, these axes are weakly informative regarding the shape variation in relation with the phylogeny (Fig. 3), the genera *Hypnomys*

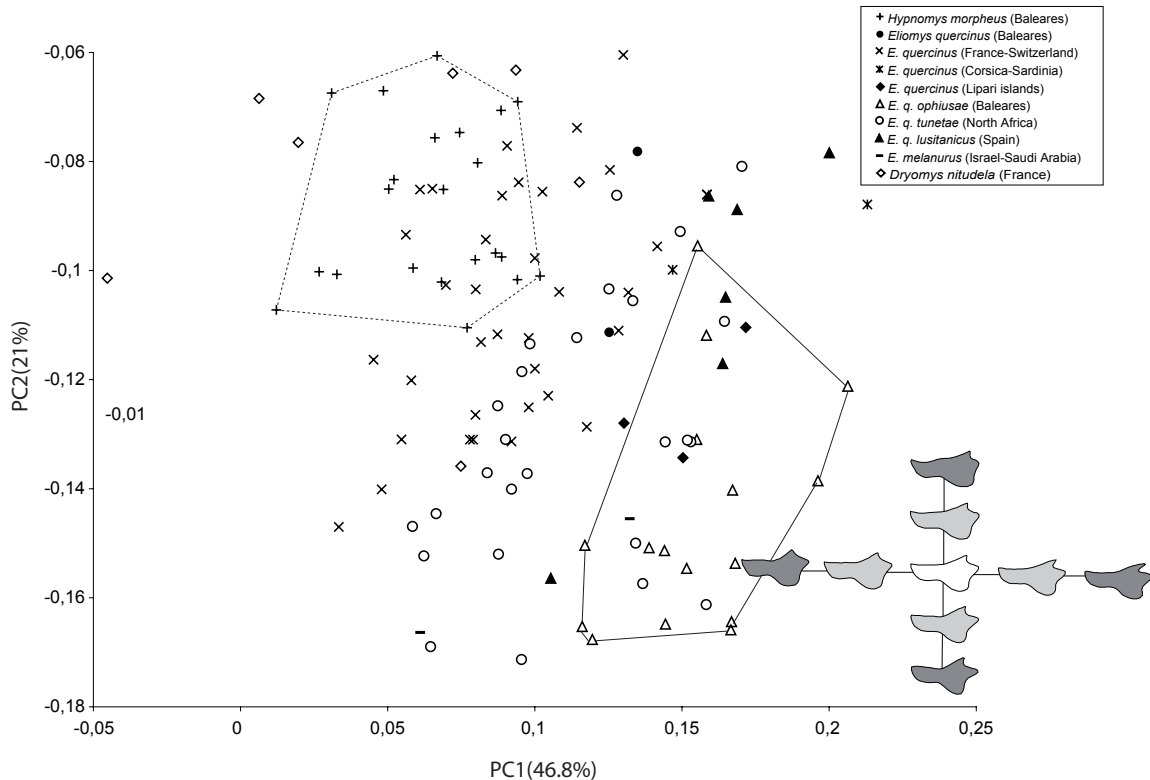


Fig. 3. Shape differentiation of the mandible on the first two axes of the Principal Components Analysis (PCA) performed on Fourier coefficients of the mandibles. Outlines are reconstructed on the first two principal components, the light grey outline represents the maximum values of the axes, and the dark grey outline corresponds to extreme reconstruction.

and *Dryomys* remaining very close to *Eliomys* in the morphological space.

A factorial discriminant analysis allowed a complete discrimination for the geographical range (Fig. 4). MANOVAS on PC_{1-12} indicated a significant morphological differentiation of the mandible outline within the dataset involving geographical range (Wilk's Lambda test: Value=0.6501, $F=3.77$, $p=2.654 \cdot 10^{-5}$). Mandible morphologies related to clades are significantly different and the mandible of *Hypnomys* and *Dryomys* are discriminated from the mandibles of *Eliomys* on the first discriminant axis. Mahalanobis distances (Appendix 1) indicated that the morphology of the mandible of *Hypnomys* is more similar to that of *Dryomys* ($d[\text{Hypnomys-Dryomys}] = 75.5$) than to that of *Eliomys* ($d[\text{Hypnomys-Eliomys}] = 90.7$). Although high variability is known to be an important feature in fossil island mammals, the mandibles of *Eliomys* present a high morphological variation compared to that of *Hypnomys* and *Dryomys*. This variability could be explained by the heterogeneity of the *Eliomys* sample, which includes continental and insular populations. The outline of the mandible allowed distinguishing the continental representatives of the

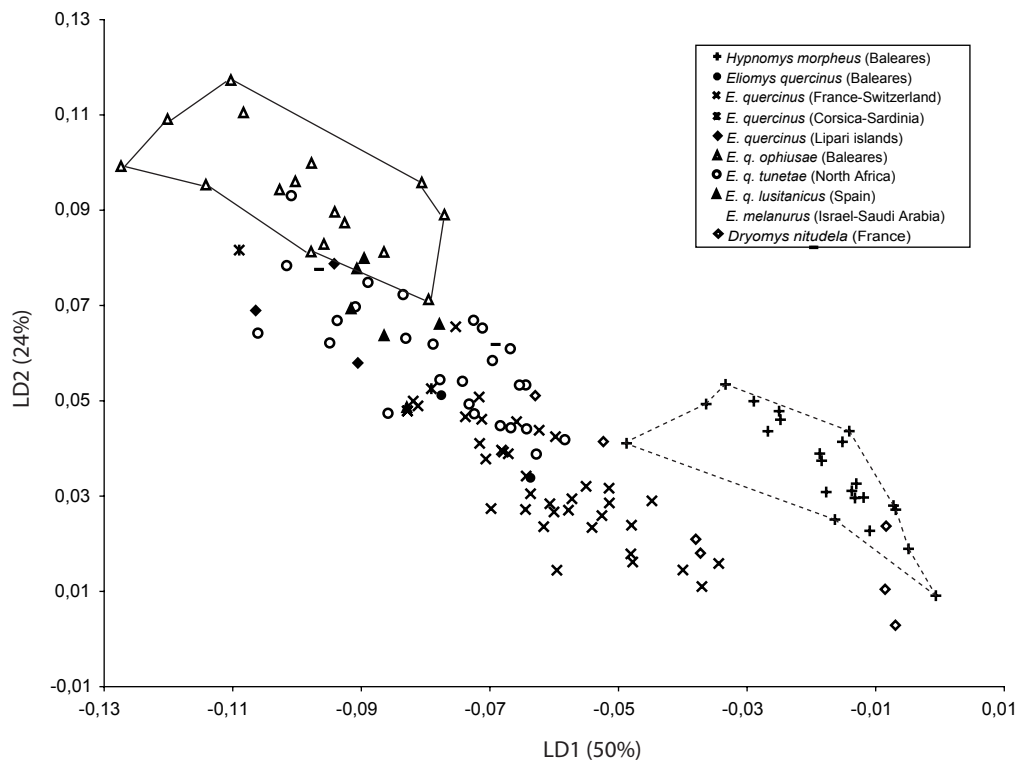


Fig. 4. Plot of the discriminant analysis of the shape coordinates (the first twelve PCs, i.e. 98% of the interspecific shape variance) versus geographic range.

genus *Eliomys* from the insular ones (i.e. Balearic Islands, Lipari, Corsica and Sardinia - Fig 4). The isolation of the latter in the shape space confirmed an insular divergence involving the morphology of the mandible. Nevertheless, they remained close to the representatives from Spain, North Africa, Israel and Saudi Arabia on the first and second discriminant axes. *E. quercinus* and *E. q. ophiusae* of Balearic Islands were associated in the shape space with *E. quercinus* of North Africa and *E. quercinus lusitanicus* of Spain, respectively.

The multivariate regression of the Fourier coefficients on size, estimated by the square root of the outline area, was highly significant ($p < 2.2 \cdot 10^{-16}$). Thus, allometry plays an important role for determining the pattern of morphological diversification. The size was compared to the main morphological differentiation displayed on PC1 to visualize this allometric effect (Fig. 5). Among the extant glirid sample, size and shape of the mandible are highly correlated ($R=0.46$, $P=2.5 \cdot 10^{-6}$). It appears that *H. morpheus* does not lie on the same allometric trajectory.

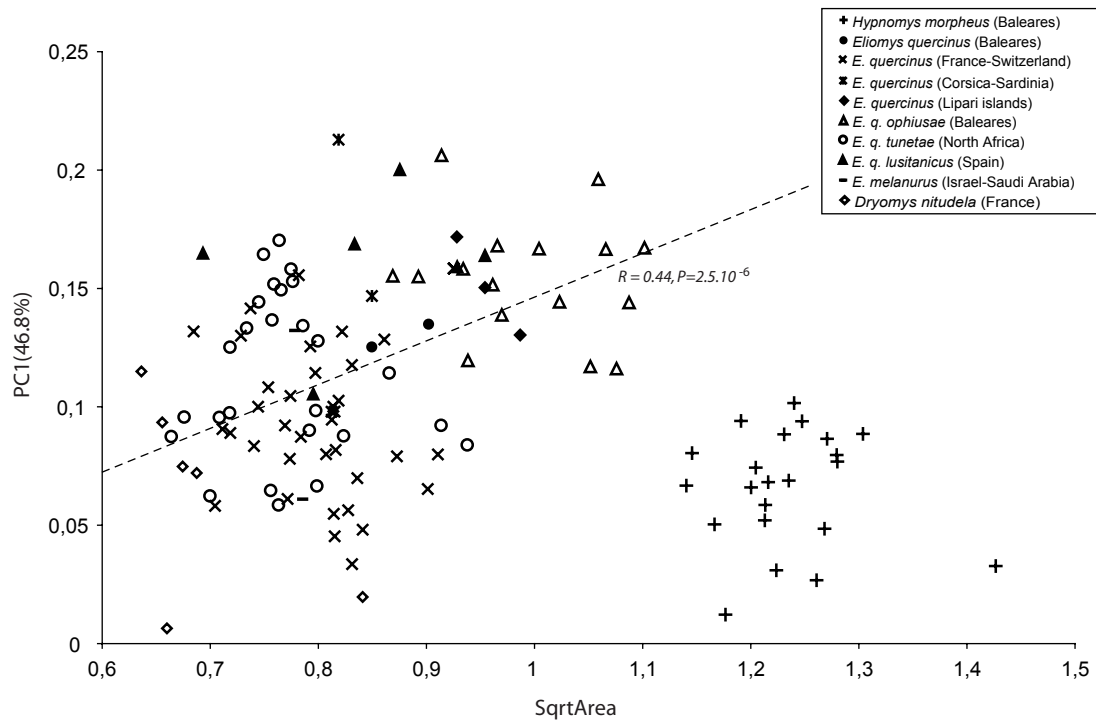


Fig. 5. Allometric relationship between the size (estimated from the square root of outline area) and the main shape signal (scores on the first principal components).

Microwear analysis

The numbers of scratches and pits observed in all studied specimens are listed in Appendix 2. The Student tests (Appendix 3) on microwear features of both protoconid and hypoconid are not significant ($p > 0.05$); it results that these facets present similar microwear patterns. The total number of scratches and pits, associated to percentiles of each feature, yield information about the main characteristics of the microwear patterns. MANOVAS were performed on the four microwear variables (Nfs, Nws, Nfp, Nlp) measured on the protoconid and the hypoconid of the M_2 of *Hypnomys* and *Eliomys* (Table 1). They indicate significant differences ($p < 0.05$) between microwear patterns exhibited by the two genera. In terms of the average number of scratches and pits (Appendix 2), *Hypnomys* exhibits a greater range of differences than *Eliomys*. Considering the standard deviation (Appendix 4), it appears that intraspecific variation is more important in *Hypnomys* than in *Eliomys*. The latter is always characterized by a low number of scratches ($N_s < 15$). On the contrary, the number of scratches, especially fine ones, is very variable in *Hypnomys*. It results from univariate tests (Table 2) that the differentiation of *Hypnomys* is principally due to differences in the number of fine scratches (Nfs).

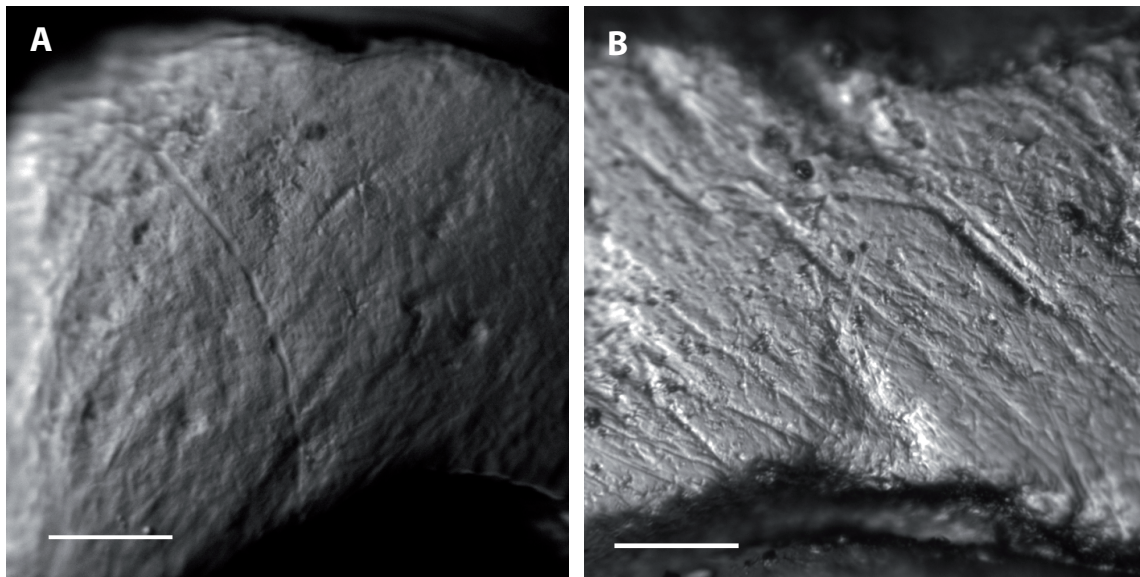


Fig. 6. Digitized photographs of the protoconid of the second molars. A. *Eliomys quercinus ophiusae* (7357). B. *Hypnomys morpheus* (63839). Scale bars = 50 μ m. Note the higher number of fine scratches in *Hypnomys*.

Table 1. Multivariate analyses of variance (MANOVA) with effect species on four microwear variables: the number of fine scratches (Nfs), the number of wide scratches (Nws), the number of fine pits (Nfp) and the number of large pits (Nlp).

	Effect	Test	Value	F	dl	p
Hypoconid	Species	Wilk	0.58	4.61	25.00	0.01
Protoconid	Species	Wilk	0.40	4.83	13.00	0.01

Table 2. Univariate analyses of variance (ANOVA) on four microwear variables (Nfs, Nws, Nfp, Nlp) with effect species for the hypoconid and the protoconid.

	Effect	dl	fs F	fs p	ls F	ls p	fp F	fp p	lp F	lp p
Hypoconid	Species	1	16.86	0.00	0.38	0.54	2.78	0.11	1.25	0.27
Protoconid	Species	1	18.93	0.00	7.04	0.02	1.53	0.23	1.54	0.23

Discussion

The mandible

Isolation on islands is a factor well-known to induce evolutionary change, and a rather frequent event is the origination of giant forms in small mammals like rodents. The study of an element of the skeleton such as the mandible thus provides a good illustration of such changes that may affect size as well as shape (Angerbjörn 1986; Renaud and Millien 2001; Michaux et al. 2002; Renaud and Michaux 2003). Compared to *Eliomys*, *Hypnomys*

morpheus is clearly a giant dormouse (Fig. 2a). An increase in size also affected insular *Eliomys*. With the exception of the continental Spanish specimens, mainland specimens of *Eliomys* of our sample have always smaller mandibles than insular ones. Although some specimens from Mallorca are obviously larger than mainland ones, *E. quercinus* individuals living on the biggest islands (i.e. Corsica and Sardinia) are similar in size to mainland forms. These results are consistent with previous works (Angerbjörn 1986; Michaux et al. 2002; Renaud and Michaux 2003) indicating a much more complex determinism of size in insular species that depends on several combined factors like the area of the island and the presence of predators (Michaux et al. 2002; Millien 2004). In their detailed study on adaptive trends in the mandible of *Apodemus* wood mice, Renaud and Michaux (2003) evidence a random shape differentiation on some islands. In our analysis, the genus *Eliomys* depicts a different case of differentiation, all the insular forms of the genus being associated on the first and second discriminant axes (Fig. 4). Concerning shape differentiation in the evolution of the Balearic glirids (i.e. *H. morpheus* and *E. quercinus ophiusae*), the first two discriminant axes show two distinct shifts (Fig. 4): a dorso-ventral expansion of the ascending ramus and a reduced coronoid process characterizes the mandible of *Hypnomys* whereas all insular forms of *Eliomys* mandibles are dorso-ventrally compressed and have a well developed coronoid process distally positioned. For Satoh (1997), an increasing weight of the mandible implies an increase of the area of insertion of the masticatory muscles (especially the masseter). Thus, differences in size could be responsible for the shape differentiation. However, we showed (Fig. 5) that *H. morpheus* did not lie on the same allometric trajectory than extant *Eliomys*. If this divergence in mandibular shape cannot be explain by a simple allometric relationship, other factors (e.g. ecological factors) may play an important role in shaping the mandible.

The shape and size differentiation of the mandibles of *H. morpheus* could be related to a way of life different from that of *Eliomys*. The garden dormouse *Eliomys* is partially insectivorous and is considered to be a predator of molluscs, insect larvae and even occasionally of small mammals (Ognev 1963). This glirid shows a great ability to colonize many different types of habitats. The dorso-ventrally compressed mandible of *Eliomys* does not contradict a partially insectivorous diet (Ognev 1963; Niethammer and Krapp 1978). Shearing meat or crushing insects requires less occlusal pressure than grinding plants or seeds (Satoh and Iwaku 2006). On the contrary, a strong incisal bite is required to kill insects or small vertebrates and the development of mandibular processes in *Eliomys* could provide a high lever advantage. Dental characters, like the high concavity of the occlusal surface of the cheek teeth (Freudenthal and Martín-Suárez 2007) underscore an adaptation towards a more insectivorous diet. In the shape space,

the morphology of the outline of the mandibles of *H. morpheus* is clearly distinct from that of *Eliomys* and remains close to that of *Dryomys nitedula* a glirid more omnivorous than *Eliomys* (Grzimek 1975). The diet of *Dryomys* consists of seeds, acorns, buds, fruit, and occasionally insects, eggs and small vertebrates (Grzimek 1975). The more massive mandible of *H. morpheus* likely indicates an omnivorous species that included also very hard items (i.e. acorns, nuts, fruit) in its diet as a function of habitat and season. The masseteric arrangement (see Fig. 1), associated with the overall robustness of the skull and the mandible of *H. morpheus* as underlined by Mills (1976), is also consistent with our hypothesis. The differences observed between the shape differentiation of the mandible of *Eliomys* and *Hypnomys* might be related to their different evolutionary history. *H. morpheus* evolved without competition, a situation anterior to the arrival of Man and their domestic livestock. Its size increased and it adapted to a widened niche including harder food. On the contrary, *E. quercinus ophiusae* cohabited with other introduced rodents (like *Apodemus*, *Mus*, *Rattus*) and kept its initial adaptation. This explains both morphological divergences observed on the Balearic Islands.

The cheek teeth

The microwear analysis may allow an independent assessment of this interpretation of the diet of *H. morpheus*. The dental microwear patterns of extant species depend on the food items that were consumed just before the death of the animals (e.g. Solounias et al. 1988; Teaford and Oyen 1989; Fortelius and Solounias 2000; Merceron et al. 2004a, 2004b, 2005). The grazing species present a lower percentage of pits than the browsing ones. The statistical analysis indicates that extant *Eliomys quercinus ophiusae* and *Hypnomys morpheus* differ significantly in the number of scratches. Like other glirids, *E. quercinus ophiusae* is largely omnivorous with a great tendency to eat eggs, insects and small vertebrates. In fact, *Eliomys* is the most carnivorous glirid currently known (Ognev 1963). The dental microwear pattern of the omnivorous-insectivorous *E. quercinus ophiusae* (Fig. 6a) is in accordance with a diet dominated by hard food items. The specimens analysed display a large percentage of pits, especially wide ones, and large scratches. Such a microwear pattern could be explained by a diet mainly composed of insects. Kahmann and Thoms (1972) recorded a highly insectivorous diet for *E. q. ophiusae* during some seasons. A similar microwear pattern, characterized by a higher number of pits and a high frequency of large pits and scratches, is also found in ground squirrels (Nelson et al. 2005). This microwear pattern was related to an abrasive diet composed by seeds and insects and the presence of more grit in the food items. For Strait (1993), fruit-eaters could present a similar dental microwear pattern and we must take

this into account for the dietary reconstruction of extinct species. However, Nelson et al. (2005) showed that the omnivorous ground squirrels differed from the frugivorous tree squirrels by a higher number of pits.

The microwear pattern of *H. morpheus* (Fig. 6b) is more variable than that of *E. quercinus ophiusae*. The important intraspecific variation of the microwear pattern of *Hypnomys* could attest that it was able to adapt its diet to the seasons. This suggests a more omnivorous diet than that of *E. quercinus ophiusae*. The specimens always display larger percentages of scratches especially fine ones, than recent glirids do. The abundance of fine scratches suggests that *H. morpheus* could be able to eat graminoids, despite the fact that the presence of earthworm (and snails) in the diet could also explain some narrow scratches (Silcox and Tedford 2002). Fine scratches likely have an ambivalent meaning. All the specimens of *H. morpheus* show a high number of pits and large pits, which indicates the intake of hard particles (insects, worms, fruit, and graminoids). An incorporation of grit into the diet could also explain a high frequency of coarse features (Solounias and Semprebon 2002). These features were observed in species living in dry habitats (camel, pronghorn) and in species feeding on roots (bush pig). This could attest that *H. morpheus* was more terrestrial than arboreal, supporting Mills (1976). Finally, it seems that *H. morpheus* had a mixed diet. By extension, we can suppose that, being the sole omnivorous mammal of its size on the island it was able to adapt to a great number of habitats.

Conclusion

Geometric morphometrics of the mandible, as well as microwear analysis of the teeth bring new insights on the extinct dormouse *Hypnomys* from Mallorca and Menorca (Balearic Islands). The special features of *Hypnomys* already described by Mills (1976) are correlated to a massive mandible and a tooth microwear pattern characterized by a high number of fine scratches. No insular populations of *Eliomys* display such trends in their mandible morphology and tooth microwear pattern. By comparison with the European garden dormouse *Eliomys*, these traits can be interpreted for *Hypnomys* as indicating an omnivorous diet. *Hypnomys* was likely a large omnivorous glirid able to eat hard food items that may have even included graminoids. These results are also consistent with the interpretation of Mills (1976) who suggested that *H. morpheus* was terrestrial rather than arboreal. The evolutionary divergence of *Hypnomys* from *Eliomys* could be due to the fact that the *Hypnomys* lineage evolved within a highly impoverished fauna among which it was the sole rodent. *Hypnomys* that had access to diverse food resources, rapidly became

an endangered species when its natural environment was altered by the settlement of the first human populations and their domestic livestock. In the future, it should be worthy to once again study the cranial anatomy of the glirids *Leithia* and *Tyrrhenoglis*, two genera apt to present similar morphologies.

Acknowledgements

We are grateful to Christian Denys, Jacques Cuisin and their collaborators (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, collection Vertébrés supérieurs Mammifères et Oiseaux) for access to comparative material. We are grateful to Montpellier RIO Imaging (CRBM) and Nicole Lautrédou-Audouy (MRI IURC - Montpellier) for access to ZEISS® SV11 M2B. We thank Gildas Merceron (University Hamburg - Biozentrum Grindel and Zoological Museum) for interesting discussions on microwear analysis, and Helder Gomes Rodrigues (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier) for suggestions on earlier versions of the manuscript. We thank Guillaume Billet (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris) for providing living accommodation in Paris. This is a publication of the Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (Unité Mixte de Recherche 5554 du Centre National de la Recherche Scientifique) no. 200x-00x, and it is included too at the Research Project CGL2004-04612/BTE. One of the authors (PB) has a MEC-Fulbright postdoctoral fellowship from the Secretaría de Estado de Universidades de Investigación of the Ministerio de Educación y Ciencia of Spain.

References

- Andrews, P. 1990. *Owls, Caves and Fossils*. University of Chicago Press, Chicago.
- Angerbjörn, A. 1986. Gigantism in island populations of wood mice (*Apodemus*) in Europe. *Oikos* 47: 47-56.
- Alcover, J.A. *Journal of World Prehistory* submitted.
- Bate, D.M.A. 1909. Preliminary note on a new artiodactyle from Mallorca *Myotragus balearicus*, gen. et sp. nov. *Geological Magazine* 6: 385-389.
- Bate, D.M.A. 1919. On a new genus of extinct Muscardine Rodent from Balearic Islands. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1918: 209-222.
- Bate, D.M.A. 1945. Pleistocene shrews from the larger Western Mediterranean islands. *Annals Magazine Natural History* 11: 738-769.
- Bauzá Rullán, J. 1962. Contribuciones a la geología de Mallorca. *Boletín de la Sociedad Historia Natural de Baleares* 1: 31-38.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and Biology*.

- Cambridge University press. Cambridge.
- Bover, P. and Alcover, J.A. 2003. Understanding late Quaternary extinctions: the case of *Myotragus balearicus* (Bate, 1919). *Journal of Biogeography* 30: 771-781.
- Bover, P. and Alcover, J.A. Extinction of the Autochthonous Small Mammals from Mallorca (Gymnesic Islands, Western Mediterranean Sea) and its ecological consequences. *Journal of Biogeography* In press.
- Charles, C., Jaeger, J.J., Michaux, J., and Viriot, L. 2007. Dental Microwear in relation to changes in the direction of mastication during the evolution of Myodonta (Rodentia, Mammalia). *Naturwissenschaften* 94: 71-75.
- Claude, J., Paradis, E., Tong, H., and Auffray, J.C. 2003. A geometric morphometric assessment of the effects of environment and cladogenesis on the evolution of the turtle shell. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 485-501.
- Crampton, J.S. 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia* 28: 179-186.
- Daams, R. 1999. Family Gliridae in The Miocene Land mammals of Europe. Rössner G. Heissig K. 1999: 301-318.
- Daams, R. and van der Meulen, J. 1984. Paleoenvironmental and paleoclimatic interpretation of micromammal fauna successions in the upper Oligocene and Miocene of the north central Spain. *Paléobiologie Continentale* 14: 241-257.
- De Bruijn, H. 1966. On the Pleistocene Gliridae (Mammalia, Rodentia) from Malta and Mallorca. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 78: 480-496.
- Esu, D. and Kotsakis, T. 1980. Presenza di *Hypnomys* Bate (Gliridae, Rodentia) nel Villafranchiano di Nuraghe Su Casteddu (Nuoro, Sardegna). *Rendiconti dell'Accademia Nazionale dei Lincei* 68: 123-127.
- Fortelius, M. and Solounias, N. 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates* 3301: 1-36.
- Freudenthal, M. and Martín-Suárez, E. 2007. An index for concavity of the occlusal surface of the cheek teeth and an assessment of concavity in Gliridae (Mammalia, Rodentia). *Paleontologia Electronica* 10: 9A: 24p.
http://paleo-electronica.org/paleo2007_2/00122/index.html.
- Genest-Villard, H. 1978. Révision systématique du genre *Graphiurus* (Rongeurs, Gliridae). *Mammalia* 42: 391-426.
- Gordon, K. 1982. A study of microwear on chimpanzee molars: implications for dental microwear analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 59: 195-215.

- Grine, F.E. 1986. Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: a quantitative analysis of permanent molar Microwear. *Journal of Human Evolution* 15: 783-822.
- Grzimek, B. 1975. *Grzimek's animal life encyclopaedia, mammals, I-IV*. Van Nostrand Reinhold, New York, vols. 10-13.
- Hayek, C.L.A., Bernor, R.L., Solounias, N., and Steigerwald, P. 1992. Preliminary studies of Hipparionine horse diet as measured by tooth microwear. *Annales Zoologiques Fennici* 28: 187-200.
- Holden, M.E. 2005. Family Gliridae. In: D.E. Wilson and D.M. Reeder, (eds.), *Mammals species of the world, a taxonomic and geographic reference*, 819-841, Smithsonian Institution press, Washington.
- Ihaka, R. and Gentleman, R. 1996. R: A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5: 299-314.
- Kahmann, H. and Thoms, G. 1972. Der Gartenschläfer *Eliomys quercinus ophiusae* Thomas, 1925 von der Pityuseninsel Formentera (Lebensführung). *Veröff.Zool. Staatssamml. München* 16: 29-49.
- King, T., Andrews, P., and Boz, B. 1999. Effect of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology* 108: 359-373.
- Kotsakis, T. 2003. Fossil glirids of Italy: the state of the art. *Coloquios de Paleontología*, vol. extraordin. 1: 335-343.
- Kuhl, F.P. and Giardina C.R. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing* 18: 259-278
- McKenna M.C. and Bell, S.K. 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York.
- Merceron, G., Blondel, C., Brunet, M., Sen, S., Solounias, N., Viriot, L., and Heintz, E. 2004a. The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental Microwear in artiodactyls. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207: 143-163.
- Merceron, G., Viriot, L., and Blondel, C. 2004b. Tooth microwear pattern in roe deer (*Capreolus capreolus*, L.) from Chizé (Western France) and relation to food composition. *Small Ruminant Research* 53:125-132.
- Merceron, G., Bonis de, L., Viriot, L., and Blondel, C. 2005. Dental microwear of fossils bovid from northern Greece: paleoenvironmental conditions in eastern Mediterranean during the Messinian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217: 173-185.
- Michaux, J.R., Göüy de Bellocq, J., Sara, M., and Morand, S. 2002. Body size increase

- in rodent populations: a role for predators. *Global Ecology and Biogeography* 11: 427-436.
- Michaux, J., Chevret, P., and Renaud, S. 2007. Morphological diversity of Old World rats and mice (Rodentia, Muridae) mandible in relation with phylogeny and adaptation. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 45: 263-279.
- Millien, V. 2004. Relative effects of climatic changes, isolation and competition on body size evolution in the Japanese field mouse, *Apodemus argenteus*. *Journal of Biogeography* 31: 1267-1276.
- Mills, D.H. 1976. Osteological study of the Pleistocene dormouse *Hypnomys morpheus* Bate from Mallorca (Rodentia, Gliridae). *Publications from the Palaeontological Institution of the University of Uppsala* 4: 4-57
- Montgelard, C., Matthee, C.A., and Robinson, T.J. 2003. Molecular systematics for dormice (Rodentia: Gliridae) and the radiation of Graphiurus in Africa. *Proceedings of the Royal Society of London* 270: 1947-1955.
- Nelson, S., Badgley, C., and Zakem, E. 2005. Microwear in modern squirrels in relation to diet. *Paleontologia Electronica* 8: 14A:15p.
http://palaeo-electronica.org/paleo2005_1/nelson14/issue1_05.html.
- Niethammer, J. and Krapp, F. 1978. Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 1, Nagetiere - Rodentia I (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae). Aula verlag, Wiesbaden, 476p.
- Novak, R.M. 1999. Rodentia; Myoxidae. In: R.M. Novak (ed), *Walker's mammals of the world*, 1625-1635, The Johns Hopkins University press, Baltimore and London.
- Ognev, S. 1963. *Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries, vol.6 Rodents*. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- Renaud, S., Michaux, J., Jaeger, J.J., and Auffray JC. 1996. Fourier analysis applied to *Stephanomys* (Rodentia, Muridae) molars: non progressive evolutionary pattern in gradual lineage. *Paleobiology* 22: 255-265.
- Renaud, S. and Millien, V. 2001. Intra- and interspecific morphological variation in the field mouse species *Apodemus argenteus* and *A. speciosus* in the Japanese archipelago: the role of insular isolation and biogeographic gradients. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 557-569.
- Renaud, S. and Michaux, J. 2003. Adaptive latitudinal trends in the mandible shape of *Apodemus* wood mice. *Journal of Biogeography* 30: 1-12.
- Reumer, J.W.F. 1982. Some remarks on the fossil vertebrates from Menorca, Spain. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen ser. B* 85: 77-87.

- Reumer, J.W.F. 1994. *Eliomys (Hypnomys) onicensis* nomen novum, to replace the homonym *Hypnomys intermedius* Reumer 1981 (Rodentia: Gliridae) from Mallorca. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 59: 380-381.
- Rohlf, F.J. and Archie, J.W. 1984. A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in Mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Systematic Zoology* 33: 302-317.
- Satoh, K. 1997. Comparative functional morphology of mandibular forward movement during mastication of two murid rodents, *Apodemus speciosus* (Murinae) and *Clethrionomys rufocanus* (Arvicolinae). *Journal of Morphology* 231: 131-142.
- Satoh, K. and Iwaku, F. 2006. Jaw muscle functional anatomy in northern grasshopper mouse, *Onychomys leucogaster*, a carnivorous murid. *Journal of Morphology* 267: 987-999.
- Silcox, M.T. and Teaford, M.F. 2002. The diet of worms: an analysis of mole dental microwear. *Journal of Mammalogy* 83: 804-814.
- Solounias, N., Teaford, M.F., and Walker, A. 1988. Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology* 14: 287-300.
- Solounias, N. and Hayek, C.L.A. 1993. New methods of tooth microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes. *Journal of Zoology* 229: 421-445.
- Solounias, N. and Semperebon, G. 2002. Advances in the reconstruction of ungulates ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates* 3366: 1-49.
- Storch, G. 1974. Quartäre Fledermaus-Faunen von der Insel Malta. *Senckenbergiana Lethaea* 55: 407-434.
- Strait, S.G. 1993. Molar microwear in extant small-bodied faunivorous mammals: an analysis of feature density and pit frequency. *American Journal of Physical Anthropology* 92: 63-79.
- Teaford, M.F. and Oyen, O.J. 1989. In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology* 80: 447-460.
- Walker, A., Hoeck, H.N., and Perez, L. 1978. Microwear of Mammalian teeth as an indicator of diet. *Science* 201: 908-910.
- Zammit-Maempel, G. and Bruijn de, H. 1982. The Plio-Pleistocene Gliridae from the Mediterranean islands reconsidered. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen ser B85*: 113-128.

Appendixes

Appendix 1

Mahalanobis distances between the mandibles of *Hypnomys morpheus*, *Eliomys quercinus*, *Eliomys melanurus* and *Dryomys nitedula*.

	<i>H. morpheus</i>	<i>E. quercinus</i>	<i>E. melanurus</i>	<i>D. nitudela</i>
<i>H. morpheus</i>	-	90.7	125.3	75.5
<i>E. quercinus</i>	90.7	-	43.5	55.3
<i>E. melanurus</i>	125.3	43.5	-	68.1
<i>D. nitudela</i>	75.5	55.3	68.1	-

Appendix 2

Comparison of the microwear pattern of the protoconid and the hypoconid.

Species	Variables	N	dl	t	p
<i>H. morpheus</i>	Nfs	21/10	29	-0.29	0.77
	Nws	21/10	29	-1.46	0.16
	Nfp	21/10	29	-0.85	0.40
	Nlp	21/10	29	-0.91	0.37
<i>E. q. ophiusae</i>	Nfs	8/8	14	-0.67	0.52
	Nws	8/8	14	0.80	0.44
	Nfp	8/8	14	-1.58	0.14
	Nlp	8/8	14	-0.80	0.44

Appendix 3

Mean and standard deviation of the four microwear variables (fs, ws, fp and lp) of *Hypnomys morpheus* and *Eliomys quercinus*.

Species	Variables	Mean	sd
<i>H. morpheus</i>	Nfs	28.8	14.1
	Nws	3.3	2.4
	Nfp	25.4	14
	Nlp	5.6	3.6
<i>E. q. ophiusae</i>	Nfs	5.9	3.2
	Nws	2.8	1.8
	Nfp	15.5	9
	Nlp	3.9	1.9

Appendix 4

Microwear data for *Hypnomys morpheus* (N: 24) and *Eliomys quercinus* (N: 13) from the Balearic Islands.

A

Tooth facet	Specimen no.	All scratches	All pits	Wide scratches	Large pits	% pits	
Protoconid	<i>Eliomys quercinus ophiusae</i>						
	7383	11	24	1	2	68.6	
	7371	14	24	4	7	63.2	
	7369	10	18	2	4	64.3	
	7369	14	46	4	11	76.7	
	7351	1	20	1	5	95.2	
	7323	9	35	1	5	79.5	
	7357	7	37	3	3	84.1	
	7388	7	16	1	2	69.6	
	<i>Hypnomys morpheus</i>						
	L8	55	40	1	5	42.1	
	64294	44	29	5	13	39.7	
	64247	43	34	6	6	44.2	
	64141	57	34	9	3	37.4	
	64052	35	52	7	9	59.8	
	64020	15	18	3	5	54.5	
	63903	16	15	2	4	48.4	
	63840	17	34	5	8	66.7	
	63883	37	73	3	13	66.4	
	63839	32	41	6	3	56.2	
	Hypoconid	<i>Eliomys quercinus ophiusae</i>					
		7309	7	13	3	3	65.0
		7383	5	33	1	7	86.8
7388		9	10	5	4	52.6	
7337		5	9	0	1	64.3	
7355		9	18	5	5	66.7	
7357		14	19	3	4	57.6	
7397		7	16	3	2	69.6	
7441		13	37	2	5	74.0	
<i>Hypnomys morpheus</i>							
63020		16	12	0	2	42.9	
63729		11	55	1	0	83.3	
63833		21	20	0	3	48.8	
63837		26	18	2	6	40.9	
63839		21	15	2	2	41.7	
63840		31	42	3	10	57.5	
63883		17	9	2	3	34.6	
63904		16	10	3	1	38.5	
63977		24	26	1	4	52.0	
63979		28	45	3	6	61.6	
64019		29	27	4	5	48.2	
64020		14	23	4	7	62.2	
64052		28	30	3	8	51.7	
64141		55	55	9	12	50.0	
64155		63	39	3	4	38.2	
64157		58	17	7	6	22.7	
64247		55	53	8	12	49.1	
64294		38	38	4	8	50.0	
64296		38	22	5	4	36.7	
64326		48	43	5	3	47.3	
64466	38	53	1	12	58.2		

B

Tooth facet	Species	%FS	%WS	%FP	%LP
Protoconid	<i>E. q. ophiusae</i>	19.1	5.8	61.8	13.3
	<i>H. morpheus</i>	42.2	6.5	41.7	9.6
Hypoconid	<i>E. q. ophiusae</i>	21.0	9.8	55.4	13.8
	<i>H. morpheus</i>	45.6	5.3	40.2	8.9

Appendix 5

List of measured specimens

ABBREVIATIONS

MNHN: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris. Collection Vertébrés supérieurs
Mammifères et Oiseaux

UMC: Montpellier University Collection

Un: unnumbered specimen

MANDIBLE OUTLINE

Hypnomys morpheus: 64321, 64324, 63904, 63901, 6390, 64332, 64330, 64338, 64335, 63977, 63840, 63800, 63798, 63802, 63801, 63705, 64013, 64154, 64158, 64141, 64144, 64148, 63305, 63301, 64462, 64105, 64155

Dryomys nitedula: MNHN1911-800, MNHN1962-334, MNHN1993-411, MNHN1993-412, MNHN1995-2685, MNHN1982-501, MNHN1964-375

Eliomys quercinus: 63804, 63803, MNHN1993-2611, MNHN1993-2559, MNHN1993-2573, MNHN1993-2599, MNHN1993-2600, MNHN1993-2602, MNHN1993-2603, MNHN1993-2604, MNHN1993-2608, MNHN1993-2610, MNHN1910-16, MNHN1912-695, MNHN1983-871, MNHN1983-870, MNHN1983-869, MNHN1955-647, MNHN1911-2093, MNHN1967-1422, MNHN1983-873, MNHN1983-666, MNHN1970-251, MNHN1967-1421, MNHN1956-639, MNHN1932-4412, MNHN1957-501, MNHN1985-1042, MNHN1883-624, MNHN1908-359, MNHN1910-753, MNHN1913-234, MNHN1932-4403, MNHN1932-4404, MNHN1932-4408, MNHN1932-4410, MNHN1938-856, MNHN1942-414, MNHN1956-642, MNHN1956-643, MNHN1957-500, MNHN1957-502, MNHN1957-503, MNHN1958-227, MNHN1958-258, MNHN1958-259, MNHN1958-266, MNHN1961-739, MNHN1961-885, MNHN1962-817, MNHN1962-1816, MNHN1962-2270, MNHN1962-2275, MNHN1964-403, MNHN1966-1052, MNHN1973-781, MNHN1973-783, MNHN1973-784, MNHN1975-101, MNHN1978-134, MNHN1983-594, MNHN1983-832, MNHN1983-857, MNHN1983-858, MNHN1990-669, MNHN1990-670, MNHN1991-278, MNHN1994-1137, MNHN2006-206, MNHN1961-885, MNHN1993-2556, MNHN1993-2593, MNHN1993-2594, MNHN1993-2595, MNHN1993-2598, MNHN1993-2607,

MNHN1993-2612, MNHN1993-2615

Eliomys quercinus ophiusae: 7353, 7344, 7340, 7358, 7345, 7341, 7343, 7347, 7355, 7356, 7354, 7346, MNHN1967-1420, MNHN1983-832, MNHN1967-1422, MNHN1970-251

Eliomys lusitanicus (as labelled in MNHN): MNHN1961-882, MNHN1961-883, MNHN1961-884, MNHN1966-1051

Eliomys tunetae (as labelled in MNHN): MNHN1978-133, MNHN1978-127, MNHN1978-126, MNHN1978-130, MNHN1978-133, MNHN1978-125

Eliomys melanurus: MNHN1983-873, MNHN1995-284

MICROWEAR ANALYSIS

Hypnomys morpheus: 63020, 63729, 63833, 63837, 63839, 63840, 63883, 63904, 63977, 63979, 64019, 64020, 64052, 64141, 64155, 64157, 64247, 64294, 64296, 64326, 64466, 63903, L8

Eliomys quercinus ophiusae: 7309, 7383, 7388, 7337, 7355, 7357, 7397, 7441, 7371, 7369, 7351, 7323.

Document V

Masticatory muscles architecture in the living mammalian fossil *Laonastes aenigmamus* (Rodentia, Diatomyidae): new insights into the evolution of hystricognathy

Article soumis à *Journal of Anatomy* le 03/11/2008

MASTICATORY MUSCLES ARCHITECTURE IN THE LIVING MAMMALIAN FOSSIL *LAONASTES AENIGMAMUS* (RODENTIA, DIATOMYIDAE): NEW INSIGHTS INTO THE EVOLUTION OF HYSTRICOGNATHY.

Lionel HAUTIER¹

Soonchan SAKSIRI²

Institution :

¹Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Université de Montpellier 2, UMR-CNRS 5554, Cc 064 ; 2, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5, France.

²Department of Biology, Faculty of Science, Mahasarakham University; Tambon Khamriang Kantarawichai district, 44150 Mahasarakham, Thailand.

Abstract

A descriptive comparison of the skull, mandible and jaw muscles of the recently recovered Laotian rock rat *Laonastes aenigmamus* has been done for the first time. The gross anatomy of 5 specimens captured in Laos and internal architecture of the jaw musculature has been studied using dissections. The following muscles are described: temporal, masseter, pterygoids, digastric, mylohyoid, geniohyoid and transverse mandibular. The description of the masticatory apparatus of *L. aenigmamus* offers a rare opportunity to assess the order of establishment of the morphological characters during the evolution of Ctenohystrica. Striking convergences have occurred during the evolution of Diatomyidae and *L. aenigmamus* presents a unique combination of myological features that corresponds to a mixture of sciurognathous and hystricognathous characters. If *L. aenigmamus* is a sciurognathous rodent, we have to assume that it acquired independently a *pars reflexa* of the superficial masseter. We showed for the first time that the development of this *pars reflexa* has occurred several times during the evolution of Ctenohystrica and could no more be considered as a synapomorphic feature of “Hystricognathi”. These results bring new insights into the evolution of hystricognathy and have profound implications for the interpretation of the early hystricognath rodents fossil record.

Introduction

Rodents have undergone an astonishing adaptive radiation through the Cenozoic that led them to represent the most speciose order of mammals (Wilson and Reeder 2005). New species and genera have been recently described, such as *Laonastes aenigmamus* (Jenkins et al. 2005) in South East Asia, which represents the sole extant representative of a morphologically distinctive family, the Diatomyidae, considered to have been extinct 11 Ma ago (Dawson et al. 2006). Among extant mammals, rodents show one of the most extreme differentiation of the masticatory apparatus with a single pair of upper and lower incisors highly specialized for gnawing and a small number of cheek teeth for chewing in association with the development of antero-posterior movements (Becht 1953). The movements of the mandible associated with feeding are performed by the masticatory muscles and are a function of the dental morphology (Butler 1980; Lazzari et al. 2008), the anatomy of the masticatory apparatus and the shape and position of the mandibular joint (Hiiemae 1967; Crampton and Hiiemae 1969). In mammals, two main groups of muscles have been recognized (Hiiemae and Houston 1971). The first group consists in muscles innervated by the fifth cranial nerve, they are usually considered as “the muscles of mastication” and they include the masseter, temporal, pterygoids, digastric and the mylohyoid (muscles involved in the initiation and the stabilization of jaw movements). The second group includes the “accessory muscles of mastication” and consists in the hyoid musculature, the “oral” muscles (*e.g.* buccinator) and the muscles of the palate and pharynx. The extreme ecological diversity of rodents has led to many specializations of the jaw musculature.

Variation regarding the distinct “parts” of the masseter and the associated modification in the skull architecture (Brandt 1855; Simpson 1945; Wood 1965) were tentatively used as diagnostic characters to classify the order. Four types of the masticatory muscles layouts were recognized by previous authors: protrogomorphy, sciuiomorphy, hystricomorphy, and myomorphy (Brandt 1855; Wood 1965). While organization of masticatory apparatus was early recognized and used as diagnostic phylogenetical attributes of rodents, many studies showed that these four combinations of masseter muscles cannot be used for the classification of rodents at the suborder level (*e.g.* Brandt 1855; Hautier et al. 2008; and Wood 1965). Considering the direction of the angular process relative to the plane of the incisors, Rodentia were commonly divided into two suborders: Sciurognathi and Hystricognathi (Carleton 1984; Chaline and Mein 1979; Tullberg 1899). Sciurognathous jaw is characterized by the angular process which originates in the same plane that includes the alveolus of the incisors. In contrast, hystricognathous jaw shows

the origin of the angular process distinctly lateral to the plane of the alveolus of incisors. The living Laotian rock rat *Laonastes aenigmamus*, recently discovered (Jenkins et al. 2005) in the Lao People's Democratic Republic (Lao PDR, Thakhek district – Fig. 1), has first been considered as the sole member of a new hystricognathous family Laonastidae. However, a reexamination of the specimens (Dawson et al. 2006) has shown that this species could represent a surviving member of the extinct family Diatomyidae among the “ctenodactyloid rodents”, *i.e.* a sciurognathous family. More recently, molecular analyses (Huchon et al. 2007) unambiguously confirmed the paleontological view in demonstrating that *L. aenigmamus* is the sister group of Ctenodactylidae (within the monophyletic Ctenohystrica).



Fig. 1. Location map of the Thakhek market (Thakhek district, Khammouan Province, Lao People's Democratic Republic).

The difficulties in classifying *L. aenigmamus* (Jenkins et al. 2005; Dawson et al. 2006; Huchon et al. 2007) stem from the fact that it presents a mixture of sciurognathous and hystricognathous characters. In favor of sciurognathous affinities are the following characters: the jaw of diatomyids seems to be sciurognathous because the angle of the

mandible does not originate from the side of the incisor alveolous; the groove for the passage of the *pars reflexa* of the superficial masseter muscle is absent; the pterygoid fossa is not broken through to the orbit but Jenkins et al. (2005) proposed that the latter fossa is secondarily reduced in *L. aenigmamus* (i.e. an autapomorphy). In favor of hystricognathous affinities are the following characters: the hystricomorphous condition of the skull with an enlarged infraorbital foramen; fusion between the incus and malleus; the greatly reduced coronoid process; the multiseriate microstructure of incisor enamel; the enlarged fourth premolar and the retention of a deciduous fourth premolar; the posteriorly directed penis with S-bend, and comblike bristles projecting forward over the claws. However, most of the latter characters are not confined to Hystricognathi, they are also found in Ctenodactylidae and should be considered as synapomorphies of Ctenohystrica (Jenkins et al. 2005; Landry 1957). Here, we provide the first complete description of the masticatory apparatus of *Laonastes aenigmamus*. The discovery of *L. aenigmamus* offers a rare opportunity to study an original muscular combination among Ctenohystrica and to investigate evolution of the masticatory apparatus of hystricognathous rodents as a result. These results have also implications for the evolutionary history of early hystricognathous rodents, especially for caviomorph origin. This investigation lead to discuss on hystricognathy (Tullberg 1899), which is sometimes confused with sciurognathy, and on its phylogenetical impact.

Material and methods

For this study, we have collected five specimens of *Laonastes aenigmamus* from the Khammouan Province of the Lao People's Democratic Republic (Lao PDR). All the specimens were captured by villagers from Mauang Village (Thakhek district – Fig.1) and collected in the Thakhek market (Thakhek district). We also reexamine the morphology of the masticatory muscles of one member of the proposed sister group of *L. aenigmamus* (Dawson et al. 2006; Huchon et al. 2007), *Ctenodactylus vali*, because only cursory descriptions appear in the literature (Landry 1957; Tullberg 1899). The specimen of *C. vali* was collected in Northern Algeria, 100 km to the South of Alger. The specimens were fixed in formal saline (buffered 4% formaldehyde solution with 0.12 M NaCl) and stored in 70% ethanol. Finally, we have dissected three females and two males of the Laotian rock rat and one male of gundi were used for dissections and further investigations. The anatomy of the masticatory muscles has been examined by standard dissections. For each masticatory muscle, the positions of the origin and insertion on the skull and the mandible were carefully inspected, as well as the direction of muscles fibers, in order to

establish myological maps (Fig 2, 3 and 4). Digital photographs were taken at each level of dissection using a Nikon Coolpix 995. The division of muscles into separate groups relied on the position and the innervation of individual muscles. The clusters followed here were established by Woods and Howland (1979). The present study focuses on the muscles of mastication proper (masseter, temporal and pterygoid), the anterior supra-hyoid muscles (digastric, geniohyoid and mylohyoid), and the transverse mandibular muscle, an autapomorphic character of Eutherian mammals that acts for the stabilization of the mandibular symphysis (Hiemae and Houston 1971).

The results of the *Laonastes aenigmamus* and *Ctenodactylus vali* dissections were compared with published accounts of other sciurognathous and hystricognathous rodents, including *Rattus* (Hiemae and Houston 1971; Weijs 1973); *Sciurus*, *Microsciurus*, *Sciurillus*, *Tamiasciurus*, *Tamias*, *Glaucomys* (Ball and Roth 1995); *Paraxerus*, *Funisciurus*, *Myosciurus*, *Heliosciurus*, *Protoxerus*, *Funambulus*, *Callosciurus*, *Tamiops*, *Xerus*, *Atlantoxerus*, *Ratufa* (Thorington and Darrow 1996); *Aplodontia* (Hill 1937; Thorington and Darrow 1996); *Mesocricetus* (Gorniak 1977); *Tachyoryctes* (Bekele 1983); *Pedetes* (Offermans and De Vree 1989); *Reithrodontomys* (Rinker and Hooper 1950); *Sigmodon*, *Oryzomys*, *Neotoma*, *Peromyscus* (Rinker 1954); *Zapus*, *Napeozapus*, *Sicista*, *Jaculus* (Klingener 1964); *Cavia*, *Chinchilla*, *Dasyprocta*, *Erethizon*, *Thryonomys*, *Ctenomys*, *Echimys*, *Isothrix*, *Octodon*, *Petromus*, *Proechimys* (Woods 1972); *Capromys*, *Geocapromys*, *Plagiodontia*, *Myocastor* (Woods and Howland 1979)

List of abbreviations: A.d., anterior digastric muscle; E.p., external pterygoid; H.(ap.), aponeuroses of the hyoid cartilage; I.p., internal pterygoid; L.m., lateral masseter (*pars posterior* and *pars anterior*); M.h., mylohyoid muscle; M.m., medial masseter; M.m. (i.o.), medial masseter pars infraorbitalis; M.m.p., medial masseter posterior; M.m. (p.z.), medial masseter pars zygomaticomandibularis; P.d., posterior digastric; S.m., superficial masseter; S.m. (p.a.), superficial masseter pars anterior; S.m. (p.r.), superficial masseter pars reflexa; T., temporal muscle; T.(m.p.), main part of the temporal muscle; T.(o.p.), orbital part of the temporal muscle; T.(p.p.), posterior part of the temporal muscle; T.m., transverse mandibular muscle.

Description and Comparison of Jaw Muscles

Jaw muscles of *Laonastes aenigmamus*

Superficial masseter (Fig. 2 and 3). – The aponeurosis of origin of the superficial

masseter forms a round and strong tendinous sheet from the posteroventral surface of the inferior zygomatic root of the maxilla. This aponeurosis originates from the ventral side of the maxillary zygomatic process as far posterior as the first third of the eye. A separate anterior part originates from the mesial edge of the lower third of the tendon.

This muscle is attached on the ventral margin of the angular process of the mandible. The anterior part passes medially and inserts on the ventral side of the alveolar sheath. The rest of the fibers are attached on the mandible via two insertions. The first one is on the ventral and medial ridge of the inflected angle to the tip of the angular process. The second, the *Pars reflexa*, is continuous with the tendon and inserted medially along the posterior half of the mandible on the pterygoid shelf and ends below the condyle on the condyloid ridge. The posterior half of the *Pars reflexa* covers the insertion area of the *M. pterygoideus internus*.

Lateral masseter (Fig. 2 and 3). – This muscle consists in two separated parts and in some specimens the two parts appear continuous mesially with each others. *Pars anterior* arises from the ventral surface of the posterior end of the maxillary part of the zygomatic root and from the ventral surface of the jugal as far posterior as behind the jugal crest. *Pars posterior* originates from the ventrolateral surface of the maxillary zygomatic process and from the lateral surface of the jugal posteriorly to the tip of the jugal crest.

Pars anterior inserts on the dorsal surface of the masseteric crest from its beginning posteriorly to the tip of the angle, and some fibers insert partially on the lateral surface of the mandible. *Pars posterior* is attached on the posterodorsal surface of the crest.

Medial masseter (Fig. 2 and 3). – The medial masseter consists in two parts: *Pars anterior* extends through the enlarged infraorbital foramen on the lateral side of the rostrum. Its muscle fibers also originates on the medial surface of the maxillary and jugal parts of the zygomatic root. *Pars posterior* originates from the ventromedial surface of the zygomatic process of the squamosal to the posterior end of the jugal.

Most of the fibers of the *pars anterior* run rostroventrally and anastomose into a strong tendon attached to the anterior end of the masseteric crest, just ventral to the first molar (i.e. *pars infraorbitalis*). The rest of the fibers, which originates from the medial surface of the zygomatic arch (i.e. *pars zygomaticomandibularis*), inserts on the masseteric fossa and on the masseteric crest ventral to the first and second molars. The fibers of the *pars posterior* pass straight posteroventrally to insert on the lateral surface of the mandible, below the abbreviated coronoid process, in a small depression extending from the end of the dentary sheath to the condyle. This muscle is slim and is covered by

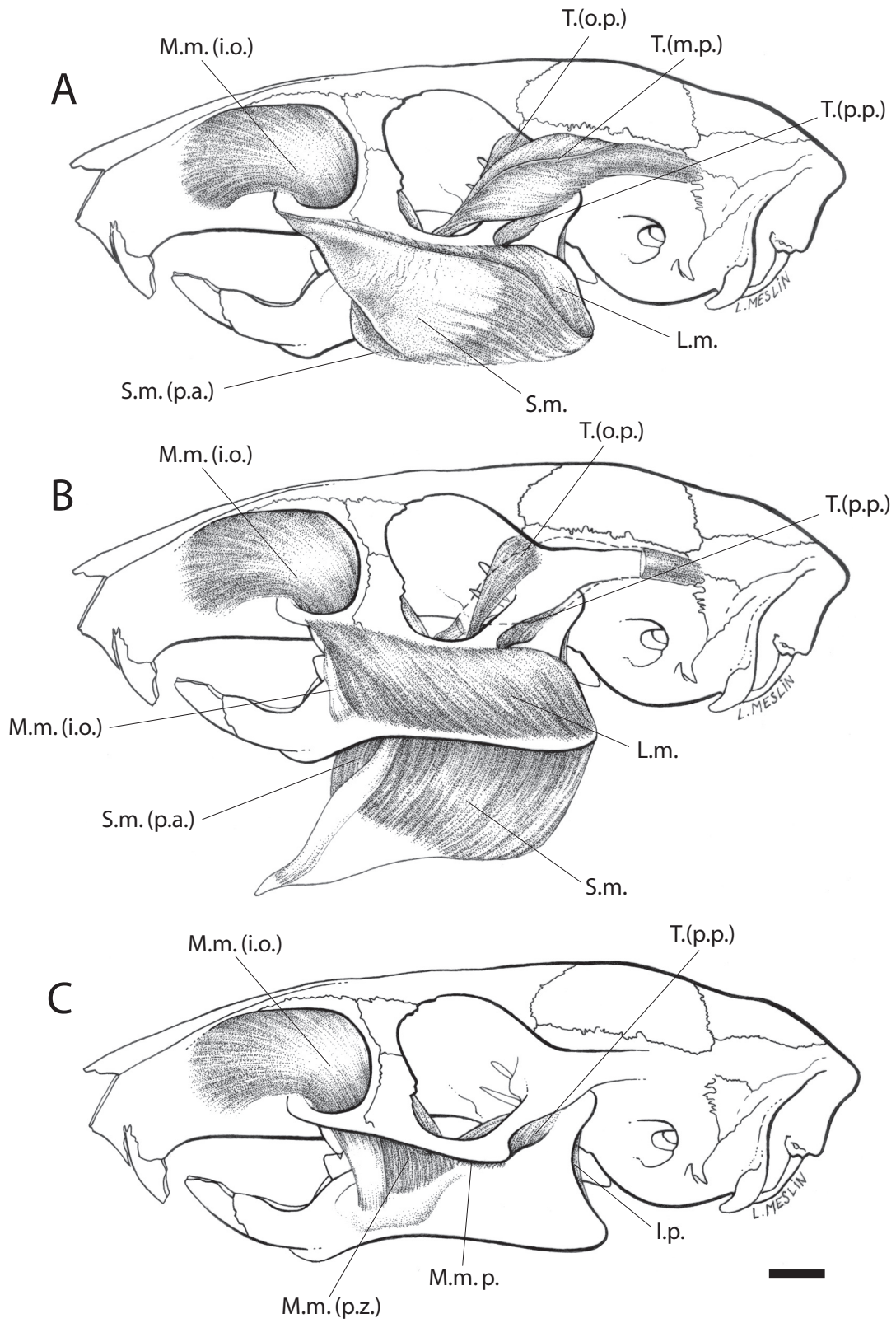


Fig. 2. Lateral view of muscles of mastication of *Laonastes aenigmamus*: (A) superficial layers, (B) lateral layers, (C) medial layers. Scale bar, 5 mm. Original arts by Laurence Meslin, © CNRS-Meslin.

the masseteric nerve but not by the fibers of the medial masseter *pars anterior*.

Temporal (Fig. 2 and 3). – The muscle is tiny and splits into three parts. The main part (i.e. *pars posterior*) corresponds to a prominent bipinnate muscle that originates from the lateral side of a long and narrow temporal fossa and from the lambdoidal crest, the superior and inferior temporal ridge. The orbital part (i.e. *pars anterior*) comes from the orbital surface of the frontal and squamosal. A posterior part is closely associated to the main one and originates from the anteroventral surface of the zygomatic process of the squamosal.

The main part inserts on the dorsal ridge of the ascending ramus of the mandible at the level of a short coronoid process and the posterior end of the third molar. The orbital part is attached on the dorsal ridge and the medial surface of the coronoid process, posteriorly to the insertion of the main part. The posterior part extends on the lateral surface of the coronoid process.

Internal pterygoid (Fig. 3). – It is divided in two parts and originates from inside and along the margin of the pterygoid fossa. The larger layer arises from the lateral pterygoid plate, the smaller along the pterygoid process.

Both parts insert on the medial fossa and the dorsal surface of the angular process. The *internal pterygoid* is visible from the lateral side of the mandible.

External pterygoid (Fig. 3). – This muscle takes its origin from the external surface of the lateral pterygoid plate but also a part of the surface of the alisphenoid and the maxillary.

The fibers passe posterodorsally to insert on the medial surface of the neck of the condyloid process.

Digastric (Fig. 4). – The posterior belly originates from the paraoccipital process. The origin of the anterior belly is continuous with the posterior digastric. The anterior belly fibers communicate with the posterior ones by a slight constriction and are not separated by a tendon. There is no pronounced attachment to the hyoid bone. The anterior bellies are not separated in the midline mesially, where they are separated which allows the exposure of the transverse mandibular.

The insertion of the posterior belly is into the fibers of the anterior belly. The anterior bellies of the two sides are not in contact with each other but are very close. The insertion is on the linguoventral ridge of the mandible, lateronuchally to the symphysis.

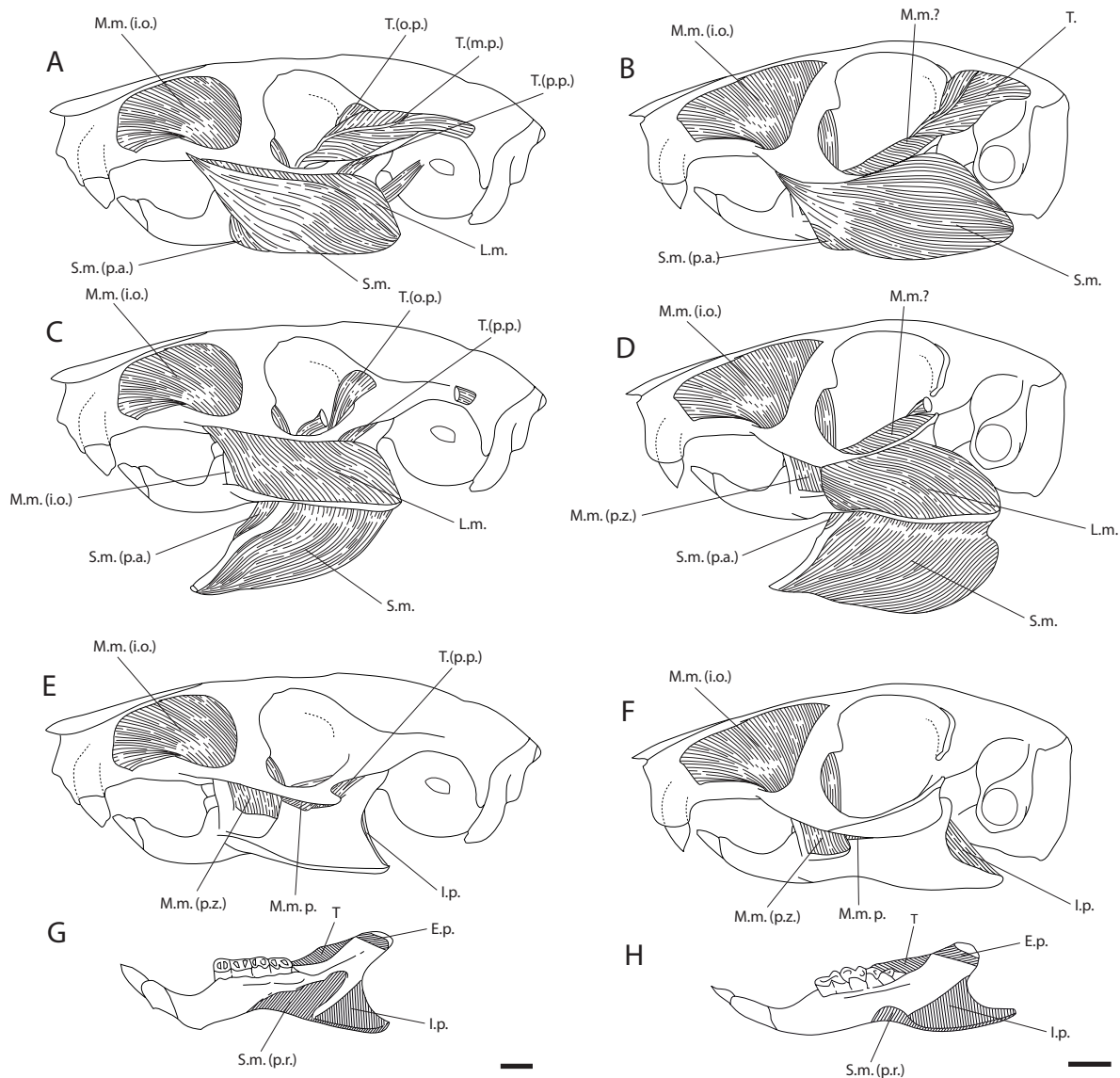


Fig. 3. Comparison of the masticatory muscles of *Laonastes aenigmamus* (A-D) with *Ctenodactylus vali* (E-H). (A) and (E), lateral aspect of the masseter and temporal muscles of *L. aenigmamus* and *Ctenodactylus vali*, respectively. (B) and (F), lateral aspect of the lateral masseter of *L. aenigmamus* and *Ctenodactylus vali* respectively; superficial masseter and main part of the temporal have been removed. (C) and (G), lateral aspect of the medial masseter; the lateral masseter and the orbital part of the temporal have been removed. (D) and (H), medial view. Explanation of abbreviations see § Material and Methods. Scale bar, 5 mm.

Transverse mandibular (Fig. 4). – It is a small triangular muscle that connects the ventral margin of the two rami of the mandible posteriorly to the mandibular symphysis. Mesially, it is slightly covered by the anterior tip of the anterior bellies of the digastric. This muscle passes ventrally and inserts on the most anterior fibers of the mylohyoid.

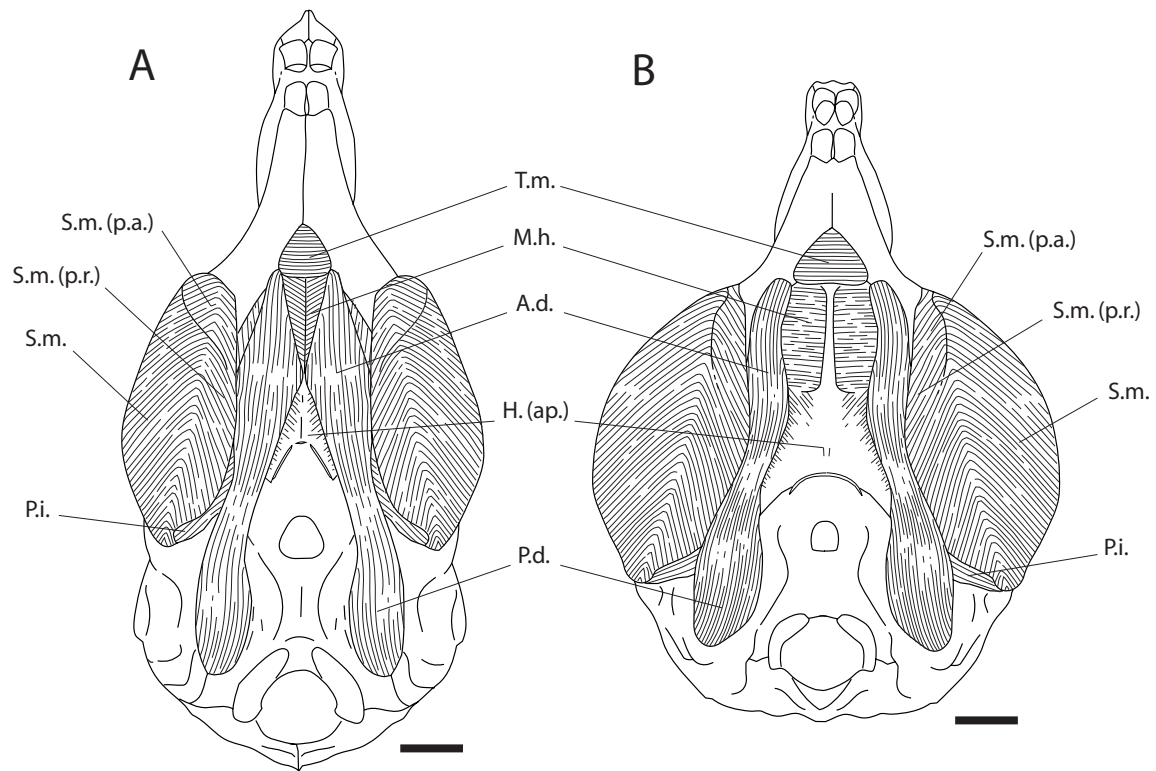


Fig. 4. (A), ventral aspect of the masseter and digastric muscles of *L. aenigmamus*. (B), ventral aspect of the masseter and digastric muscles of *Ctenodactylus vali*. Explanation of abbreviations see § Material and Methods. Scale bar, 5 mm.

Mylohyoid (Fig. 4). – The fibers originate from the lingual side of the mandible below the toothrow and are slightly covered by the insertion of the transverse mandibular near the symphysis. The muscle is completely covered by both anterior bellies of the digastric. The insertion is on the median fibrous raphe from the most posterior fibers of the transverse mandibular posteriorly to the hyoid.

Geniohyoid (Fig. 4). – The muscle takes origin from the medial surface of the mandible above the mandibular symphysis and is medial to the origin of the genioglossus. Its fibers are closely associated with the genioglossus ones and attached to the distolateral surface of the body of the hyoid.

Comparison with *Ctenodactylus vali*

Landry (1957) and Tullberg (1899) have briefly described the morphology of the masticatory muscles of *Ctenodactylus*. In *Ctenodactylus vali*, we observed that the *pars anterior* of the superficial masseter is present but less individualized than in *L. aenigmamus*

(Fig 3) and in hystricognathous rodents (Fig 3). This part was not observed by Tullberg (1899) and not mentioned by Landry (1957). A small reflected part passes onto the medial side of the mandible in the area behind and below the sheath of the incisor (Tullberg, 1899 – Fig 3). In *Ctenodactylus*, the fibers of the lateral masseter (*pars posterior*) is anchored in a jugal fossa on the ventromedial margin of the posterior end of the jugal. In *L. aenigmamus*, there is no jugal fossa. In *Ctenodactylus vali*, the two parts of the internal pterygoid are not separated, but the muscle is large. The digastric muscles are characterized by a clear separation of the two anterior bellies that allows the exposure of the mylohyoid (Fig. 4).

The most important differences are observed in the arrangement of the temporal. In *Ctenodactylus*, the temporal is greatly reduced. Tullberg (1899) did not separate parts of this muscle, which were recognized in other studies (Rinker and Hooper 1950; Rinker 1954; Hiiemae and Houston 1971; Woods 1972; Weijs 1973; Bekele 1983; Offermans and De Vree 1989; Ball and Roth 1995; Thorington and Darrow 1996). However, in his drawings, Tullberg (1899) illustrated a part of a muscle that runs from the anterodorsal surface of the zygomatic process of the squamosal, very close to the temporal. He referred this part as the most posterior fibers of the *pars anterior* of the medial masseter. In his detailed study of the comparative myology of four dipodoid rodents, Klingener (1964) reached the same conclusion for the configuration of the temporal. Woods (1972) reported that “the parts of this muscle are difficult to homologize in various of rodents”. We observed that Tullberg’s part referred as the most posterior fibers of the medial masseter, *pars anterior*, appears closely associated to the aponeuroses of the temporal (Fig 3). We consider that this muscular part certainly represents a lateral extension of the main part of the temporal. As a matter of fact, the fibers of this part insert on the dorsal edge of the mandible situated near the abbreviated coronoid process.

Discussion

Hystricognathous or sciurognathous jaw? – Laonastes aenigmamus presents a masseteric configuration very close to that found in hystricomorphs of the New and Old world (i.e. Hystricognathi [Woods 1972]). As usually, the superficial masseter takes origin from a round and flat tendon. *L. aenigmamus* presents a developed superficial masseter that covers most of the lateral masseter, and as such, it is more similar to the muscular arrangement found in most sciurognathous rodents (e.g. Hiiemae and Houston 1971; Weijs 1973). We showed that the *pars anterior* of the masseter superficial is clearly individualized in *L. aenigmamus*. This part is present in *Echimys*, *Isothrix Myocastor*, *Ctenomys*, *Octodon*, *Chinchilla* and *Petromus* and is missing in *Erethizon*, *Cavia* and *Dasyprocta*

(Woods 1972). As shown in previous works (e.g. Hiiemae and Houston 1971; Weijs 1973; Bekele 1983; Offermans and De Vree 1989; Ball and Roth 1995; Thorington and Darrow 1996), this part is missing in sciurognathous rodents too. For Woods (1972), “this part of the muscle certainly represents a specialized and relatively unusual condition [...] found in many, but not all, rodents with a hystricognath jaw”. Tullberg (1899) considered that the medial groove and the insertion of *pars reflexa* of the superficial masseter high up, close to the condyle, are the characteristics of the tribe “Hystricognathi”. If the medial groove is clearly absent on the mandible of *L. aenigmamus* (Dawson et al. 2006), a significant part of the masseter superficial passes onto the ventral side of the mandible, inserts in the area behind the alveolar sheath and high up below the condyle at the end of the condyloid ridge (Fig. 3). As in most hystricognathous rodents, the anterior fibers of the superficial masseter in *L. aenigmamus* are partially associated to the anterior part of the lateral masseter, *pars posterior*. In *Ctenomys*, *Echimys*, *Isothrix*, *Octodon*, *Petromus* and *Proechimys* the *pars anterior* of the lateral masseter arises from a deep jugal fossa (Woods 1972). The configuration in *L. aenigmamus* is more similar to that observed in *Cavia*, *Chinchilla*, *Dasyprocta*, *Erethizon*, *Thryonomys* and *Ctenodactylus* (see § *Comparison with Ctenodactylus vali*), due to the lack of jugal fossa (Woods 1972; Woods and Howland 1979).

The arrangement of the temporal muscles (Fig. 2 and 3), with a long and narrow main part (i.e. *pars posterior*) and a small orbital part (i.e. *pars anterior*), is closest morphologically to that of *Proechimys* (Woods 1972). The characteristics of the orbital part (Fig. 2 and 3) could be related to the morphology of the cheek teeth of *L. aenigmamus*. Indeed, Rinker and Hooper (1950) and Klingener (1964) considered that the *pars anterior* is involved for crushing food, while *pars posterior* is involved for grinding. As a matter of fact, they proposed that the reduction of the anterior fibers of the temporal should be associated to the transformation of the molars morphology from tuberculate to flat. The pterygoid muscle in *L. aenigmamus* is basically the same as in most hystricognathous rodents (Woods 1972). The two parts of the internal pterygoid muscle are well-separated. The mandible of *L. aenigmamus* lacks a post-condyloid process, which is associated with the development of the external pterygoid muscle. Woods (1972) hypothesized that the presence of a condyloid process is related with flat-crowned teeth and propalinal jaw movement. This hypothesis is clearly violated in the case of *L. aenigmamus*. Parsons (1894) separated sciuiromorphine and hystricomorphine types of digastric muscles. The sciuiromorphine type is characterized by the contact of the anterior bellies in the midline. The anterior belly fibers communicate with the posterior ones by a tendon with a strong attachment to the hyoid bone. In the hystricomorphine type, the anterior bellies are clearly

separated. They are separated from the posterior bellies by a small constriction without connection with the hyoid bone. *Aplodontia* (Hill 1937), *Rattus* (Weijjs 1973), *Mesocricetus* (Gorniak 1977), *Tachyoryctes* (Bekele 1983) and *Pedetes* (Offermans and De Vree 1989) present a sciuromorphic type. The hystricomorphine type occurs in all hystricognathous rodents (Schumacher 1961; Woods 1972; Woods and Howland 1979) and *Ctenodactylus* (see § *Comparison with Ctenodactylus vali* and Fig. 4). *Laonastes* combines both types, the anterior bellies of the digastric are not separated in the midline but there is no pronounced attachment to the hyoid bone (Fig. 4).

Relationships of the Diatomyidae – The myological characteristics (i.e. morphology, size, division, innervation and function) have been commonly used to establish the phylogenetic relationships of rodents (e.g. Parson 1894; Tullberg 1899; Woods and Hermanson 1985). However, the use of these characters remains controversial. Woods and Hermanson (1985) concluded that “all muscles are not equally useful in constructing rodents phylogenies” and that “the masticatory region has been the center of morphological changes in rodent evolution, and there are many examples of convergences and parallelisms in jaw musculature”. As a matter of fact, the most dynamic myological characters were associated with the temporal, the digastric and pterygoid (Woods and Howland 1979, Woods and Hermanson 1985). We decided not to use the myological characters for evaluate the phylogenetic relationships but to map them on a phylogenetic tree deriving from molecular analyses (Opazo 2005; Huchon et al. 2007 – Fig. 5). Nevertheless, our study shows that myological similarities between diatomyids and Hystricognathi can be added to the skeletal and dental characters (Fig. 5): the general organization of the masseter layers; the presence of the *pars anterior* of the superficial masseter (Character 1 - Fig 5); the *pars reflexa* of the superficial masseter strongly individualized (Character 2 - Fig 5); the superficial head of the lateral masseter, *pars posterior*, partially associated with the superficial masseter (Character 4 - Fig 5); the *pars posterior* of the medial masseter divided by masseteric nerve (Character 5 - Fig 5); the loss of the superficial fibers of the orbital part of the temporal that cover partly the main part (Character 6 - Fig 5); the relative importance of the orbital and main parts of the temporal.

However, *L. aenigmamus* retained some sciurognathous myological characters: the superficial masseter is developed covering laterally the lateral masseter; the anterior bellies of the digastric are not separated (Character 7 - Fig 5); the *pars posterior* of the anterior part of the lateral masseter is low developed.

Origin of hystricognathy - Laonastes aenigmamus presents a peculiar combination

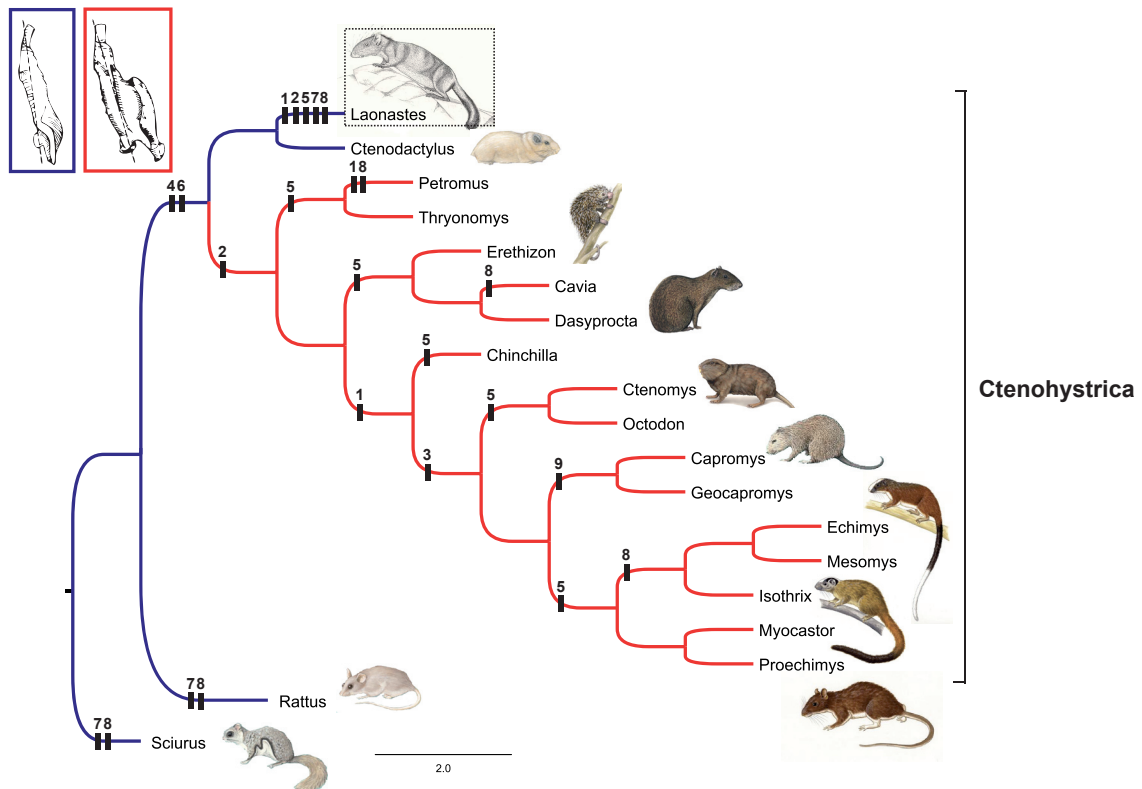


Fig. 5. Mapping of the myological characters on a phylogenetic tree deriving from molecular analyses (Opazo 2005; Huchon et al. 2007). Blue, Sciurognathous jaws; Red, hystricognathous. Numbers correspond to myological characters: Character 1: Superficial masseter muscle; presence of the pars anterior well individualized. Ch. 2: Superficial masseter muscle; presence of the pars reflexa. Ch. 3: Lateral masseter (pars posterior) muscle; origin in a jugal fossa. Ch. 4: Lateral masseter (pars posterior) muscle; fibers closely associated with the superficial masseter muscle. Ch. 5: Medial masseter muscle; pars posterior divided by masseteric nerve. Ch. 6: Temporal muscle; loss of the superficial fibers of the orbital part that cover the main muscle mass. Ch. 7: Digastric muscle; sciuromorphine type. Ch. 8: Internal pterygoid muscle; two parts separated. Ch. 9: Geniohyoid muscle; free floating.

of muscular characters that explains the debates concerning its taxonomic position (Jenkins et al. 2005; Dawson et al. 2006). It is the sole extant member of Ctenohystrica that presents a sciuromorphine type of digastric muscles. This type certainly represents the primitive condition of rodents. The mandible of *L. aenigmamus* is characterized by a weak lateral displacement of the angular process and an absence of groove. If the diatomyids are sciurognaths, we have to assume that they acquired independently a *pars reflexa* of the superficial masseter. For Woods (1972), the passage of *pars reflexa* might be at the origin of the formation of the groove and was used to define the hystricognathous condition of the jaw (Woods 1982). This hypothesis is clearly violated in considering the case of *L. aenigmamus*. If the individualization of a groove is always accompanied by a development

of the *pars reflexa* of the superficial masseter, the contrary is not true. However, by considering the example of *L. aenigmamus*, this development appears to be linked to a lateral displacement of the angular process. The *pars reflexa* might have an important role for the stabilization of the mandible during chewing. Most of the caviomorph rodents are characterized by an oblique mastication associated with flattening of the molar occlusal surface (Vassalo and Verzi 2001). Greaves (1980) have noted that a high mandibular condyle is required to the establishment of an oblique chewing movement. However, this condition of the mandibular condyle implies a decrease of the lateral component of the masseter and pterygoid muscles forces that could explain a lateral displacement of the mandible. Vassalo and Verzi (2001) suggested that such a lateral displacement of the angular process could have occurred during the evolution of hystricognathous rodents and might be at the origin of the groove and the hystricognathy. The description of the masticatory apparatus of *Laonastes aenigmamus* offers a rare opportunity to test such an hypothesis as well as to assess the order of establishment of the morphological characters of the masticatory apparatus during the evolution of Ctenohystrica. The occlusal surface of *L. aenigmamus* cheek teeth reveals that diatomyids have developed a strong tendency to propalinal mastication in association with flattening of the molar occlusal surface. We think that such a specialization might explain the lack of the groove on their mandible and its intermediate combination of morphological characters.

Conclusion

We showed that striking convergences have occurred in the evolution of Diatomyidae. Despite numerous myological similarities with hystricognathous rodents, *L. aenigmamus* is the sole member of Ctenohystrica that has retained a sciuromorphic type of digastric muscles. The developed *pars reflexa* of the superficial masseter, considered by Tullberg (1899) as the characteristics of the hystricognathous jaws, is present in *L. aenigmamus* despite its sciurognathous condition. We showed that this character could no more be considered as a synapomorphic feature of “Hystricognathi” at all. The development of the *pars reflexa* has occurred several times during the evolution of Ctenohystrica, and this feature is usually accompanied with the development of a groove and a lateralisation of the angular process. This result has profound implications for the interpretation of the early hystricognathous rodents fossil record. For instance, Marivaux et al. (2001) proposed an early dispersal of hystricognathous rodents to South America from Asia. From now, paleontological studies and paleogeographical interpretations have to take into consideration that other members of Ctenohystrica, like Diatomyids, could have developed

a *pars reflexa* of the superficial masseter convergently with hystricognathous rodents and might have achieved an apparent hystricognathous condition of the jaw. The definition of the hystricognathy is complex and implies to have access to complete material. In fact, we considered that the mandible of *L. aenigmamus* presents an original combination of morphological characters among rodents that cannot be considered as sciurognathous, no more as hystricognathous. Darwin (1859) spent two chapters of *On the origin of species* apologising for the lack of “transitional” forms, those with intermediate morphological features between two major groups of organisms. Our study shows that *L. aenigmamus* could be conceived as a “missing link” between sciurognathous and hystricognathous rodents. It becomes necessary to revisit the entire morphological diversity of the mandible of extant and extinct hystricognathous rodents and this might lead to a redefinition of the hystricognathy.

Acknowledgements

We are very grateful to villagers from Mauang Village (Thakhek district) that captured the specimens of *Laonastes aenigmamus*. We would like to thank Komsorn Lauprasert and the department of Biology of the Faculty of Science of the Mahasarakham University (Tambon Khamriang Kantarawichai district, Thailand). We are also indebted to Tida Saenyamoon, Romain Liard, Jean Leloeuff (Musée des dinosaures, Esperaza), Christel Souillat, Suravech Suteethorn (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier) and Julien Claude (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier) for their contribution or advices for the field work.

We thank Zoubir Harrat (Institut Pasteur d'Algérie, service d'Ecoépidémiologie parasitaire, annexe de Sidi Fredj Dely Ibrahim) and his collaborators for providing the specimen of *Ctenodactylus vali*.

We owe gratitude to François Catzeflis (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier) for his interesting discussions on dissections and for access to facilities. We thank Marika Tilak and the laboratory of molecular phylogeny (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier) for the molecular identification of the specimen of *Ctenodactylus vali*. We also thank Laurence Meslin (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier) for drawings.

We would like to thank all the laboratory of paleontology (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier), especially Monique Vianey-Liaud, Jacques Michaux, Fabrice Lihoreau, Laurent Marivaux, Helder Gomes Rodrigues, and Rodolphe Tabuce for their suggestions on earlier versions of the manuscript. This is a publication of the Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (Unité Mixte de Recherche 5554 du Centre

National de la Recherche Scientifique) no. 200x-0xx.

Literature cited

- Ball, S. S., and V. L. Roth. 1995. Jaw muscles of New World squirrels. *Journal of Morphology* 224: 265-291.
- Becht, G. 1953. Comparative biologic-anatomical researches on mastication in some mammals, I and II. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Academie van Wetenschappen* 56: 508-527.
- Bekele, A. 1983. The comparative functional morphology of some head muscles of the rodents *Tachyoryctes splendens* and *Rattus rattus*. I. *Mammalia* 47: 395-419.
- Brandt, J. K. 1855. Beiträge zur nahern Kenntnissder Säugethiere Russlands. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Petersburg* 69: 1-375.
- Butler, P. M. 1980. Functional aspects of the evolution of rodents molars. *Paleovertebrata, Mémoire du Jubilé R. Lavocat*, pp. 249-262.
- Carleton, M. D. 1984. Introduction to rodents. Pp 255-265 in S. Anderson and J. Knox, eds. *Orders and Families of Recent Mammals of the World*. John Wiley and Sons, New York.
- Chaline, J., and P. Mein. 1979. *Les rongeurs et l'évolution*. Doin: Paris.
- Crampton, A. W., and K. Hiiemae. 1969. Functional occlusion in tribosphenic molars. *Nature* 222: 678-679.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for life*. John Murray. London.
- Dawson, M. R., L. Marivaux, C. Li, C. Beard, and G. Métais. 2006. *Laonastes aenigmamus* and the "Lazarus effect" in Recent Mammals. *Science* 311: 1456-1458.
- Gorniak, G. C. 1977. Feeding in golden hamsters, *Mesocricetus auratus*. *Journal of Morphology* 154: 427-458.
- Greaves, W.S. 1980. The mammalian jaw mechanism - the high glenoid cavity. *American Naturalist* 116:432-440.
- Hautier, L., J. Michaux, L. Marivaux, and M. Vianey-Liaud. 2008. The evolution of the zygomatic construction in Rodentia, as revealed by a geometric morphometric analysis of the mandible of *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. In press.
- Hiiemae, K. 1967. Masticatory function in the mammals. *Journal of Dental Research* 46: 883-893.
- Hiiemae, K., and W. J. B. Houston. 1971. The structure and function of the jaw muscles

- in the rat (*Rattus norvegicus* L.) I. Their anatomy and internal architecture. *Zoological Journal of the Linnean Society* 50: 75-99.
- Hill, J. E. 1937. Morphology of the pocket gopher mammalian genus *Thomomys*. University of California Publication Zoology 42: 81-171.
- Huchon, D., P. Chevret, U. Jordan, C. W. Kilpatrick, V. Ranwez, P. D. Jenkins, J. Brosius, and J. Schmitz. 2007. Multiple molecular evidences for a living mammalian fossil. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 7495-7499.
- Jenkins, P. D., C. W. Kilpatrick, M. F. Robinson, and R. J. Timmins. 2005. Morphological and molecular investigations of a new family, genus and species of rodent (Mammalia: Rodentia: Hystricognatha) from Lao PDR. *Systematics and Biodiversity* 2: 419-454.
- Klingener, D. J. 1964. The comparative myology of four dipodoid rodents (Genus *Zapus*, *Napeozapus*, *Sicista* and *Jaculus*). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University Michigan* 124: 1-100.
- Landry, S. O. 1957. The interrelationships of the New and Old World hystricomorph rodents. *University of California Publication Zoology* 56: 1-118.
- Lazzari, V., P. Tafforeau, J-P. Aguilar, and J. Michaux. 2008. Topographic maps applied to comparative molar morphology: the case of murine and cricetine dental plans (Rodentia, Muroidea). *Paleobiology* 34: 46-64.
- Marivaux, L., M. Vianey-Liaud, J.L. Welcomme and J.J. Jaeger. 2004. The role of Asia in the origin and diversification of Hystricognathous rodents. *Zoologica Scripta* 31: 225-239.
- Offermans, M., and F. Vree de. 1989. Morphology of the masticatory apparatus in the springhare, *Pedetes capensis*. *Journal of Mammalogy* 70: 701-711.
- Opazo, J.C. 2005. A molecular timescale for caviomorph rodents (Mammalia, Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 932-937.
- Parsons, F. G. 1896. Myology of rodents. Part 2. *Proceedings of the Zoological Society of London*, pp. 159-192.
- Rinker, G. C. 1954. The comparative myology of the mammalian genera *Sigmodon*, *Oryzomys*, *Neotoma*, and *Peromyscus* (Cricetinae), with remarks on their intergeneric relationships. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University Michigan* 83: 1-124.
- Rinker, G. C., Hooper, E. T. 1950. Notes on the cranial musculature of two subgenera of *Reithrodontomys* (harvest mice). *Occasional Papers of the Miscellaneous Publications Museum of Zoology University Michigan* 528: 1-11.
- Schumacher, G. H. 1961. Funktionelle morphologie der kaumuskulatur. *Gustav fisher*

- verlag, Jena, Germany, pp. 262.
- Simpson, G. G. 1945. Principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 172-174.
- Thorington, R. W., and K. Darrow. 1996. Jaw muscles of Old World squirrels. *Journal of Morphology* 230: 145-165.
- Tullberg, T. 1899. Ueber das system der nagetiere: ein phylogenetische studie. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* 18: 1-514.
- Vassalo, A.I., and D.H. Verzi. 2001. Patrones craneanos y modalidades de masticacion en roedores caviomorfos (Rodentia, Caviomorpha). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción Chile* 72:145-151.
- Weijs, W. A. 1973. Morphology of the muscles of mastication in the albino rat, *Rattus Norvegicus* (Berkenhout, 1769). *Acta morphologica Neerlando-Scandinavica* 11: 321-340.
- Wilson, D., and D. Reeder. 2005. *Mammal species of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Wood, A. E. 1965. Grades and clades among rodents. *Evolution* 19: 115-130.
- Woods, C. A. 1972. Comparative mycology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of the New and Old world hystricomorph rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 147: 117-198.
- Woods, C.A. 1982. The history and classification of South American hystricognath rodents: reflections on the far away and long ago. Pp. 377–392 in M. A. Mares and H. H. Genoways, eds. *Mammalian biology in South America. The Pymatuning Symposia in Ecology*. University of Pittsburgh: Pittsburgh.
- Woods, C. A., and E. B. Howland. 1979. Adaptative radiation of capromyid rodents: anatomy of the masticatory apparatus. *Journal of Mammalogy* 60: 95-115.
- Woods, C.A., and J. W. Hermanson. 1985. Myology of hystricognath rodents: an analysis of form, function and phylogeny. Pp. 515-548 in W. P. Luckett and J-L. Hartenberger, eds. *Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis*. Plenum Press: New York.

Document VI

Changes in the direction of mastication during mammalian evolution, and relationships with the remodeling of the masticatory apparatus: the case of the Issiodoromyinae (Rodentia, Mammalia)

Article soumis à *Palaios* le 11/09/2008

CHANGES IN THE DIRECTION OF MASTICATION AND RELATIONSHIPS WITH THE REMODELING OF THE MASTICATORY APPARATUS DURING MAMMALIAN EVOLUTION: THE CASE OF THE ISSIODOROMYINAE (RODENTIA, MAMMALIA).

Lionel HAUTIER^{1*}

Julien CLAVEL¹

Vincent LAZZARI²

Helder GOMES RODRIGUES¹

Monique VIANEY-LIAUD¹

Institution :

¹ Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université de Montpellier 2, UMR-CNRS 5554, Cc 064 ; 2, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5, France.

²European Synchrotron Radiation Facility, 6 rue Jules Horowitz, BP220, F-38043 Grenoble Cedex, France.

Abstract

Direction of mastication revealed by dental microwear was studied in relation to changes in the structure of the masticatory apparatus during the evolution of Issiodoromyinae (Rodentia, Mammalia). This study offers a rare opportunity to assess the order of establishment of the morphological characters that are related to the acquisition of propalinal mastication. *Elfomys* and *Pseudoltinomys* show cuspidate tooth crowns, a high mandibular condyle and an important latero-medial orientation of the masticatory muscles (superficial masseter and internal pterygoid) in association with oblique chewing movements. On the contrary, *Issiodoromys* lineage is characterized by levelled molar occlusal surface, a low mandibular condyle and posterior orientation of the masseter and pterygoid associated with slightly oblique to propalinal chewing. We show that striking convergences with *Ctenohystrica* have occurred in the evolution of Issiodoromyinae.

Keywords: *Elfomys*, *Issiodoromys*, microwear, chewing

INTRODUCTION

Dental morphology in mammals has a high value for taxonomy and is one of the most important sources of information about evolutionary relationships and dietary behaviors in both living and fossil mammals. Shape, arrangement of cusps and crests, wear facets and wear striations are the witnesses of the masticatory movements and the types of food particles. Usually, modifications of masticatory directions are studied on the bases of changes in dental morphology alone (Charles et al. 2007, Lazzari et al. 2008). For the first time, we propose to follow both changes of teeth and of masticatory apparatus in a fossil lineage. The chosen example is an evolutionary lineage of theridomyid rodents, abundantly registered in the fossil record.

The Theridomyidae is an extinct family of hystricomorph and sciurognathous rodents. They appeared in late middle Eocene and their distribution was restricted to Western Europe. Their diversification increased during the late Eocene and culminated in the lower Oligocene, to decrease at the end of the period, before their extinction at late Oligocene (Vianey-Liaud, 1991). Their molars have a tetratuberculate pattern in primitive forms and pentalophodont in derived ones (Hartenberger, 1973). Several lineages have developed hypsodont cheek teeth independently (Vianey-Liaud 1976, 1991; Vianey-Liaud and Ringade, 1993). Their evolution toward hypsodonty was interpreted as related to the incorporation of abrasive food items in the diet in association with environmental change from moist forest vegetation to drier grasslands (Vianey-Liaud, 1991).

This study concentrates on the Issiodoromyinae that includes three genera: *Elfomys* and *Pseudoltinomys* from the late Eocene and *Issiodoromys* from the Oligocene french localities (Vianey-Liaud, 1976; Schmidt-Kittler, and Vianey-Liaud, 1987). These genera have developed hypsodont cheek teeth in the Oligocene. If dental microwear has been recently used to estimate rodent feeding styles (Nelson et al., 2005, Townsend and Croft, 2008), it could also be considered as a good indicator of direction of mastication by using the orientation of the striation patterns (Butler, 1980; Charles et al., 2007). For purposes of interpreting the development of hypsodont cheek teeth in connection with the diet change, it is interesting to understand whether the changes in the masticatory biomechanics affected the orientation of mastication in the Issiodoromyinae.

MATERIAL AND METHODS

The material studied comes from the collection of the *Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier* 2. 90 specimens of Issiodoromyinae belonging to three genera

were examined: 28 *Pseudoltinomys* (7 *P. mamertensis*, 7 *P. cuvieri*, 8 *P. gaillardi* and 6 *P. major*), 5 *Elfomys* (1 *E. tobieni*, 2 *E. parvulus* and 2 *Elfomys* sp.) and 57 *Issiodoromys* (16 *I. limognensis*, 11 *I. pauffiensis*, 21 *I. minor*, 1 *I. pseudaeonema* and 8 *I. medius*). We mainly measured the angle defined by the direction of scratches on complete tooth rows. If the tooth rows were broken, their antero-posterior axis was extrapolated on isolated teeth after comparison with well-preserved specimens. Many specimens were rejected from analysis because of post-mortem deterioration (King et al., 1999).

Microwear features (generally scratches and pits) rely on the attrition (tooth-on-tooth wear) coupled with the abrasion between enamel tissues and the most recent food items consumed (Greaves, 1973; Teaford and Oyen, 1989, Fortelius and Solounias, 2000). This study merely focused on the orientation of scratches which is usually considered to identify the direction of jaw movement during chewing (e.g., Butler, 1980). Angles were taken between scratch direction and the antero-posterior axis of the jugal tooth row. Scratch direction was measured on the protoconid and the hypoconid of first and second lower molars (M_1 and M_2) on the protocone and the hypocone of upper molars (M^1 and M^2).

Casts were made using transparent epoxin resin. We used the protocol developed by Merceron et al. (2004, 2005), which combines light stereomicroscopy with high-resolution digitized images. This method remains non-invasive compared to methods using a scanning electron microscope (SEM – e.g., Walker, 1978). Dental facets were digitized using a WILD® M3Z Heerbrugg Switzerland at the $\times 20$ magnification. Microwear features were quantified using Optimas® (v.6.5.2) software (Media Cybernetics®). Statistical procedures were performed with R 2.2.0.

RESULTS

39 specimens (i.e., 43%) allowed measurement of the orientation of scratches. See Table1 for a list of measured specimens. Scratches direction varies weakly among the different facets of a molar. The standard deviation (Fig. 1 and Table1) shows that intraspecific variability is lower than interspecific variation: sources of intraspecific variability are weak enough to allow further statistical analyses at the interspecific level. Considering the entire dataset, angles between scratches and the antero-posterior axis of the tooth row vary from 16° to 61° (Table1). *Pseudoltinomys* and *Elfomys* display an oblique jaw movement (Fig. 1). Such an oblique pattern is considered to be primitive for rodents (Butler 1980). The Mann Whitney tests on the orientation of scratches in *Pseudoltinomys* and *Issiodoromys* are significantly different (Skull, $U=784$, $p<0.001$; mandible, $U=1542$,

TABLE 1— Measured specimens for this study and microwear data.

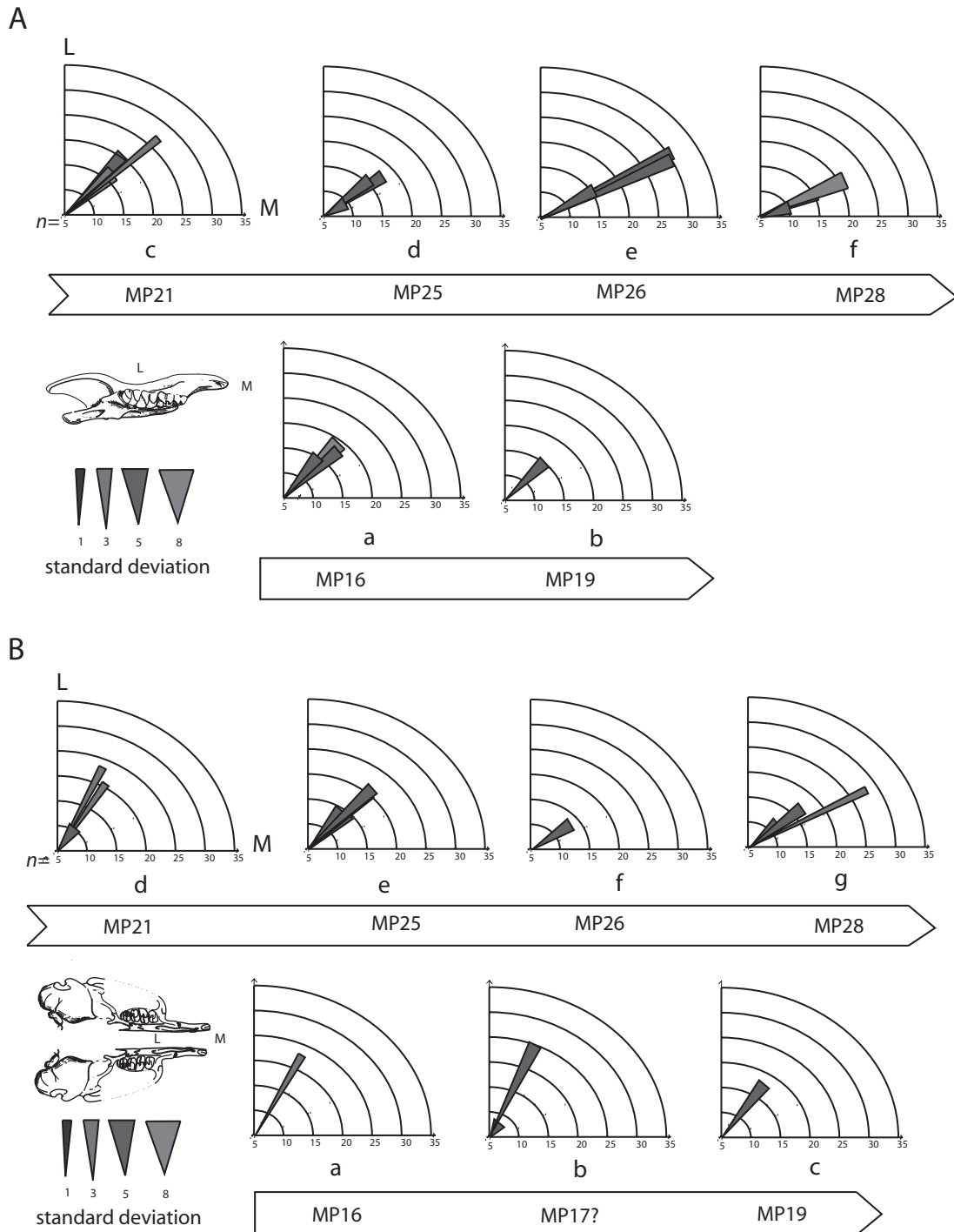
Specimen	Genus	Species	Type	MP/Locality	Mean	Sd	Nb scr.
PDE04*	Issiodoromys	Limognensis	mand. P4-M3 sen	MP28 Pech Desse	20,88	6,08	16
PDE05*	Issiodoromys	Limognensis	mand. P4-M3 sen	MP28 Pech Desse	22,55	7,17	22
PDE07*	Issiodoromys	Limognensis	mand. P4-M3 dex	MP28 Pech Desse	22,84	3,72	18
PDE08*	Issiodoromys	Limognensis	mand. P4-M2 sen	MP28 Pech Desse	16,47	4,31	8
PDE09*	Issiodoromys	Limognensis	max. P4-M3 dex	MP28 Pech Desse	37,19	5,9	12
PDE10*	Issiodoromys	Limognensis	max. P4-M3 dex	MP28 Pech Desse	28,3	3,34	25
PDE11*	Issiodoromys	Limognensis	max. P4-M3 dex	MP28 Pech Desse	35,03	5,93	17
PDE13*	Issiodoromys	Limognensis	max. P4-M3 sen	MP28 Pech Desse	37,68	5,53	17
PA01*	Issiodoromys	Pauffiensis	max. P4-M2 dex	MP26 Mas de Pauffié	30,85	4,61	13
PA04*	Issiodoromys	Pauffiensis	mand. P4-M2 dex	MP26 Mas de Pauffié	25,04	5,96	31
PA06*	Issiodoromys	Pauffiensis	mand. P4-M2 dex	MP26 Mas de Pauffié	25,12	4,49	18
PA08*	Issiodoromys	Pauffiensis	mand. M1-M3 sen	MP26 Mas de Pauffié	23,92	5,55	31
PA09*	Issiodoromys	Pauffiensis	mand. P4-M3 sen	MP26 Mas de Pauffié	26,06	5,09	15
MPF1	Issiodoromys	Pauffiensis	mand. P4-M3 sen	MP26 Mas de Pauffié	25,56	4,28	34
RIG1#1*	Issiodoromys	Minor	isolated M1-2 inf	MP25 Rigal jouet I	27,48	4,86	8
RIG1#2*	Issiodoromys	Minor	isolated M1-2 sup	MP25 Rigal jouet I	39,78	6,23	15
BEL#02*	Issiodoromys	Minor	isolated M1-2 inf	MP25 Belgarric 1	33,65	5,72	18
BEL46	Issiodoromys	Minor	isolated M1-2 inf	MP25 Belgarric 1	36,12	4,85	16
BEL28	Issiodoromys	Minor	isolated M1-2 sup	MP25 Belgarric 1	39,08	3,42	21
BEL32	Issiodoromys	Minor	isolated M1-2 sup	MP25 Belgarric 1	48,67	8,57	7
BEL39	Issiodoromys	Minor	isolated M1-2 sup	MP25 Belgarric 1	48,97	4,56	14
BEL30	Issiodoromys	Minor	isolated M1-2 sup	MP25 Belgarric 1	41,73	5,93	22
PLA25	Pseudoltinomys	Major	max. P4-M2 dex	MP22 La plante 2	45,77	4,33	19
RL#1*	Pseudoltinomys	Gaillardi	max. P4-M3 sen	MP21 Ravet Lupo	61,31	3,95	23
RL#2*	Pseudoltinomys	Gaillardi	max. P4-M3 sen	MP21 Ravet Lupo	54,29	3,83	21
RL#3*	Pseudoltinomys	Gaillardi	mand. M1-M2 sen	MP21 Ravet Lupo	43,67	3,89	17
RL#4*	Pseudoltinomys	Gaillardi	mand. P4-M3 dex	MP21 Ravet Lupo	39,45	3,94	27
RL9	Pseudoltinomys	Gaillardi	max. P4-M2 dex	MP21 Ravet Lupo	50,63	4,3	11
RL15	Pseudoltinomys	Gaillardi	mand. P4-M3 dex	MP21 Ravet Lupo	41,7	7,55	17
RL17	Pseudoltinomys	Gaillardi	mand. M1-M2 sen	MP21 Ravet Lupo	45,07	6,06	20
ECA1647	Pseudoltinomys	Cuvieri	mand. P4-M3 dex	MP19 Escamp	42,35	4,43	15
ECB595	Pseudoltinomys	Cuvieri	max. P4-M2 dex	MP19 Escamp	51,61	5,2	18
UM1828	Elfomys	sp	max.	quercy (ancienne coll.)	51,4	5,77	8
UM1(sen)*	Elfomys	sp	max.	quercy(niveau fons 4?)	62,4	4,04	25
BRT244	Pseudoltinomys	Mamertensis	mand. P4-M3 dex	MP16 Bretou 2	37,45	6,01	15
BRT242	Pseudoltinomys	Mamertensis	max. M1-M3 dex	MP16 Bretou 2	59,96	3,13	23
BRT250	Pseudoltinomys	Mamertensis	mand. P4-M3 dex	MP16 Bretou 2	48,88	4,78	16
BRT257	Pseudoltinomys	Mamertensis	mand. M1-M3 dex	MP16 Bretou 2	38,3	5,8	18
BRT258	Pseudoltinomys	Mamertensis	mand. M1-M3 dex	MP16 Bretou 2	44,41	12,13	19

$p < 0.001$). In *Issiodoromys*, the direction of mastication tends to become more antero-posterior: the orientation of scratches varies from 43° to 34° on the upper cheek teeth and from 35° to 20° on the lower cheek teeth (Fig. 1). Mann Whitney tests on the orientation of scratches show that there is significant differences between angles measured on upper and lower molars of *Pseudoltinomys* ($U=205$, $p < 0.001$). These differences appear to be also significant between the upper and lower molars of *Issiodoromys* (*I. minor*, $U=959$, $p < 0.001$; *I. limognensis*, $U=646$, $p < 0.001$).

DISCUSSION

Microwear pattern and tooth morphology

Primitive Issiorodomyinae, such as *Elfomys* and *Pseudoltinomys*, display cuspidate tooth crowns associated to oblique chewing movements. The two phases of chewing are



aligned since all cusps display parallel microwear scratches. Butler (1985) referred such a configuration to the masticatory grade B, in which each dental cusp slides in the related gutter constituted by the cusps of the opposite tooth. A levelling of tooth crown is observed during the evolution of the subfamily, explained by the incorporation of tooth cusps into crests related to the increase of the hypsodonty index (Vianey-Liaud, 1976; Vianey-Liaud and Schmidt-Kittler, 1987; Schmidt-Kittler and Vianey-Liaud, 1987). With genus *Issiodoromys*, two opposite flat surfaces slide obliquely together, a configuration that can be attributed to Butler's grade C (Butler, 1985). The removing of crown reliefs observed in this evolution allowed the acquisition of more longitudinal chewing movements in Issiodoromyinae.

The hypsodonty of theridomyids is asymmetrical, more and labio-lingually on upper teeth, or less and mesio-distally on lower teeth. For this reason, the width of wear surface in old individuals is strongly enlarged compared to young ones. During growth and wear, there is a progressive swing of the crown in the alveolus, whereas the roots become longer and thicker, and, at the end, their pulp canal is filled (Vianey-Liaud and Lévêque, 1995). The pattern of teeth eruption is DP4, then M1 and M2, then M3 and P4 (after DP4 fall). Due to this time sequence, and to the asymmetrical hypsodont upper teeth, the outline of the upper tooth row is curved (Fig. 2). Actually, P4 and M3 are less worn and the wear surface is smaller than those of M1-M2. As there is a difference of timing between P4 and M3, the tooth axis is more curved anteriorly (Fig. 2). These facts must be encountered when estimating the direction of mastication. The reference plan to measure the angle and place the antero – posterior axis would be better than the palatal suture plan. When oriented by this way, it is clear that the occlusal surface of the tooth row is oblique outward. There is not an equivalent bias, and no curve, for the lower tooth row axis, the asymmetry being mesio-distal (Fig. 2). P₄ and M₃ are lower than molars, and their respective vertical slope vary along the dental row. In most hypsodont species there is a folding of the dentary casing the alveolus, and the plane occlusal surface is oblique inward. These morphological characteristics could explain the significant differences between angles measured on upper and lower molars of Issiodoromyinae.

Microwear pattern and structure of the masticatory apparatus

The changes in the origin and insertion of the masticatory muscles, i.e., the masticatory biomechanics, might have been related with the changes observed in the orientation of mastication in the Issiodoromyinae. The most important difference concerns the position of the mandibular condyle. *Elfomys* and *Pseudoltinomys* are characterized by a high mandibular condyle contrary to *Issiodoromys* that presented a low condyle (Fig. 3).

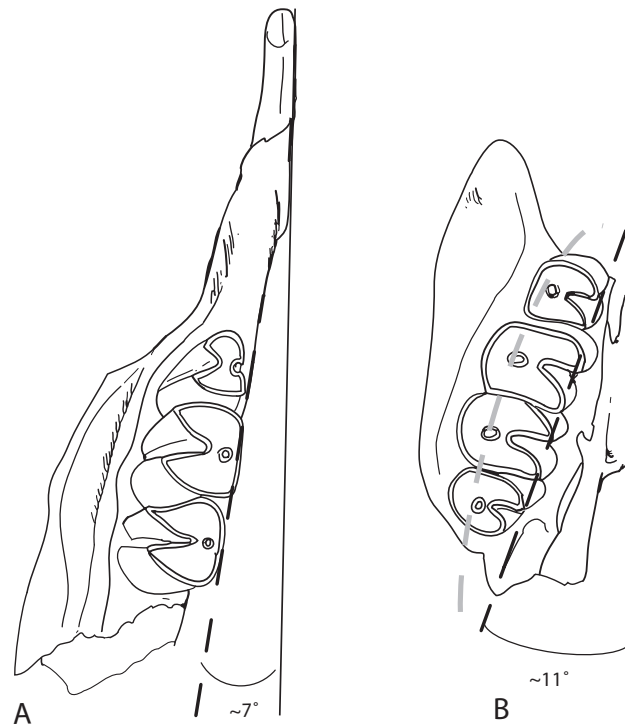


FIGURE 2— Orientation of lower (a) and upper (b) tooth rows in *Issiodoromys limognensis*. Continuous line represents the mesio-distal axis of the skull (mandibular symphysis or maxillary joint); dashed line represents the tooth row axis; grey dashed line express the curvature of the upper tooth row.

Greaves (1980) has noted that a high mandibular condyle is required to the establishment of an oblique chewing movement. However, this condition of the mandibular condyle implies a decrease of the lateral component of the masseter and pterygoid muscles forces that could explain a lateral displacement of the mandible. This suggests why most of caviomorph rodents are characterized by an oblique chewing (Vassalo and Verzi, 2001). Additionally to a low mandibular condyle, the mandible of *Issiodoromys* is characterized by an angular process distally positioned (Fig. 3). This combination of characters is associated with an increase of the antero-posterior component of the masseter (superficial and lateral) and pterygoid muscles forces correlated with the decrease of the occlusal pressure. It seems that this decrease was compensated by a strong development of the medial layer of the masseter muscle that is inserted in a deep fossa on the dorsomedial side of the enlarged lateral crest (i.e., upper masseteric crest - Fig. 3). This muscular arrangement is very close to that found in *Ctenohystrica* (i.e., *Ctenodactylidae* and *Cavioidea*).

For Offermans and De Vree (1989), propalinal and bilateral mastication could appear only in the case of isognathly, i.e., when lower and upper molars of both sides occlude simultaneously. In *Issiodoromys*, the upper and lower tooth rows form a small

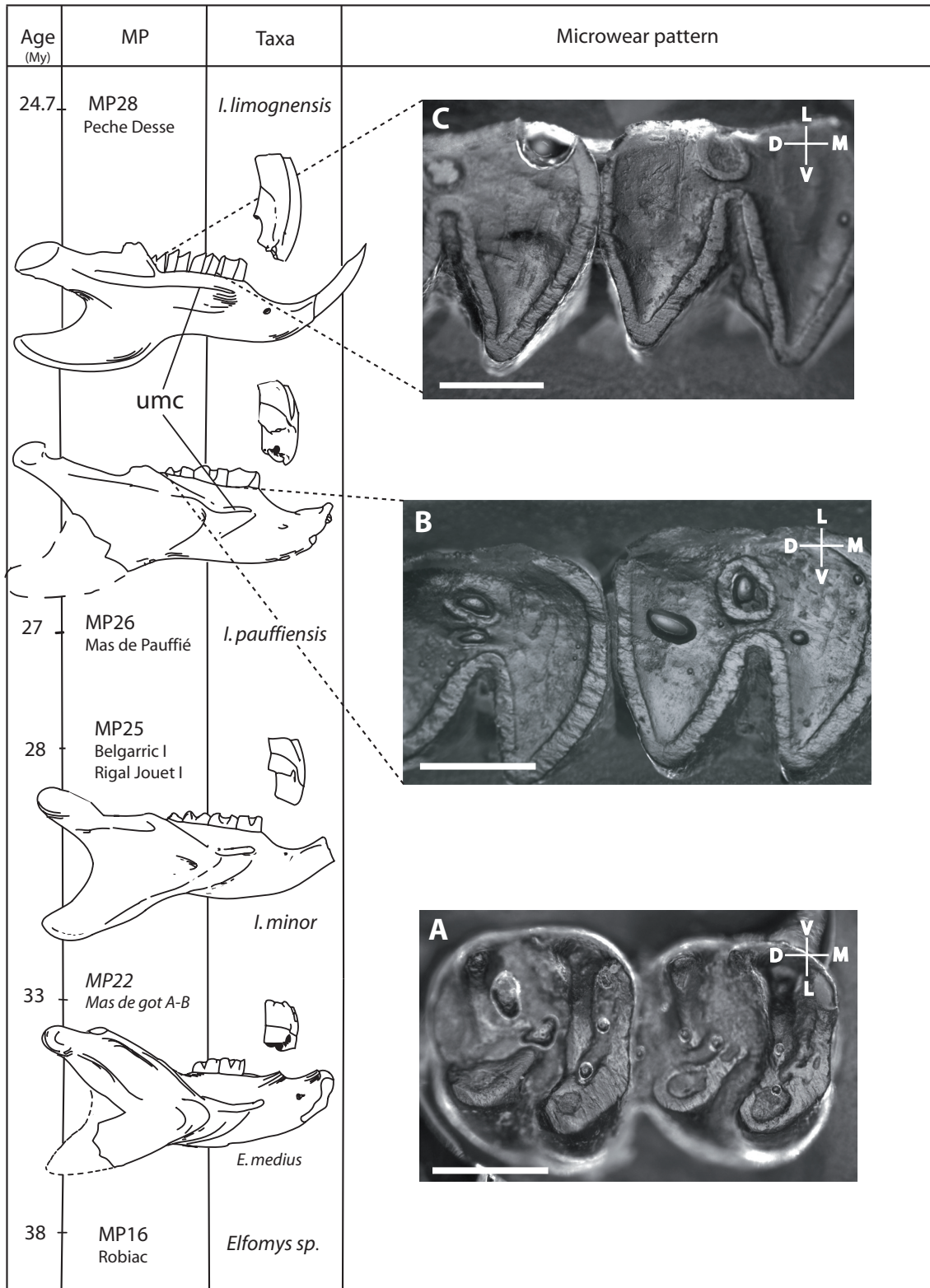


FIGURE 3— Modifications in the structure of the masticatory apparatus during the evolution of Issiodoromyinae in relation to changes in the direction of mastication. Right - dental microwear pattern: (a) *Elfomys sp.*, M1-M2 (UM1828); (b) *Issiodoromys pauffiensis*, M1-M2 (PA08); (c) *I. limognensis*, M1-M2 (PDE05).

angle with the sagittal plane (Fig. 2). Differences observed between the angle of scratches measured on upper and lower molars in this genus could be partly explained by these differences in the orientation of upper and lower tooth rows. As *Cavia*, *Issiodoromys* would show a strong medial component during the power stroke whereas the occlusal surface of cheek teeth shows a strong tendency to propalinal movements. Considering the convergence of the tooth rows (Offermans and De Vree, 1989), the mastication in Issiodoromyinae might evolve from a bilateral pattern (i.e., *Pseudoltinomys* and *Elfomys*) to an unilateral one (i.e., *Issiodoromys*). Contrary to Offermans and De Vree (1989) views, it seems that partial propalinal mastication has been achieved together with an unilateral mastication in *Issiodoromys*.

CONCLUSIONS

Issiodoromyinae display a wide range of orientation of chewing movements (Fig. 1 and 3) from oblique to nearly propalinal mastication. The acquisition of propalinal mastication during the evolution of Issiodoromyinae was associated to the transformation of the molar occlusal surface from cuspidate to flat, as it was ever observed among Myodonta (Charles et al., 2007), but also to changes of the whole masticatory apparatus. On the one hand, *Elfomys* and *Pseudoltinomys* show a high mandibular condyle and an important latero-medial orientation of the masticatory muscles (superficial masseter and internal pterygoid) in association with oblique chewing movements. On the other hand, *Issiodoromys* lineage is characterized by a low mandibular condyle and posterior orientation of the masseter and pterygoid associated with slightly oblique to propalinal chewing. Similar muscular arrangements were reached by extant group of Ctenohystrica, such as the one found in Ctenodactylidae and Cavioidea.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Jacques Michaux (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier 2) for his suggestions on earlier versions of the manuscript. This is a publication of the Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (Unité Mixte de Recherche 5554 du Centre National de la Recherche Scientifique) no. 200x-00x.

REFERENCES

- BUTLER, P., 1980, Functional aspects of the evolution of rodent molars: *Paleovertebrata*, Mémoire du Jubilé R. Lavocat, p. 249–262.
- BUTLER, P., 1985, Homologies of molar cusps and crests, and their bearing on assessments of rodent phylogeny, *in* Lockett, W.P. and Hartenberger J.-L., eds., *Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis*: Plenum, New York, p. 381–401.
- CHARLES, C., JAEGER J.-J., MICHAUX J., VIRIOT, L., 2007, Dental Microwear in relation to changes in the direction of mastication during the evolution of Myodonta (Rodentia, Mammalia): *Naturwissenschaften*, v. 94, p. 71–75.
- FORTELIUS, M., SOLOUNIAS, N., 2000, Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets: *American Museum Novitates*, v. 3301, p. 1–36.
- GREAVES, W.S., 1973, The inference of jaw motion from tooth wear facets: *Journal of Paleontology*, v. 47, p. 1000–1001.
- GREAVES, W.S., 1980, The mammalian jaw mechanism - the high glenoid cavity: *American Naturalist*, v. 116, p. 432–440.
- HARTENBERGER, J.-L., 1973, Etude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Eocène supérieur: *Mémoire de la Société Géologique de France*, v. 117, p. 1–76.
- KING, T., ANDREWS, P., BOZ, B., 1999, Effect of taphonomic processes on dental microwear: *American Journal of Physical Anthropology*, v. 108, p. 359–373.
- LAZZARI, V., TAFFOREAU, P., AGUILAR, J.-P., MICHAUX, J., 2008, Topographic maps applied to comparative molar morphology: the case of murine and cricetine dental plans (Rodentia, Muroidea): *Paleobiology*, v. 34, p. 46–64.
- MERCERON, G., BLONDEL, C., BRUNET, M., SEN, S., SOLOUNIAS, N., VIRIOT, L., HEINTZ, E., 2004, The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental Microwear in artiodactyls: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 207, p. 143–163.
- MERCERON, G., DE BONIS, L., VIRIOT, L., BLONDEL, C., 2005, Dental microwear of fossils bovid from northern Greece: paleoenvironmental conditions in eastern Mediterranean during the Messinian: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 217, p. 173–185.
- NELSON, S., BADGLEY, C., ZAKEM, E., 2005, Microwear in modern squirrels in relation to

- diet: *Paleontologia Electronica*, v. 8, 15 p.
- OFFERMANS, M., DE VREE, F., 1989, Morphology of the masticatory apparatus in the springhare, *Pedetes capensis*: *Journal of Mammalogy*, v. 70, p. 701–711.
- SCHMIDT-KITTLER, N., VIANEY-LIAUD, M., 1987, Morphometric analysis and evolution of the dental pattern of the European Oligocene as a key to its evolution: *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, v. 90, p. 281–306.
- TEAFORD, M. F., OYEN, O. J., 1989, In vivo and in vitro turnover in dental microwear: *American Journal of Physical Anthropology*, v. 80, p. 447–460.
- TOWNSEND, K. E. B., CROFT, D.A., 2008, Enamel microwear in caviomorph rodents: *Journal of Mammalogy*, v. 89, p. 730–743.
- VASSALO, A.I., VERZI D.H., 2001, Patrones craneanos y modalidades de masticación en roedores caviomorfos (Rodentia, Caviomorpha) : *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción, Chile*, v. 72, p. 145–151.
- VIANEY-LIAUD, M., 1976, Les Issidoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l’Eocène supérieur à l’Oligocène supérieur en Europe occidentale: *Palaeovertebrata*, v. 7, p. 1–115.
- VIANEY-LIAUD, M., 1991, Les rongeurs de l’Eocène terminal et de l’Oligocène d’Europe comme indicateurs de leur environnement: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 85, p. 15–28.
- VIANEY-LIAUD, M., LÉVÊQUE, F., 1995, Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés: *Palaeontographica*, v. 236, p. 257–326.
- VIANEY-LIAUD, M., RINGEADE, M., 1993, La radiation des Theridomyidae (Rod.) hypsodontes à l’Eocène supérieur: *Geobios*, v. 26, p. 455–495.
- VIANEY-LIAUD, M., SCHMIDT-KITTLER, N., 1987, Biostratigraphie de l’Oligocène d’Europe: importance des lignées-guides de rongeurs Theridomyidae, et particulièrement des Issidoromys: *Münchener Geowissenschaftliche*, v. 10, p. 211–216.
- WALKER, A., HOECK, H., PEREZ, L., 1978. Microwear of Mammalian teeth as an indicator of diet: *Science*, v. 201, p. 908–910.

Document VII

**Diversification history and world vagrancy within rodents :
understanding the biggest mammalian radiation
with a phylogenetic approach.**

Article en préparation

**DIVERSIFICATION HISTORY AND WORLD VAGRANCY WITHIN
RODENTS : UNDERSTANDING THE BIGGEST MAMMALIAN
RADIATION WITH A PHYLOGENETIC APPROACH.**

Pierre-Henri FABRE ¹

Lionel HAUTIER ²

Andrew RODRIGUEZ ¹

Emmanuel DOUZERY ¹

Institution :

¹ Laboratoire de Phylogénie Moléculaire, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Université de Montpellier 2, UMR-CNRS 5554, Cc 064 ; 2, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5, France.

² Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Université de Montpellier 2, UMR-CNRS 5554, Cc 064 ; 2, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5, France.

Abstract

A fundamental question in evolutionary biology is to understand why some lineages are highly diverse and others are not. For a long time, the study of the fossil record provided an insight into patterns of diversification and revealed major speciation and extinction trends through time (Alroy et al., 2008; Sepkoski et al., 1981). With the expansion of our knowledge about the tree of life, the development of phylogenetic methods that do not rely on fossils allowed for the studying of the evolutionary process through time. In fact, the use of a dated phylogenetic tree with exhaustive taxonomic sampling allows for the estimation of both extinction and speciation rates and to detect accelerations in diversification rates. These kind of methods have shed light on macroevolutionary patterns for many clades such as angiosperms (Davies et al., 2004) or Mammalia (Bininda-Emonds et al., 2007). Despite the increase of diversification studies, no clear phylogenetic synthesis have addressed the case of the most diversified mammalian clade : the Rodentia. Throughout the Tertiary, rodents underwent an extraordinary adaptive radiation that resulted in representing them half of mammalian diversity spread over all continents and terrestrial ecosystems (Wilson and Reeder, 2005). More precisely, they represent a suitable model to identify the factors that could have enhanced morphological diversity and speciation rate.

Here, we present a new Rodent phylogeny inferred from a molecular supermatrix analysis including 60 % of Rodent species diversity and 80 % of their generic diversity. The supermatrices of 9 clades were analysed using maximum likelihood (ML) and topological results were subsequently combined with the widely used MRP supertree method. We recovered all the clades upheld by recent molecular works and also provide increased resolution than in the rodent supertree recently published (Bininda-Emonds et al., 2007). The resulting phylogenetic trees were subsequently dated with a relaxed molecular clock approach in order to provide a time framework for speciation events. Results obtained from relaxed molecular clock analyses concurred with previous dating works using the same fossil constraints. The resulting timetree allowed us to apply macroevolutionary methods and to compare macroevolutionary processes among the rodents. We investigated diversification rate constancy hypothesis, the diversification rate heterogeneity and shifts in diversification rate. Rodents have a greater degree of variation in their among clade diversification rate as compared to previously studied mammalian clades and depart from the constant diversification hypothesis. We located shifts in diversification rate within the major clades with respectively 2 significant accelerations in Castorimorpha, 4 significant shifts in Ctenohystrica, 5 significant accelerations within the squirrel related clade and 28 significant shifts in the Myodonta + Anomaluroidae clade. We then explored whether some branches leading to clades with significant increase in diversification rate might be

associated with dispersal into geographic regions. We found nine significant accelerations co-occurrent from colonization events and we showed that colonization has a minor impact on diversification rate. Our results demonstrated that rodents underwent shifts in diversification rate regularly through the Tertiary, but at different periods for each clade. These shifts were located particularly within the most recent familial rodent radiations: the Cricetidae and Muridae clades. A comparison between the rodent fossil record and our results suggest that extinction led to the loss of diversification and colonization signals for most of the Paleogene nodes.

INTRODUCTION

Throughout the Cenozoic, rodents underwent an extraordinary adaptive radiation that led them to representing nearly half of all current mammalian diversity with more than 2,277 species organized into 29 families and 481 genera (Wilson and Reeder, 2005). New species and genera are continually being described each year, such as *Laonastes aenigmamus* (Jenkins et al., 2005) the sole extant representative of a morphologically distinct family, the Diatomyidae, considered to have gone extinct 11 Mya ago (Dawson et al., 2006). These small to medium-sized Placentalia have spread over all continents (except Antarctica) and most islands, where they occupy in large numbers virtually all terrestrial ecosystems from tropical rainforests and deserts to the arctic tundra. They also display a wide range of life histories and ecomorphological adaptations including fossorial, arboreal, subaquatic, jumping and gliding capacities. Their outstanding diversity among mammals, combined with the richness of their fossil record, make rodents a prime example taxon for the study of morphological evolution, biogeography, ecology and patterns of molecular evolution. More precisely, they represent a suitable model to identify those factors that have enhanced morphological diversity and speciation rate. However, a comprehensive and resolved phylogenetic framework is still needed for the group. A fundamental question in evolutionary biology is understanding why some clades are highly diverse and others are not. Species diversity is a result of the balance between speciation and extinction rates whereas morphological disparity is primarily a consequence of adaptation (Gould and Lewontin, 1979; Reeve and Sherman, 1993). Also, the expansion of our knowledge of the tree of life has allowed for the development of methods that do not rely on fossils for studying the evolutionary process through time (Barraclough and Nee, 2001). In fact, the use of a dated phylogenetic tree in combination with knowledge of species assemblies through time allows for the estimation of extinction and speciation rates (Nee et al., 1994),

the detection of shifts in diversification rates (Moore et al., 2004; Rabosky, 2006), tests of diversification constancy through time (Paradis, 1997; Pybus and Harvey, 2000) and the study of the link between biological traits and diversification within clades (Gittleman and Purvis, 1998; Paradis, 2005).

Repetitive bursts of speciation and a high level of homoplasy in morphological characters (Hartenberger, 1985; Hautier et al., in press; Wood, 1965) have hindered the resolution of inter- and intra-familial relationships within the rodents. However, a recent resurgence of interest in rodent phylogeny using molecular markers, most notably nuclear genes (Huchon et al., 1999, 2002; Adkins et al., 2001, 2003; DeBry, 2003), has provided a new vision of basal relationships and has rejected traditional classifications based on myological (Brandt, 1855; Tullberg, 1899) and cranio-dental characters (Luckett and Hartenberger, 1993). The combination of several independent genes into a single matrix has clearly established that rodents were divided into three groups: Hystricognath rodents and Ctenodactylidae (Ctenohystrica, (Huchon and Douzery, 2001)), a squirrel-related clade (Montgelard et al., 2001), and a mouse-related clade (Myomorpha + Anomaluroidea + Castorimorpha) (Adkins et al., 2003). Simultaneously, many molecular studies have addressed phylogenetic relationships at a lower taxonomic level, releasing a large number of sequences from a variety of loci (Mercer and Roth, 2003; Weksler, 2003; Jansa and Weksler, 2004; Stepan et al., 2004b,a, 2005; Montgelard et al., 2003; Huchon and Douzery, 2001; Galewski, 2005; Galewski et al., 2006), thus making the analysis of large datasets for this group now possible.

To date, the only large-scale and comprehensive phylogenetic tree to become available for the rodents is part of the supertree recently published by Bininda-Emonds et al. (2007) which included nearly all extant species of mammals. However, the resolution of the rodent subtree is relatively poor, even at a generic level ($r < 40\%$ of the tree), and more worryingly, a number of discrepancies with now well-accepted phylogenetic hypotheses are observed (i.e. Caviomorpha paraphyly, Muroid subfamilies and genera relationships unresolved). Moreover, the majority of divergence times for the rodents appear singularly older than those found by earlier studies, with for instance the split between *Mus* and *Rattus* dated at 32 Mya whereas the fossil record (Jacobs and Pilbeam, 1980; Jacobs and Downs, 1994) and recent molecular dating studies (Stepan et al., 2004a) generally agree upon a 12-14 Myr-old divergence date. This highlights limits of the supertree method for investigating the phylogenetic relationships and molecular dating of the Rodentia. The heterogeneous rate of molecular evolution and the high degree of morphological homoplasy have led to difficulties in resolving their phylogeny, and many authors have stressed the need for the use of multiple nuclear markers rather than single gene analyses

for the rodents (Huchon et al., 2002; Stepan et al., 2004a). Moreover, dating supertrees requires the integration of molecular dates issued from heterogeneous molecular markers, the fossil record and extrapolated dates (Vos and Mooers, 2004). These heterogeneous datasets give rise to incongruences between gene dating results due to molecular evolution heterogeneity and the use of diverse fossil constraints. A method that takes into account these biases and that allows for the employment of multiple calibrations is prerequisite for dating the phylogenetic tree of rodents.

Molecular rodent phylogeny requires a genes concatenation approach to provide a robust phylogenetic framework not permitted by single gene analyses. We thus apply a divide and conquer approach using a combination of supermatrix and supertree methodology. Consequently, we inferred for the first time a large-scale rodent phylogeny and also provided support values for all rodent clades from a combination of mitochondrial and nuclear DNA markers. Here we investigated the empirical effect that these missing data may have on the supermatrix and supertree methodologies. We proposed an exhaustive gene phylogeny for Rodentia, including almost all of its specific diversity (60 %) and almost all of its generic diversity (85 %). This topology is subsequently utilized to infer divergence date estimates with a relaxed molecular clock (Kishino et al., 2001; Thorne and Kishino, 2002). The resulting timetree is then used to identify potential shifts of diversification rates, and the results are subsequently compared with current knowledge of rodent paleontology regarding their ordinal diversification during the Tertiary. Our species level rodent phylogeny allows us to address specifically the following questions: (1) Is the rate of diversification constant over all lineages? (2) Within which lineages are there shifts in diversification rate? (3) Does colonization of new land areas lead to increases in diversification?

MATERIALS AND METHODS

Sequence data

In order to collect suitable candidate genes for a species level phylogeny, DNA rodent sequences were downloaded from GenBank / EMBL databases. Keyword frequency searches were performed to obtain genes that had been sequenced over a large taxonomic range. Results were then refined using BLAST searches and the rodent section of the NCBI taxonomic browser. This cross-search allowed for the retrieval of an exhaustive dataset for all of the rodents available on GenBank.

The taxonomic framework for all species names followed the recent Wilson and Reeder (2005) classification of mammals. Six mitochondrial and twelve nuclear preliminary genes were chosen for their taxonomic sampling, coverage across species and their abilities to resolve rodent relationships. We added the newly discovered genus *Laonastes* (Jenkins et al., 2005; Huchon et al., 2007) in our analyses which had not yet been described Wilson and Reeder (2005). Following this procedure we amassed 1,169 (1,336 species on GENBANK) species (55 % of the rodent diversity) of the 2,263 species currently estimated in the Wilson and Reeder (2005). The representation of 98 % (31 among 33 families), 77 % (368 among 476 genus), and 55 % (1,169 among 2,263 species) of rodent families, genera, and species respectively were sampled allowing us to identify major gaps in rodent gene sampling (Table 1).

A summary of rodent classification following Wilson and Reeder (2005) is available in the supplemental data. Wilson and Reeder (2005) dataset provides the most recent widely accepted species list for Rodentia that also includes species synonyms. Tracing synonyms is essential for establishing congruence among different gene datasets that have often used different names for the same taxa. Synonyms that could not be traced in GENBANK for available molecular markers were excluded from our analyses.

Matrix construction

Ideally, all the 1,169 species would be analysed simultaneously with a supermatrix or supertree approach, however current cladistic and probabilistic search algorithms become prohibitively slow for a large number of taxa and are less likely to identify an optimal topology. In an attempt to ameliorate these size problems and to reduce computational time, a compartmentalization approach (de Queiroz and Gatesy, 2007) was undertaken in that the global phylogenetic tree was constructed by combining hierarchically nested supermatrices. First, a single supermatrix of all available rodent genera was built from the gene dataset presented in Table 2. In this matrix, we focused on the 14 genes which maximise sampling of genera while minimising the amount of missing data. This data set included 58 squirrel related genera, 59 Ctenohystrica genera and 238 mouse related genera (Table 2) allowing us to sample 77 % of extant rodent generic diversity. At lower taxonomic levels (species level), 9 supermatrices were built with subsamples of genes as indicated in Table 3. In these supermatrices, we focused on those genes that maximized the species sampling while minimizing the amount of missing data. To eliminate the non-overlapping species problem (Malia et al., 2003; Springer et al., 2004), species were chimerised using the most widely sequenced representatives within the genus where the

same gene had not been sequenced for two species within the same genus.

Together with rodents, the lagomorphs, the primates, the ying lemurs, and the tree shrews form a clade called Euarchontoglires or Supraprimates (Murphy et al., 2001; Kriegs et al., 2006; Janecka et al., 2007). The rodent outgroups were chosen among the Lagomorpha and the primates where genomes were available (*Ochotona*, *Macaca*, *Homo*, *Pan*). For each species-level supermatrix, in addition to the previous outgroup, a set of rodents selected from major clades were chosen to provide for all subsets the same outgroup sampling: *Mus*, *Rattus*, Aplodontidae, Sciuridae, *Glis*, *Dryomys*, Cricetidae, Caviomorpha, Ctenodactylidae. For each supermatrix, DNA sequences were aligned with CLUSTALX (Thompson et al., 1994) and subsequently verified by eyes with the SEAVIEW software (?). All alignments were processed with GBLOCKS (Castresana, 2000) with half of gaps retained and the other parameters set at their default values to eliminate areas of uncertain homology or low phylogenetic content before concatenation (maximum number of contiguous non conserved positions :8; minimum length of a block : 10).

Phylogenetic analyses

For the building of such large trees from partially overlapping character and taxon datasets, two kinds of methods have been proposed: the supertree approach, and supermatrix inference. In the widely used supertree method, all independent data sets are analyzed separately in order to avoid the problem of handling missing data and subsequently, the topologies obtained - the source trees - are combined to produce a single phylogenetic tree (Sanderson et al., 1998; Bininda-Emonds et al., 2002; Bininda-Emonds, 2004). In contrast, supermatrix analyses use characters gathered from the widest possible range of taxa directly in a single analysis to construct a “Large Tree”. Even with the increasing number of molecular datasets, sequences are not available for the complete sampling of a taxonomic level, leaving many taxa to be coded as missing data for entire genes in multiple gene analyses (de Queiroz and Gatesy, 2007). Simulation and large scale analyses have shown that missing data may not be problematic for phylogenetic accuracy (Wiens, 2003, 2006; Philippe et al., 2004).

Phylogenetic reconstructions on each supermatrix dataset were performed using maximum likelihood (ML) with PHYML NNI version 2.4.4 (Guindon and Gascuel, 2003) and PHYML SPR. Hierarchical-likelihood ratio tests were performed with Modeltest 3.04 (Posada and Crandall, 1998). ML analyses were performed using heuristic searches with a maximum parsimony (MP) starting tree. MP starting trees were inferred with the TNT (Golobofi et al., 2000) software under the new technology search algorithm. Node stability

was estimated with 100 non-parametric bootstrap replicates (Felsenstein, 1985) using PHYML SPR. Bootstrap percentages (BP) were calculated with the following procedure: 100 pseudoreplicates were generated using SEQBOOT (Felsenstein, 1981, 2001), and trees were inferred using the ML method with PHYML under a GTR + I + Γ model with MP starting tree inferred with TNT for each replicate.

A supertree of rodent supermatrices. Even with simplification procedure, a global supermatrix analysis of the 2263 extant species of rodent remains computationally impractical at this time. We therefore employed a compartmentalized approach in which the global tree for the rodents was constructed by combining hierarchically nested supermatrix topologies. The foundation for the global tree is the genus level rodent topology obtained with the first supermatrix (Table 2). This procedure required the strong assumption that within the supermatrix subsets each of these lineages was monophyletic (suborder, families or subfamilies, Table 3). This was tested with the bootstrap values obtained in the first supermatrix and also from recent phylogenetic studies on rodents. To assemble all the topologies produced from the species level supermatrices, the topologies provided by PHYML SPR were converted into MRP additive binary coding (Ragan, 1992) using the Perl script SuperMRP.pl (Bininda-Emonds website) with node weighting using bootstrap values. Each source tree was encoded into pseudo-characters using additive binary coding, with each taxon coded as 1 if it had descended from a particular node in the source tree, 0 if it had not, and ? if it had not been present in that source tree. In all our MRP matrices, we introduced an “all 0” outgroup to root the supertree. Then, the matrix representation of source trees was submitted to parsimony analysis. The full MRP matrix was analysed without topological constraints. A parsimony ratchet was used to analyze the matrix, following the Price et al. procedure (Price et al., 2005). The form of the ratchet was 10 batches of 1,000 reweighting iterations each. The initial tree was found using a single random addition sequence followed by tree bisection reconnection (TBR) branch swapping. For each iteration, a randomly chosen 25 % of the pseudo-characters were upweighted by a factor of two; TBR branch swapping was used to return a single tree at each step. All saved trees were then taken as the starting point for a final brute-force TBR search with all pseudo-characters given equal weight. The output from the 100 batches was combined and the final brute-force search was run saving 100,000 equally most parsimonious trees. These were combined as a strict consensus tree to give the full species-level rodent supertree. The instructions for the ratchet were written using perl script perlRat.pl (Bininda-Emonds website) and implemented in PAUP*.

In order to have a complete taxonomic sampling for our rodent tree, we employed information from the Wilson and Reeder taxonomy (Wilson and Reeder, 2005). A new

taxonomic source tree was coded considering each taxonomic level as described by Wilson and Reeder (2005) as monophyletic. We supposed that polyspecific genera were monophyletic and that subfamilies or families were monophyletic, and that these taxa were added as a multifurcation to their sister clade. We added these source topologies to the previous dataset and we applied the previous supertree methodology to obtain a complete rodent supertree.

Dating method

Divergence time estimates for the nodes of the 9 rodent species level trees were required for the detection of temporal diversification patterns. The Bayesian relaxed clock method was used to estimate divergence dates while accounting for stochastic changes in evolutionary rate over time (Kishino et al., 2001; Thorne and Kishino, 2002). This method was then applied to our 9 species level supermatrix datasets in a partitioned global analysis which took into account the various underlying patterns of sequence evolution of the different genes. Program packages written by Jeff Thorne were used to perform Markov chain Monte Carlo (MCMC) calculations. Firstly, the best fitting parameters for each gene within this supermatrix were calculated via PAML (Yang, 1997), using the F84 model (because more complex models are not incorporated in the ESTBRANCHES program) and five discrete categories. These parameters were then entered in the ESTBRANCHES program to calculate the branch length of the rooted ML tree (issued from supermatrix analyses), and their variance-covariance matrix under each of the corresponding partitions. A major advantage of Bayesian dating analyses is the possibility of partitioning the data, giving to each partition its own branch length estimation and taking into account the patchy sampling of each gene. Secondly, a priori knowledge was incorporated about the gamma distribution: (1) the root age, (2) the substitution rate at the root, and (3) the substitution rate autocorrelation along the branches. These priors were specified as means and standard deviation (SD) of the three distributions according to the MULTIDIVTIME guidelines. The posterior distributions of nodes times were approximated through MCMC runs using MULTIDIVTIME program.

To calibrate these supermatrices, we selected four time constraints that have been widely used in rodent molecular dating studies (Huchon et al., 2007; Opazo, 2005; Steppan et al., 2004a). The a priori expected amount of time between tip and root was estimated to be 100 Mya with a standard deviation of 50 Myr. This prior was based on paleontological estimates (61.5 to 100.5 Mya; Benton and Donoghue (2007); Jacobs and Downs (1994)) of the divergence between Lagomorpha (e.g., the outgroup in these molecular dating

analyses) and Rodentia (e.g., all other species of our data set). Within the rodents, the fossil constraints chosen were to be those of *Mus* – *Rattus* (10 to 14 Mya ; Jacobs and Downs (1994)), the Caviomorph radiation (28.5 to 37 Mya ; Wyss et al. (1993); Walton (1997)), the Aplodontia Sciurid split divergence (37 to 50 ; Myr, McKenna and Bell (1997)) and the Glis - *Dryomys* split (28.5 to 50 Mya ; Hartenberger (1998)). We used *chronoGrapher.pl* (Bininda-Emonds website) to summarize date information for our 9 timetrees in the final rodent supertree.

Diversification rate among clades and identification of diversifying clades within our two supertrees

We used four topology-based indices of whole-tree symmetry (Shao and Sokal, 1990; Heard, 1992; Moore et al., 2004) to quantify how well the rodent topologies fitted to expectations generated under an equal-rates Markov (ERM) model of clade growth (Yule, 1924). If non-random diversification has occurred then this would be detected as a taxonomic imbalance in contemporaneous lineages across the tree. Statistical testing was performed using a Monte Carlo simulation of the null distribution of each statistic using 1,000,000 tree topologies of the same size as the rodent supertree, but generated under an ERM model. We used this approach on our bifurcated partial phylogeny (1,169 species) and our complete timetree (2,277 species). For the latter phylogeny, polytomies in the analyses may bias the analysis of SymmeTREE depending on how these relationships are resolved (Moore et al., 2004). To incorporate this source of phylogenetic uncertainty in the analyses, polytomies in the supertree were treated as soft (i.e., represent uncertainty about the true branching order at that node) and the analyses were repeated with 1,000,000 random resolutions using the taxon-size sensitive ERM algorithm (Chan and Moore, 2005).

To identify particular nodes in the Rodentia timetrees that showed significant imbalance, the $\Delta 1$ method (Moore et al., 2004) was used. This likelihood topological-based method for locating significant diversification shifts incorporates information on the distribution of taxonomic diversity over the entire tree. The delta shift-statistic assesses the probability of a diversification rate shift along the internal branch of a local three-taxon tree comprising of a local outgroup and the two basal-most ingroup clades. $\Delta 1$ is calculated as a function of two likelihood ratios comparing the likelihood of realizing an observed diversity contrast under a homogeneous model (with only one diversification rate parameter) versus a heterogeneous model (with two rate parameters) model. One likelihood ratio is computed for the root node (involving a comparison between

the outgroup and the ingroup), the other for the nested node (involving the comparison between the two ingroup clades). The probability of a diversification rate shift is then derived as a function of these two likelihood ratios, and the three-taxon evaluations are iterated over all internal branches to effectively survey the whole tree for diversification rate shifts (Moore et al., 2004). The distribution of $\Delta 1$ was achieved by means of Monte Carlo simulation of their null distributions, using 1,000,000 topologies of the same size as the rodent timetrees, but generated under an ERM model. Analyses of tree symmetry and identification of diversifying clades were implemented using SymmeTREE version 1.1 (Moore et al., 2004; Chan and Moore, 2005).

Constant diversification rate and identifying diversification times

For comparing lineage accumulation through time as inferred from our species level rodent timetrees, we first used a graphical method on the partial and complete supertrees. The number of rodent fossil genera number throughout the Tertiary were drawn as a histogram using McKenna and Bell (1997) classification.

Null models of constant diversification were tested using the two statistical tests of Goodness of fit (Paradis, 1998) which can be used to compare the observed distribution of branching times inferred from a molecular phylogeny against the one predicted from a null model of diversification. The Cramer van Mises test (W2) and the Anderson Darling test (A2) are used to test this hypothesis. A significant P-value indicates a significant departure from the constant diversification rate hypothesis.

Following the methodology of Jones et al. (2005), we used our speciation dates and we examined the mean of the absolute value of the delta shift statistic ($\Delta 1$ and $\Delta 2$) for nodes in the rodent phylogeny in each 10 million year time interval to locate when shifts in diversification rates were greater within the rodents main clade (clade = (1) Rodentia, (2) Myodonta + Anomaluroidea, (3) squirrel-related clade, (4) Ctenohystrica and (5) Castorimorpha clades).

Colonisation and diversification

We used Wilson and Reeder (2005) to categorize biogeographic zones into area characters (South East Asia, North America, South America, Central America, Africa, Palearctic, India, Wallacea island, Sunda Shelf islands, Sahul = Australia + New Guinea, Phillipine, Madagascar). To reconstruct the minimum number of dispersal events, we coded the geographic distribution of all rodent species in Mesquite (Maddison and Maddison,

2008). Biogeographic area was coded as

one of a possible 12 character states each representing a different biogeographic zone. We then mapped these characters onto the phylogeny produce from our supermatrix data. The ancestral distributions for all clades were estimated under a parsimony criterion. Dispersal events were identified along branches that indicated a switch from one geographic distribution to another. In addition, we reconstructed the number of dispersal events using the dispersal-vicariance approach

of Ronquist (1997) using DIVA software (Ronquist, 1996). It is unique among biogeographic methods in that it allows for the inclusion of vicariance, dispersal and extinction. Taxa were coded as to their presence in one or more of eleven areas. Optimisation was then run in which the ancestor was constrained to occupy no more than two, three, or four areas. Because most extant species currently occupy more than two areas (except *Mus musculus* and *Rattus norvegicus*), we report results primarily from the three-area reconstruction as a compromise between conservatism and biological realism.

The geographic opportunity hypothesis predicts that rapid radiation will follow after colonization of major new habitat. Then for each shift in diversification rate, we will control for co-occurrence of a dispersal event. We examined the mean of the absolute value of the delta shift statistic ($\Delta 1$) which display colonization events and also the delta shift statistic where there is not colonization event. Using ANOVA, we test if the delta shift statistic mean value provided by SymmeTREE is significantly greater with colonization events co-occurrences or not.

RESULTS

Phylogenetic results and systematics (Figure 1, Figure 2 and Supplemental data)

Genus level supermatrix topology. The single supermatrix ML analyses yielded the most comprehensive hypothesis for the rodents generic relationship (Table 2), with bootstrap values (BP) > 70 % for 55 % of nodes. Despite 75 % (4,373,747/5,842,672) of missing character states, our ML trees (summarized in Figure 1 and Figure 2) corroborate the findings of recent studies (Huchon and Douzery, 2001; Huchon et al., 2007; Douzery et al., 2003; Jansa and Weksler, 2004; Jansa et al., 2006; Weksler, 2003; Mercer and Roth, 2003; Steppan et al., 2004a, 2005; Rowe et al., 2008). This seems to indicate that enough sites were sampled within rodents to recover their phylogeny (see SI figures and trees are available in supplementary data).

The gene supermatrix supports the monophyly of rodents (BP = 82 %). Four

main clades (Figure 1 et 2) are retrieved: (1) the Castorimorpha (BP = 69 %) and (2) the Myodonta + Anomaluroidea clade (BP = 55 %) which are grouped in the mouse related clade (M, BP = 57 %), (3) the squirrel-related clade (S, BP = 98 %) and the (4) Ctenohystrica (C, BP = 82 %).

Within the squirrel related clade (S), we found the three monophyletic families Aplodontidae, Sciuridae and Gliridae. The respective monophyly of Sciuridae (BP=99 %) and Gliridae (BP=100 %) is supported by high bootstrap values. In agreement with most recent phylogenetic analyses of rodents, our supermatrix upholds the clade Aplodontidae + Sciuridae (BP = 100 %). Within Gliridae, we found the same clades as those inferred by Montgelard et al. (2003) and Nunome et al. (2007). For the Sciuridae, well accepted clades are also recovered: the south-east asian Callosciurinae (BP = 96 %), the Sciurinae (BP= 100 %), with Sciurini (BP = 100 %) and Pteromyini (BP = 100 %) tribes and the Xerinae (BP = 98 %) were recovered, our topology are congruent with previous results (Mercer and Roth, 2003; Stepan et al., 2004a).

Ctenohystrica (C) was split into the well-supported dichotomy: Ctenodactilydae + Diatomyidae (BP = 99 %) and Hystricognathi stricto sensu (BP = 81 %) (Huchon et al., 2007). Paraphyly of Phiomorpha (Old world Hystricognathi) is also supported (BP = 74 %) with the Bathyergidae clade (Mole Rat, BP = 98 %) being the closely related to Caviomorpha (South American Hystricognathi, BP = 100 %) and the Hystricidae (Porcupines, BP=100 %) are basal from the remaining clade. Within the Caviomorpha, we recovered the basal superfamilial divergence between Caviioidea + Erithizonthoidea (BP = 80 %) and Octodontoidea + Chinchilloidea (BP = 59 %). The monophyly of these four superfamilial clades was attested by high bootstrap values (BP > 80 %). The intergeneric relationships within Caviomorpha clade are close to recent molecular phylogenies (Huchon and Douzery, 2001; Galewski, 2005; Opazo, 2005).

The monophyly of the mouse-related clade is poorly supported with low bootstrap value (BP = 57 %) and our gene supermatrix analyses emphasizing the difficulty in resolving the phylogenetic relationship among Anomaluroidea (BP=88 %), Castorimorpha (Castoridae + Geomyoidea ; BP = 69 %) and Myodonta (BP = 87 %) (Adkins et al., 2003; Horner et al., 2007). The Myodonta clade also recovers an affiliation with Muroidea (BP = 87 %) and Dipodidae (BP = 100 %). Generic relationships and support within the Muroid are similar to those identified in the molecular phylogenies of Stepan et al. (2004a, 2005) and Rowe et al. (2008). Our phylogeny upholds the monophyly of Spalacidae (BP = 95 %), Nesomyidae (BP = 99 %), Cricetidae (BP = 90 %) and Muridae (BP = 94 %). At a subfamilial level, we also recover the monophyly of Sigmodontinae (BP=90 %), Cricetinae (BP = 100 %), Arvicolinae (BP = 85 %), Tylomyinae (BP = 98 %) and Neotomyinae

(BP = 92 %) subfamilies for the Cricetidae. Also the monophyly of Murinae (BP = 94 %), Gerbillinae (BP = 99 %) and Deomyinae (BP = 99 %) subfamilies are 18 recovered (Michaux et al., 2001; Steppan et al., 2004a). Castorimorpha (BP = 69 %) are divided into the Castoridae (BP = 100 %) and the Geomyoidea (BP = 100 %). Our results support also the paraphyly of the Geomyidae with the Heteromyidae family (DeBry, 2003).

This molecular supermatrix approach is the first work which includes all genera available from Genbank and NCBI within a phylogenetic framework. Overall, our supermatrix topology is in good agreement with the consensus view of rodent molecular systematics and provides accurate node support with the widely used bootstrap method (SI figures). The subset of 8 supermatrices of species level rodent clades have been defined from this first analyses (see material and methods). Species-level supermatrix topology There was relatively few studies addressing the phylogeny of lower level rodents systematics, except for North American and Palearctic rodents species (e.g. Castorimorpha, Marmotini, Arvicolinae, Murinae, Neotomyinae). Many groups have only a few mitochondrial genes sequenced (e.g., Sigmodontinae) and some do not have a good taxonomic coverage (e.g., african and Sahul murin species, Capromyid species). In addition to this, recent studies of the Geomyidae and Ctenomyidae have demonstrated the difficulty to establish a species or subspecies taxonomy due to the large and complex diversity of *Ctenomys* species (D'elia et al., 2003) and the presence of incomplete lineage sorting (Belfiore et al., 2008). To incorporate all this diversity and to minimize paraphyletic species problems, the choice of taxonomic sampling for this clade was made using Wilson and Reeder (2005) and discussions of recent phylogenetic works have been taken into account. Within Muroidea some genera (i.e. *Oryzomys*, *Rattus* or *Praomys*) are paraphyletic revealing biogeographic pattern of speciation (e.g. Sahul *Rattus* and SE asian *Rattus*), a result that converged with previous phylogenetic works (Jansa et al., 2006). These paraphyletic groups highlight the difficulty to establish a taxonomic framework for the rodents which is linked to their recent evolutive radiation and to recent lineages splitting.

Supertree building. The search of the final MRP supertree matrix on partial sampling (1169 species) recovered 1 most parsimonious trees of length X). The search of the final MRP supertree matrix on complet sampling (2274 species) recovered 1 most parsimonious trees of length X and with a 60 % of resolution due to the adding of missing species. The two obtain supertrees are highly congruent between each other and with the results of our independant supermatrices analyses (these two supertrees are available in supplemental data).

A comprehensive Timetree for Rodent Evolution

Calibrating phylogenetic trees is a difficult problem for data with a patchy taxonomic sampling and heterogeneous molecular markers. Likelihood ratio tests (Felsenstein, 1981) rejected the molecular clock for 11 of the 14 genes (Table 2). This result is not surprising as rate variations have been evidenced within rodent genes such as mitochondrial DNA and nuclear DNA. Therefore, MULTIDIVTIME (Kishino et al., 2001) was used, which is based on a probabilistic model of evolutionary rate autocorrelation and has already been used in many mammal groups (Springer et al., 2003; Huchon et al., 2007; Rowe et al., 2008). In this model, rates were allowed to vary over time and lineages, and along descendant branches. This method allowed for : (i) the definition of distinct models for each gene partition, (ii) the use of multiple fossil constraints to calibrate the tree, and (iii) the integration of missing taxa among genes. The different markers partitions used in this study do not provide concordant results in a single gene molecular dating approach, arguing for the use of genes combination to infer an average divergence time. Calibration of our thirteen ML trees using the partitioned Bayesian relaxed clock model of Thorne and Kishino (2002) provides the Rodent timetree (Figures 1 and 2). All analyses with different Markov generation sampling converged on the same result. This provides more dated nodes than previous dating supertree (Bininda-Emonds et al., 2007) because (i) supermatrix single analyses lead to less incongruence among dated nodes than independent source analyses, (ii) the use of simultaneous multiple fossilconstraints.

Our dated tree inferences provide results that are similar to other Bayesian dating analyses of rodents (Table 4 a-d) and they are compatible with the available fossil record (McKenna and Bell, 1997). Our timetree gains credibility from its congruence with previous relaxed-clock studies based on nuclear sequences or combined mitochondrial plus nuclear data sets for smaller taxon samples, or restricted to smaller part of the rodent tree (Huchon and Douzery, 2001; Stepan et al., 2004a; Mercer and Roth, 2003; Opazo, 2005; Huchon et al., 2007).

Here representatives of 77 % of rodent genera and 55 % of rodent species were sampled (Table 3) allowing us to estimate the ages for most of the fundamental divergence events within this order. Lineages through times plot (LTT) of the rodents species level timetree are presented in Figures 3-4-5.

Diversification rate and shifts in diversification rate within rodents

The whole-tree tests produced from partial species and complete species sampling indicate significant variation in diversification rate among lineages of the rodent timetree. All P-value within the rodent timetree were highly significant ($P < 0.001$).

The significant shifts in diversification rate (at the $P < 0.05$ level) within species level rodent supertree under the delta shift statistic 1 ($\Delta 1$) have been reported in the Table 6. The delta shift-statistic ($\Delta 1$) suggests that unequivocal shifts in diversification rate (SDR) occurred within the four major clades, with respectively 2 significant SDR ($0.01 < P < 0.05$) in Castorimorpha, 4 significant SDR in Ctenohystrica, 5 significant SDR within squirrel-related clade and 27 significant SDR in Myodonta + Anomaluroidea clade. We also detect 4 marginally significant SDR ($0.05 < P < 0.1$) in Castorimorpha, 3 marginally significant SDR in Ctenohystrica, 1 marginally significant SDR within squirrel-related clade and 14 marginally significant SDR in Myodonta + Anomaluroidea clade. Here within Table 5-6 and Figure 2, we only show the results issued from the partial species sampling supertree, these results are identical to the results issued from the complete taxon sampling supertree.

Within the squirrel-related clade, a significant SDR ($P < 0.05$) took place at the root of the Sciuridae. Within the Sciuridae, 4 significant SDR were detected: one along the branch leading to the Siuridae clade excluding the *Ratufa* and *Sciurillus* genera, then three significant SDR within the Xerinae subfamily. Four significant SDR were also detected for Caviomorpha: one within the Octodontoidea clade and three within Ctenomyidae. In the mouse-related clade, there are 2 SDR for Geomyoidea and 27 SDR are located within Muroidea. Significant SDR in Muroidea were found for the clade containing Nesomyidae + Muridae + Cricetidae and Cricetidae + Muridae. Within these 27 significant SDR, most of the shifts are located within Cricetidae and Muridae. In fact, SymmeTREE found 14 SDR significant within Cricetidae and 12 SDR significant within Muridae. For Cricetidae, accelerations of the diversification rate were found for 3 clades of the Neotomyinae (north-american Cricetidae), 7 for the Sigmodontinae (south-american Cricetidae) and 4 within the Arvicolinae (voles). Within the Muridae, accelerations in the diversification rate are found for 1 clade of Deomyinae and 11 within the Murinae (mouse and rat-related).

Timing diversification and link with the fossil record

Molecular dating of the species-level rodent timetree permitted to date nearly 60 % of rodent divergences, which were unevenly distributed among clades as suggested by

the shape of the phylogeny and the whole tree test (Table 5). The two statistical tests of Goodness of fit (Paradis, 1998) applied respectively on Rodents ($W2 = 206.078$ and $P < 0.01$, $A2 = 39.12$ and $P < 0.01$), Ctenohystrica ($W2 = 27.154$ and $P < 0.01$, $A2 = 7.561$ and $P < 0.01$), the squirrel-related clade ($W2 = 27.803$ and $P < 0.01$, $A2 = 12.242$ and $P < 0.01$), Myodonta+Anomaluroidea ($W2 = 144.97$ and $P < 0.01$, $A2 = 58.341$ and $P < 0.01$) converged to the result that there is a strong departure from the constant divergence hypothesis. However, the Anderson-Darling test did not reject a constant diversification hypothesis for the Castorimorpha ($W2 = 13.836$ and $P < 0.01$, $A2 = 0.685$ and $P > 0.1$).

The molecular dating analyses suggest that many families were established during the Paleogene. The divergence dates of rodent families indicate that they were all established before the end of Oligocene (Median family age = 29 Mya). The majority of radiations leading to extant rodents seems to have occurred during the Neogene (Median of the generic radiation age = 21.5 Mya) with some exceptions such as the old diversification of the Sciuroidea or the Phiomorpha. Analysis of diversification rate in our rodent topology using the software SymmeTREE (see previous subsection) show that statistically significant ($P < 0.05$) and substantial diversification shifts ($0.05 < P < 0.1$) were heavily concentrated in the Neogene part of the rodent timetree, and that the majority of SDR occurred around 10 Mya during the middle Miocene.

Following the methodology of Jones et al. (2005), we used our speciation dates and we examined the mean of the absolute value of the delta shift statistic for nodes of the rodent clades in 10 million year time intervals (Figure 3-4-5 Middle Part). For Rodentia (Figure 3 a Middle Part) we obtained the biggest values from 60-50 Mya intervals. Mean values in the SDR are significantly different among time intervals (one-way ANOVA, $F_{5,1465} = 16.7$, $P > 0.0001$). The mean value of the 60-50 Mya is significantly larger than in the first to fourth time intervals (0-10 Mya, 10-20 Mya, 20-30 Mya and 30-40 Mya intervals, Tuckey test $P < 0.0002$, $P < 0.0003$, $P < 0.0006$ and $P < 0.04$), and is not significantly different from the 40-50 Mya time interval (Tuckey test $P > 0.05$). We examined the distribution of species in each lineage in clades that were present 40 Mya to identify which lineages were responsible for the large diversification rate shift within these time intervals (fig 2 a right part). The lineage leading to Myodonta, Sciuridae, Geomyoidea and Ctenohystrica displays most of the extant diversity of rodents. This is during this period (60-40 Mya) that first rodents family emerged in the fossil record and that explosive radiations took place (Alroy, 2000).

For Myodonta + Anomaluroidea (Figure 3 b Middle Part) we obtained the biggest values from 20-30 Mya intervals. Mean values in the SDR are significantly different among time interval (one-way ANOVA, $F_{5,998} = 8.267$, $P < 0.001$) and the mean value

of the 20-30 Mya is not significantly higher than in the first to second and to fourth to sixth times intervals (0-20 Mya and 30-60 Mya intervals, Tuckey test, all $P > 0.2$). The lineage leading to Nesomyidae, Calomyscidae, Muridae and Cricetidae displays most of the extant diversity of Myodonta + Anomaluroidae. After Middle Miocene, most muroids arose in the fossil record, most of them are Cricetid and Murid species. Because there is not significant difference among most of single intervals comparisons, it seems that Myodonta + Anomaluroidae clades have diversify at constant rate since their emergence.

For Ctenohystrica (Figure 4 c Middle Part) we obtained the biggest values from 10-20 Mya intervals. Mean values in the SDR are significantly different among time intervals (one-way ANOVA, $F_{4,201} = 4.545$, $P < 0.001$) and the mean value of the 10-20 Mya is not significantly higher than in other times intervals (30-50 Mya, 0-10 Mya, Tuckey test, all $P < 0.1$). We examined the distribution of species in each lineage in clade that were present 20 Mya to identify which lineages were responsible for the large diversification rate shift within these time intervals (fig 2 c right part). The lineage leading to Ctenomyidae + Octodontidae and Echimyidae which pertains to Octodontoidea displays the higher number of species within Ctenohystrica. It seems that there are two periods of diversification between 30-40 Mya and 10-20 Mya.

For Sciuroidea (Figure 4 d Middle Part) we obtained the biggest values from 40-50 Mya intervals. Mean values in the SDR are significantly different among time intervals (one-way ANOVA, $F_{5,189} = 3.722$, $P < 0.004$) and the mean value of the 40-50 Mya is significantly higher than in the first to second time intervals (0-20 Mya intervals, Tuckey test $P < 0.03$ and $P < 0.02$).

The lineages leading to Sciuridae, Gliridae and Aplodontidae displays most of the extant diversity of the Sciurid-related clade. The higher mean in delta shift statistic values is relatively old and coincident with Sciuroids appearance in the fossil record.

For Castorimorpha (Figure 5 e Middle Part), we obtained the biggest values from 40-50 Mya intervals. Mean values in the SDR are significantly different among time intervals (one-way ANOVA, $F_{3,94} = 6.136$, $P < 0.001$) and the mean value of the 40-50 Mya is significantly higher than the first time interval (0-10 Mya, Tuckey test $P < 0.05$). The lineage leading to Geomyoidea displays most of the extant diversity of Castorimorpha.

Biogeography

Table 6 and Figure 2 displays the co-occurrence of colonization events and significative SDR. Nine shifts co-occurrent with significant SDR are located, with for instance colonization of South-America by Cricetidae, colonization of Sahul and

Philippine per Murinae, colonization of Nearctic by *Spermophilus*, *Cynomys*, *Sigmodon* and *Microtus*, colonization of Central America by Orthogeomys clade and colonization of South-East Asia per Rattus division.

We used our speciation dates and we examined the mean of the absolute value of the delta shift statistic for nodes in the rodent phylogeny which display an unambiguous colonization event inferred from MESQUITE or DIVA. We obtained the biggest values for node with colonization events. Mean values in the shift of diversification rate “with” colonization co-occurrence are higher (Figure 6) but not significantly different from mean in shift “without” colonization co-occurrences (one-way ANOVA $F_{1,311} = 2.357$, $P = 0.1258$).

DISCUSSION

Patterns of diversification in rodents through Cenozoic

Even at with the partial taxonomic sampling (without all species), diversification rates vary significantly in rodents, a pattern also observed in bats and Lagomorpha (Jones et al. (2005) and Table 5). Rodents have a greater degree of variation in their among clade diversification rate than other mammalian clades previously studied. This pattern is not recovered from supermatrix of primates and from supertree of carnivores (Jones et al., 2005). This variation in shape statistic is greater than results from other species mammal supertrees. The two statistical tests of Goodness of fit (Paradis, 1997) converged on the same result: diversification rate is not constant through time within major rodent clades except for the Castorimorpha clade (beavers, pocket gophers). The rodent supertree topology is poorly resolved (60 %) and have similar resolution to the bat supertree. Our results are independent from resolution as we recorded the same SDR and whole tree test results at the generic level, partial species sampling and complete species sampling. If we include missing species as polytomies with the help of the taxonomy / supertree approach, SymmeTREE allows us to take into account phylogenetic uncertainty due to unresolved nodes in the estimated probability and returns comparable results than those issued from the 60 % missing taxa timetree.

Our phylogenetic and macroevolutionary results allow us to trace the rodents radiation at the adaptive and the evolutive senses. To identify major accelerations in net diversification rate within the rodent tree we used the SymmeTREE method (Moore et al., 2004). Our results suggest that rodents have undergone a number of significant shifts in diversification rate, especially within Sciuridae, Octodontidae, Muridae and Cricetidae.

Despite the lack of previous formal statistical analyses concerning the diversification of rodents, earlier studies observed similar pattern of radiation and proposed a number of explanations that could explain radiations within at least some of the clades.

The Sciuridae are characterized by a wide geographic distribution and a high specific diversity (278 species) associated to many adaptative trends. Recently, Mercer and Roth (2003) have shown that Cenozoic global changes have mediated their diversification history. They argued that paleoclimatology and then colonization events through the Tertiary could explain the great diversity of this mainly arboreal clade.

Furthermore, Octodontoidea are the most speciose sup-order of Caviomorpha comprising the Echimyidae (South American spiny rats), the Ctenomyidae (Tucos), the Abrocomidae and the Octodontidae. They have undergone an adaptive radiation in South America through the Miocene with scansorial (Capromys), fossorial (Ctenomyidae), terrestrial (Trinomys), semi aquatic (Myocastor) and arboreal (Echimyidae) adaptations. Concerning Octodontoidea, Galewski (2005) précised that no support exists with one nuclear gene to resolve the root of this clade, a pattern that usually links to rapid diversification events. They also appealed for the role of the paleoclimatic variation concerning their radiation through Miocene. Phylogenetic relationships among the most diversified clade of Octodontoidea (e.g. the Ctenomyidae) has been largely discussed due to their complex taxonomy and the quickness of their radiation (D'Elia et al., 1999).

Most of shifts in diversification rates (Table 6) are located within the two most speciose Muroid families: the Cricetidae (730 species) and the Muridae (681 species). Muroid rodents comprise 28 % of mammal species and this superfamily (Wilson and Reeder, 2005) is bigger than any other non-rodent orders. The major centers of their diversification overlapped most continents in both hemispheres with their diversification centers located in America and in Palearctic for Cricetidae, and in the Old World and Sahul for Muridae. From the Miocene, their radiation caused a major turnover in the composition of rodent lineages (10-20 Mya fig 2a). In addition, lineages that originated during these radiations exhibit a broad array of ecological specialists within different colonized area. Our analyses converge on Steppan et al. (2004a) conclusions, who delineated four apparent bursts of speciation within their Muroidea timetree : (i) the basal radiation within Eumuroidea ; (ii) the basal radiation among cricetid subfamilies ; (iii) the basal radiation among the South-American Sigmodontinae (Oryzomyalia, see also Engel et al. (1998); Smith and Patton (1999)); and (iv) the basal radiation among the core murines (excluding *Batomys* division). To explain this speciation burst, they appealed to an increase in speciation rate due to meaningful evolutionary or biogeographic events. Two works have recently confirmed the role of biogeographic events in driving shifts in diversification with the colonization of the

Sahul by a monophyletic Sahul Murinae clade (Rowe et al., 2008) and Africa (Lecompte et al., 2005, 2008) by the *Praomys* and the *Arvicanthis* division of Murinae.

Many hypotheses have been proposed to explain these adaptive and evolutionary radiations within peculiar rodents clades. The most common interpretative explanation for radiations are: a preadaptations of some traits or key innovations (e.g. : hypsodonty or teeth patterns like the murin or cricetin plans, (Jansa and Weksler, 2004)), a colonization of new geographic areas (e.g. colonization of south America by Caviomorpha or Sigmodontinae; (Poux et al., 2006)), an extinction of competitors (e.g. Multituberculate and Plesiadapid extinction through the Paleogene; (van Valen and Sloan, 1966)), a predator absence (e.g. insular Nesomyidae), an environmental changes (e.g. Miocene climatic change). All these factors could have played a major role during the rodents radiations. Despite all these hypotheses and observations, there is a lack of statistical analyses for proposed mechanisms of a radiation as well as within most of the placental clades. Tentatives of investigation of correlates in SDR within rodents might be challenged because it seems that variation in a single trait is responsible for all SDR that we observed. It may be that different key innovations or contingency events (e.g. colonizations and environmental changes) are responsible for different diversification events. Here we purpose to test a simple association of rodent diversification and one factor: the biogeography event and especially the colonization of new area.

Colonisation as a factor of diversification

Except through the collision between two continental plates (e.g. vicariance), the colonization of continents or islands are perceived to be active processes implying oceanic crossing. This migration events might also be linked to environmental and climatic changes (e.g. sea level variations). Within Euarchontoglires, many examples of colonizations led to adaptive and evolutionary radiations. Three case studies of colonization events usually studied are (i) the colonization of Madagascar by nesomyid rodents and lemur primates (Yoder and Yang, 2004; Poux et al., 2005), (ii) the arrival in the Neotropics of cricetines, caviomorph rodents and the south american monkeys (Poux et al., 2005) and (iii) the single terrestrial placental colonization event of Sahul by murin rodents (Rowe et al., 2008). All these clades present a wide range of ecomorphological adaptation and a high species level diversity which are correlated to the colonization of a new geographic area. Our results attest for the role of colonization during recent colonization events, such as those of Sahul and Philippine rodents or Sigmodontinae (the most significant delta shifts see Results). We observed that the colonization of continents by rodents clades (Table 6 and Figure 2)

could explain some accelerations in diversification rates. In fact, the colonization of South-America by Sigmodontinae and the migration of Sahulean Old World Murinae during the upper Miocene are here correlated with significant shifts in diversification rates and higher rates of diversification. Mammalian migrations to South America occurred two times: one wave through the Paleogene with the arrival of Ctenohystrica, Primates (Poux et al., 2005), Chiroptera (Teeling et al., 2005) or Squirrels (Mercer and Roth, 2003) and a second wave during Neogene with the Sigmodontinae radiation and the great American interchange due to the Panama isthmus uplift. These events have led to important radiations attested by the fossil record (Flynn and Wyss, 1998; Vucetich et al., 1999) and extant diversity of all these clades. Importance of colonization is capital for adaptive radiations and acceleration of the speciation rate. For instance, the South American radiation of Sigmodontinae have suggested to stem from colonization of the continent (Smith and Patton, 1999). Despite their recent radiation (9-19.9 Mya), this group is characterized by a high diversity (i.e.: 377 species ; ecological diversity or heteroclitic molar pattern (Hershkovitz, 1962)) and displays many paraphyletic genera (e.g. *Oryzomys* or *Phyllotis* (Weksler, 2003; Stepan et al., 2006)) and we also found 6 significant SDR. All these features could be recovered within other murids and cricetids that also achieved recent colonization (e.g. Sahul and African Murinae). Since the Miocene, the murid and cricetid radiations caused major turnovers in rodent communities in all geographic areas. Their diversification center overlaps most of continents in both hemispheres where these two families are found. Their outstanding diversity in both tropical and boreal habitats is peculiar within the placentals evolutionary history. Our study and the adding of recent phylogenetic works on these two clades converged undoubtedly to a role of colonization for SDR. But geographic events could not only explain such an evolutionary success. More factors have to be tested to provide a better understanding of this explosive diversification through the Neogene.

Moreover many groups that have colonized new continents (e.g. *Sciurillus pusillus* in South America) have not undergone such a diversification. Because of ancient colonizations and extinctions, we have to take into account that taxa studied in the present work represent recent radiations of all groups. As a matter of fact, we did not detect in our analysis a significant shift with SymmeTREE for the root of Caviomorpha or Nesomyidae despite their high diversity. Such a result could be related to an extinction artifact of earliest Caviomorpha and Nesomyid radiations (Candela, 2003; Carvalho and Salles, 2004; Hoffstetter, 1972; Vucetich et al., 1999). We conclude that extinctions might Affect the colonization signal for ancient node without SDR or without significant SDR that display colonization events.

Diversification and the fossil record

Rodents have undergone regular Shifts in Diversification Rate (SDR) through Cenozoic (Table 6 and Figure 2). For each of the four main clades (i.e. the Castorimorpha, the squirrel related clade, the mouse related clade and the Ctenohystrica), we have shown that higher mean in delta shift statistics occurred at different periods. Among the 38 significant SDR (see section 31

Diversification rate and shifts in diversification within rodents), few of them (3) took place during the Paleogene. However, the fossil record has revealed that the Paleogene was a high period of diversification with the appearance of 9 new families (i.e. *Cylindrodontidae*, *Eutypomyidae*, *Sciuravidae*, *Gliridae*, *Zegdomyidae*, *Chapattimyidae*, *Cocomyidae*, *Ivanantomyidae*, and *Yuomyidea*) for the sole early Eocene (Hartenberger, 1998). Only a precise examination of the fossil record could bring new insights into the macroevolutionary pattern inferred from molecular studies. By considering their period of diversification (i.e. Paleogene or Neogene), two groups emerged from this analysis: one constituted by the sciurid related clade and the Castorimorpha and a second by the Myodonta + Anomaluroidea clades and the Ctenohystrica. The first group has undergone a radiation through the Paleogene. The squirrel related clade and Castorimorpha are characterized by higher delta shift statistics mean through Paleogene and this is attested by the fossil record of Gliroidea (Hartenberger, 1971, 1994; Vianey-Liaud, 1994) or Aplodontoidea (Hopkins, 2006, 2008) and Castorimorpha (Korth, 1994).

Mouse related clade and Ctenohystrica have undergone higher delta shift statistics mean through the Neogene. Within the Muroidea, even if stem Cricetidae occurred in the Eocene and Oligocene fossil records (Lindsay, 1994), it is clear now that all the extant subfamilies spread during the Neogene. As matters of fact, a lot of speciation events were identified during the Neogene among the Muroidea, especially in the Cricetidae and Muridae (Figure 3) that represent the most important recent evolutionary radiations. This result is congruent with the richness of their fossil record from the beginning to the end of Neogene (Figure 3 - Vianey-Liaud (1972); Martin (1980); Lindsay (1994); McKenna and Bell (1997)). Two time intervals of higher mean in diversification rate were detected among Ctenohystrica (Figure 4): one between 30-40 Ma and another between 10-20 Ma. The first one co-occurred with the colonization of South America by the Caviomorpha during the Oligocene (Poux et al., 2006; Wyss et al., 1993). The second interval corresponds to both the South American radiation of Octodontoidea and African diversification of Bathyergoidea during middle Miocene (Vucetich et al., 1996; Vucetich and Verzi, 1996; Kramarz, 2001; Verzi, 2002; Faulkes et al., 2004). Stem Ctenodactyloidea

(Ctenodactylidae, Chapattimyidea, Cocomyidae and Yuomyidae sensu Dawson et al. (1984) represent a major part of the Paleogene Asiatic fossil record and most of them declined through the Neogene that lead to the disappearance of all their Asiatic representatives at the exception of *Laonastes aenigmamus* (Dawson et al., 2006; Huchon et al., 2007). In our study, whether four significant SDR were detected among Ctenohystrica, all were confined to the Octodontoidea.

It results from the comparisons between our diversification data and the available fossil record that most extant lineages originated from a late Paleogene or Neogene radiation. It also appears that extinction of stem lineages could explain the low number of speciation events identified in most stem branches. These results converged with the macroevolutionary study of (Bininda-Emonds et al., 2007) who observed a delay between KT boundary and Neogene concerning the diversification of placentals. The long branches leading to Geomyoidea or extant Ctenodactyloidea (Ctenodactylidae + Diatomyidae) could be explained by both extinction of stem Castorimorpha and Ctenodactyloidea. The diversification of crown rodents from the late Eocene onwards coincides with the extinction or decline of the major Paleogene fossil groups (Figure 7 - McKenna and Bell, 1997). These extinct groups, without extant relatives (e.g. Theridomorpha, Ischyromyoidea, Ctenodactyloidea, and Sciuravida), disappeared or declined through the Oligocene and the Neogene (Figure 7). Simultaneously, most of the relatives of extant species played a major role among rodent communities, and peculiarly the Muridae and Cricetidae (Fig. 3 b). Extinction processes could have biased the interpretation of shifts in diversification rates and such an artifact could only be recovered by incorporating fossil data in future supertree researches. On the other hand, the phylogenetic tree shape method could be used for detecting these extinction processes. Potential macroevolutionary pattern of diversification can derive from molecular studies insofar as detailed evolutionary interpretation of clades history is conducted and compared with fossil evidence.

CONCLUSIONS

Hypotheses about macroevolutionary patterns are difficult to test and many potential factors could explain this “trends”. We demonstrated that all these rodent groups have undergone significant shifts in diversification rate. Our test just allowed to determine a possible correlation between diversification and colonization, and a higher but not significant SDR mean in clade with unambiguous colonization events. It appears that different key innovations are responsible for different events. This seems to be especially true in rodents and in other mammalian Euarchontan clades. Evidence so far is consistent

with this hypothesis, for instance previous works on primate have failed to find significant association between diversification and body mass (Gittleman and Purvis, 1998; Paradis, 2005). Within mammals, rodents display the highest taxonomic diversity and a small body size mean (Eisenberg, 1981), a factor that could have enhanced their diversification rate. This pattern have been linked to the smallest generation time in terrestrial mammals (Marzluff and Dial, 1991) or a better partition of ecological niches (Hutchinson and MacArthur, 1959). Key innovations like morphological features, ecological changes have been invoked to explain evolutionary radiations and diversification within mammals. Jernvall (1995) have suggested that molar diversity is a consequence of the species diversity by showing that small size mammals (under 1000 g) have a higher absolute molar crown types diversity than large size ones (over 1000 g). Employing dietary data, he demonstrated that most of the molar teeth diversity in large mammals is located in specialist taxa whereas high molar diversity is retrieved in generalist taxa. As smaller mammals have smaller home ranges (Peters and Raelson, 1984), then the ecosystems provides more niches. Rodents are relatively small and display the highest molar diversity among mammals as well as a great number of dental vicariants due to convergent evolution (Jernvall, 1995). These features (small size and teeth morphology) could have driven the major diversification of rodents and the major rodent families radiation (e.g. Cricetidae and Muridae). Hunter and Jernvall (1995) showed the link between a dental innovation with the example of hypocone acquisition and the radiation within mammals. After middle Eocene, they showed that high diversification follows the hypocone innovation within herbivoran specialist mammals and both generalist and specialist rodents. In contrast other mammals characterised by the lack of hypocone did not display this diversification pattern. One avenue for further investigations might be to explore the morphological diversity within rodents, to see if there is correlation between phenotypic innovations and diversification. More powerful tests of the divergence times might require a larger taxonomic coverage of molecular sequence data to infer the missing divergence dates and resolve polytomies in the phylogeny. The exploration of macroevolutionary patterns and their link with morphological key innovations, biogeography or climatic events are an indispensable way to understand the mammalian radiation through the Cenozoic.

REFERENCES

- Adkins, R., E. Gelke, D. Rowe, and R. Honeycutt. 2001. Molecular phylogeny and divergence time estimates for major rodent groups: evidence from multiple genes. *Mol. Biol. Evol.* 18:777-791.
- Adkins, R., A. Walton, and R. Honeycutt. 2003. Higher-level systematics of rodents and divergence time

- estimates based on two congruent nuclear genes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 26:409-420.
- Alroy, J. 2000. New methods for quantifying macroevolutionary patterns and processes. *Paleobiology* 26:707-733 392AA Times Cited:67 Cited References Count:81.
- Alroy, J., M. Aberhan, D. J. Bottjer, M. Foote, F. T. Fursich, P. J. Harries, A. J. W. Hendy, S. M. Holland, L. C. Ivany, W. Kiessling, M. A. Kosnik, C. R. Marshall, A. J. McGowan, A. I. Miller, T. D. Olszewski, M. E. Patzkowsky, S. E. Peters, L. Villier, P. J. Wagner, N. Bonuso, P. S. Borkow, B. Brenneis, M. E. Clapham, L. M. Fall, C. A. Ferguson, V. L. Hanson, A. Z. Krug, K. M. Layou, E. H. Leckey, S. Nurnberg, C. M. Powers, J. A. Sessa, C. Simpson, A. Tomasovych, and C. C. Visaggi. 2008. Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates. *Science* 321:97-100 321QE Times Cited:0 Cited References Count:35.
- Barracough, T. and S. Nee. 2001. Phylogenetics and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 16:391-399.
- Belfiore, N. M., L. Liu, and C. Moritz. 2008. Multilocus phylogenetics of a rapid radiation in the genus *thomomys* (rodentia : Geomyidae). *Systematic Biology* 57:294-310 298LW Times Cited: 0 Cited References Count: 88.
- Benton, M. and P. Donoghue. 2007. Paleontological evidence to date the tree of life. *Mol. Biol. Evol.* 24:26-53.
- Bininda-Emonds, O. 2004. The evolution of supertrees. *Trends Ecol. Evol.* 19:315-322.
- Bininda-Emonds, O. R. P., M. Cardillo, K. E. Jones, R. D. E. MacPhee, R. M. D. Beck, R. Grenyer, S. A. Price, R. A. Vos, J. L. Gittleman, and A. Purvis. 2007. The delayed rise of present-day mammals. *Nature* 446:507-512.
- Bininda-Emonds, O. R. P., J. L. Gittleman, and M. A. Steel. 2002. The (super)tree of life: Procedures, problems, and prospects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33:265-289.
- Brandt, J. 1855. Beitrage zur nahern kenntniss der saugethiere russlands. *Mem. Acad. Imp. St. Petersburg Ser.* 69:1-375.
- Candela, A. M. 2003. A new porcupine (rodentia, hystricognathi, erethizontidae) from the early and middle Miocene of Patagonia. *Ameghiniana* 40:483-494 746MN Times Cited:3 Cited References Count:31.
- Carvalho, G. and L. Salles. 2004. Relationships among extant and fossil echimyids (rodentia: Hystricognathi). *Zool. J. Linnean Soc.* Pages 445-477.
- Castresana, J. 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Mol. Biol. Evol.* 17:540-552.
- Chan, K. and B. Moore. 2005. Symmetree: Whole-tree analysis of differential diversification rates. *Bioinformatics* Pages 1709-1710.
- Davies, T., T. Barracough, M. Chase, P. Soltis, D. Soltis, and V. Savolainen. 2004. Darwin's abominable mystery: Insights from a supertree of the angiosperms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101:1904-1909.

-
- Dawson, M., C. Li, and T. Qi. 1984. Eocene Ctenodactyloid Rodents (Mammalia) of Eastern and Central Asia. No. 138-150 in *Papers in Vertebrate Paleontology Honoring Robert Warren Wilson* Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh.
- Dawson, M., L. Marivaux, C.-k. Li, K. Beard, and G. Métais. 2006. Laonastes and the «Lazarus effect» in recent mammals. *Science* 311:1456-1458.
- De Queiroz, A. and J. Gatesy. 2007. The supermatrix approach to systematics. *Trends Ecol Evol* 22:34-41 0169-5347 (Print) Journal Article Research Support, U.S. Gov't, Non-P.H.S. Review.
- DeBry, R. 2003. Identifying conflicting signal in a multigene analysis reveals a highly resolved tree: the phylogeny of rodentia (mammalia). *Syst. Biol.* 52:604-617.
- D'elia, G., E. M. Gonzalez, and U. F. J. Pardinás. 2003. Phylogenetic analysis of sigmodontine rodents (muroidea), with special reference to the akodont genus *deltamys*. *Mammalian Biology* 68:351-364 755KG Times Cited:9 Cited References Count:46.
- D'Elia, G., E. Lessa, and J. Cook. 1999. Molecular phylogeny of tuco-tucos, genus *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae): evaluation of the *mendocinus* species group and the evolution of asymmetric sperm. *Journal of Mammalian Evolution* Pages 19-38.
- Delsuc, F., H. Brinkmann, and H. Philippe. 2005. Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life. *Nature Rev. Genet.* 6:361-375.
- Douzery, E. J., F. Delsuc, M. J. Stanhope, and D. Huchon. 2003. Local molecular clocks in three nuclear genes: divergence times for rodents and other mammals and incompatibility among fossil calibrations. *J Mol Evol* 57 Suppl 1:S201-13 0022-2844 (Print) Journal Article Research Support, Non-U.S. Gov't.
- Eisenberg, J. F. 1981. *The mammalian radiations : analysis of trends in evolution, adaptation, and behaviour.* The Edentata The University of Chicago Press, Chicago.
- Engel, S. R., K. M. Hogan, J. F. Taylor, and S. K. Davis. 1998. Molecular systematics and paleobiogeography of the south american sigmodontine rodents. *Molecular Biology and Evolution* 15:35-49 za142 Times Cited:74 Cited References Count:100.
- Faulkes, C., E. Verheyen, W. Verheyen, U. Jarviss, and C. Bennett. 2004. Phylogeographical patterns of genetic divergence and speciation in african mole-rats (family: Bathyergidae). *Molecular Ecology* 13:613-629.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from dna sequences: a maximum likelihood approach. *J. Mol. Evol.* 17:368-376.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783-791.
- Felsenstein, J. 2001. Taking variation of evolutionary rates between sites into account in inferring phylogenies. *J. Mol. Evol.* 53:447-455.
- Flynn, J. and A. Wyss. 1998. Recent advances in South American mammalian paleontology. *Trends Ecol.*

- Evol. 13:449-454.
- Galewski, T. 2005. Radiations évolutives de Rongeurs : phylogénie moléculaire, évolution et biogéographie des Echimyidae (rats-épineux sud-américains) et des Arvicolinae (campagnols et lemmings). Thèse de Doctorat. Université Montpellier II, Montpellier, France.
- Galewski, T., M. K. Tilak, S. Sanchez, P. Chevret, E. Paradis, and E. J. Douzery. 2006. The evolutionary radiation of Arvicolinae rodents (voles and lemmings): relative contribution of nuclear and mitochondrial dna phylogenies. BMC Evol Biol 6:80 1471-2148 (Electronic) Comparative Study Journal Article Research Support, N.I.H., Extramural Research Support, Non-U.S. Gov't.
- Gittleman, J. and A. Purvis. 1998. Body size and species-richness in carnivores and primates. Proc. Roy. Soc. London B 265:113-119.
- Goloboff, P., S. Farris, and K. Nixon. 2000. Tnt (tree analysis using new technology) (beta) ver. xxx published by the authors, tucuman, argentina. .
- Gould, S. and R. Lewontin. 1979. The spandrels of san Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences Pages 281-288.
- Guindon, S. and O. Gascuel. 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. Syst. Biol. 52:696-704.
- Hartenberger, J.-L. 1971. Contribution à l'étude des genres *Gliravus* and *Microparamys* (Rodentia) de l'Eocene d'Europe. Palaeovertebrata 4:97-135.
- Hartenberger, J.-L. 1985. The order Rodentia: Major questions on their evolutionary origin, relationships and suprafamilial systematics. Pages 1-33 in Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis (W. Luckett and J.-L. Hartenberger, eds.). Plenum Press, New York and London.
- Hartenberger, J.-L. 1994. The evolution of the Gliroidea. Pages 19-33 in Rodent and lagomorph families of Asian origins and diversification (Y. Tomida, C.-K. Li, and T. Setoguchi, eds.) vol. 8 of Natl. Science Mus. Monogr. national science museum monographs ed. National Science Museum Monographs, Tokyo.
- Hartenberger, J.-L. 1998. Description de la radiation des Rodentia (Mammalia) du paléocène supérieur au miocène ; incidences phylogénétiques. C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la terre et des planètes 326:439-444.
- Hasegawa, M., H. Kishino, and T. Yano. 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial dna. J. Mol. Evol. 22:160-174.
- Hautier, L., J. Michaux, L. Marivaux, and M. Vianey-Liaud. in press. The evolution of the zygomaseteric construction in rodentia, as revealed by a geometric morphometric analysis of the mandible of *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae). Zool. J. Linnean Soc.
- Heard, S. 1992. Patterns in tree balance among cladistic, phenetic, and randomly generated phylogenetic

- trees. *Evolution* Pages 1818-1826.
- Herskovitz, P. 1962. Evolution of neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. vol. 46. Fieldiana: Zool.
- Hoffstetter, R. 1972. Relationships, origins, and history of the ceboid monkeys and caviomorph rodents: a modern reinterpretation. *Evol. Biol.* 6:322-347
- dobzhansky, T., M.K. Hecht, W.C. Sterne Appletan-Century-Croft, New York.
- Hopkins, S. S. B. 2006. Causes of lineage decline in the apodontae: testing for the influence of physical and biological change. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 246:331-353.
- Hopkins, S. S. B. 2008. Phylogeny and evolutionary history of the apodontae (mammalia :Rodentia). *Zool. J. Linnean Soc.* 153:769-838.
- Horner, D. S., K. Lefkimiatis, A. Reyes, C. Gissi, C. Saccone, and G. Pesole. 2007. Phylogenetic analyses of complete mitochondrial genome sequences suggest a basal divergence of the enigmatic rodent *anomalous*. *Bmc Evolutionary Biology* 7:- 140GS Times Cited:0 Cited References Count:54.
- Huchon, D., F. M. Catzeflis, and E. J. P. Douzery. 1999. Molecular evolution of the nuclear von willebrand factor gene in mammals and the phylogeny of rodents. *Mol. Biol. Evol.* 16:577-589.
- Huchon, D., P. Chevret, U. Jordan, and C. Kilpatrick. 2007. Multiple molecular evidences for a living mammalian fossil. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104:7495-7499.
- Huchon, D. and E. Douzery. 2001. From the old world to the new world: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. *Mol. Phylogenet. Evol.* 20:239-251.
- Huchon, D., O. Madsen, M. Sibbald, K. Ament, M. Stanhope, F. Catzeflis, W. de Jong, and E. Douzery. 2002. Rodent phylogeny and a timescale for the evolution of glires: evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes. *Mol. Biol. Evol.* 19:1053-1065.
- Hunter, J. P. and J. Jernvall. 1995. The hypocone as a key innovation in mammalian evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 92:10718- 10722 td890 Times Cited:56 Cited References Count:29.
- Hutchinson, G. and R. MacArthur. 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *Am. Nat.* 93:117-125.
- Jacobs, L. and W. Downs. 1994. The evolution of murine rodents in asia. Pages 149-156 in *Rodent and lagomorph families of Asian origins and diversification* (Y. Tomida, C.-K. Li, and T. Setoguchi, eds.) vol. 8 natl. science mus. monogr. ed. National Science Museum Monographs, Tokyo.
- Jacobs, L. and D. Pilbeam. 1980. Of mice and men : fossil-based divergence dates molecular 'clocks'. *Journal of Human Evolution* Pages 551-555.
- Janecka, J. E., W. Miller, T. H. Pringle, F. Wiens, A. Zitzmann, K. M. Helgen, M. S. Springer, and W. J. Murphy. 2007. Molecular and genomic data identify the closest living relative of primates. *Science* 318:792-794.
- Jansa, S. and M. Weksler. 2004. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages

- as determined by irbp gene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 31:256-276.
- Jansa, S. A., F. K. Barker, and L. R. Heaney. 2006. The pattern and timing of diversification of philippine endemic rodents: Evidence from mitochondrial and nuclear gene sequences. *Systematic Biology* 55:73-88 016LW Times Cited:18 Cited References Count:89.
- Jenkins, P., C. Kilpatrick, M. Robinson, and R. Timmins. 2005. Morphological and molecular investigations of a new family, genus and species of rodent (mammalia: Rodentia: Hystricognatha) from lao pdr. *Syst. Biodiv.* 2:419-454.
- Jernvall, J. 1995. Mammalian molar cusp patterns: Developmental mechanisms of diversity. *Acta Zoologica Fennica* Pages 1-61.
- Jones, K. E., O. R. P. Bininda-Emonds, and J. L. Gittleman. 2005. Bats, clocks, and rocks: diversification patterns in chiroptera. *Evolution Int. J. Org. Evolution* Pages 2243-2255.
- Kimura, M. 1980. A simple model for estimating evolutionary rates of base substitution through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* 16:111-120. Kishino, H., J. Thorne, and W. Bruno. 2001. Performance of a divergence time estimation method under a probabilistic model of rate evolution. *Mol. Biol. Evol.* 18:352-361.
- Korth, W. 1994. The tertiary record of rodents in North America vol. 12 of Topics in paleobiology. Plenum Publishing Corporation.
- Kramarz, A. 2001. Un nuevo roedor adelphomyinae (hystricognathi, echimyidae) del mioceno medio inferior de patagonia, argentina. *Ameghiniana* 38:163-168.
- Kriegs, J., G. Churakov, M. Kiefmann, U. Jordan, J. Brosius, and J. Schmitz. 2006. Retroposed elements as archives for the evolutionary history of placental mammals. *PLoS Biol.* 4:91. Lecompte, E., K. Aplin, C. Denys, F. Catzeflis, M. Chades, and P. Chevret. 2008. Phylogeny and biogeography of african murinae based on mitochondrial and nuclear gene sequences, with a new tribal classification of the subfamily. *Bmc Evolutionary Biology* 8:- 332SH Times Cited:0 Cited References Count:138.
- Lecompte, E., C. Denys, and L. Granjon. 2005. Confrontation of morphological and molecular data: the *praomys* group (rodentia, murinae) as a case of adaptive convergences and morphological stasis. *Mol Phylogenet Evol* 37:899-919 1055-7903 (Print) Comparative Study Journal Article.
- Lindsay, E. 1994. The fossil record of Asian Cricetidae with emphasis on Siwalik cricetids. No. 131-147 in *Monographs National Science Museum, Kyoto*.
- Luckett, W. and J.-L. Hartenberger. 1993. Monophyly or polyphyly of the order rodentia: possible conict between morphological and molecular interpretations. *J. Mammal. Evol.* 1:127-147.
- Maddison, W. P. and D. Maddison. 2008. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. version 2.5 <http://mesquiteproject.org>.
- Malia, M. J., D. L. Lipscomb, and M. W. Allard. 2003. The misleading effects of composite taxa in supermatrices. *Mol. Phylogenet. Evol.* 27:522-527 jUN.
- Martin, L. 1980. The early evolution of the cricetidae in north america. University of Kansas Paleontological

- Contributions 102:1-42.
- Marzluff, J. and K. Dial. 1991. Life history correlates of taxonomic diversity. *Ecology* 72:428-39.
- McKenna, M. and S. Bell. 1997. Classification of mammals above the species level. Columbia University Press, New York.
- Mercer, J. and V. Roth. 2003. The effects of cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science* 299:1568-1572.
- Michaux, J., A. Reyes, and F. Catzeflis. 2001. Evolutionary history of the most speciose mammals: molecular phylogeny of muroid rodents. *Mol. Biol. Evol.* 18:2017-2031.
- Montgelard, C., S. Bentz, C. Douady, J. Lauquin, and F. Catzeflis. 2001. Molecular phylogeny of the sciurognath rodent families Gliridae, Anomaluridae and Pedetidae: morphological and paleontological implications. Pages 293-307 in Proceedings of the 8th African Small Mammals (Collection „Colloques et séminaires“) (C. Denys, L. Granjon, and A. Poulet, eds.). Editions IRD, Paris.
- Montgelard, C., C. A. Matthee, and T. J. Robinson. 2003. Molecular systematics of dormice (rodentia: Gliridae) and the radiation of *Graphiurus* in Africa. *Proc Biol Sci* 270:1947-55 0962- 8452 (Print) Comparative Study Journal Article Research Support, Non-U.S. Gov't.
- Moore, B., K. Chan, and M. Donoghue. 2004. Detecting diversification rate variation in supertrees. Pages 487-533 in *Phylogenetic Supertrees: Combining Information to Reveal the Tree of Life* (O. Bininda-Emonds, ed.). Kluwer Academic, Dordrecht, the Netherlands.
- Murphy, W., R. Stanyon, and S. O'Brien. 2001. Evolution of mammalian genome organisation inferred from comparative mapping. *Genome Biol.* 21:1-8.
- Nee, S., R. May, and P. Harvey. 1994. The reconstructed evolutionary process. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 344:305-311.
- Nunome, M., S. P. Yasuda, J. J. Sato, P. Vogel, and H. Suzuki. 2007. Phylogenetic relationships and divergence times among dormice (rodentia, gliridae) based on three nuclear genes. *Zoologica Scripta* 36:537-546 227PU Times Cited:0 Cited References Count:55.
- Opazo, J. C. 2005. A molecular timescale for caviomorph rodents (mammalia, hystricognathi). *Mol Phylogenet Evol* 37:932-7 1055-7903 (Print) Comparative Study Journal Article.
- Paradis, E. 1997. Assessing temporal variations in diversification rates from phylogenies: estimation and hypothesis testing. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264:1141-1147.
- Paradis, E. 1998. Detecting shifts in diversification rates without fossils. *Am. Nat.* 152:176-187.
- Paradis, E. 2005. Statistical analysis of diversification with species traits. *Evolution* 59:1-12.
- Peters, R. and J. Raelson. 1984. Relations between individual size and mammalian population density. *American Naturalist* 124:498-517.
- Philippe, H., E. Snell, E. Baptiste, P. Lopez, P. Holland, and D. Casane. 2004. Phylogenomics of eukaryotes: impact of missing data on large alignments. *Mol. Biol. Evol.* 9:1740-1752.

- Posada, D. and K. Crandall. 1998. Modeltest: testing the model of dna substitution. *Bioinformatics* 14:817-818.
- Poux, C., P. Chevret, D. Huchon, W. de Jong, and E. Douzery. 2006. Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in south america. *Syst. Biol.* 55:228-244.
- Poux, C., O. Madsen, E. Marquard, D. R. Vieites, W. W. de Jong, and M. Vences. 2005. Asynchronous colonization of madagascar by the four endemic clades of primates, tenrecs, carnivores, and rodents as inferred from nuclear genes. *Systematic Biology* 54:719-730 978OU Times Cited:21 Cited References Count:62.
- Price, S., O. Bininda-Emonds, and J. L. Gittleman. 2005. A complete phylogeny of the whales, dolphins and even-toed hoofed mammals (cetartiodactyla). *Biological Reviews* 80:445-473.
- Pybus, O. G. and P. H. Harvey. 2000. Testing macro-evolutionary models using incomplete molecular phylogenies. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267:2267-2272 375MB Times Cited:71 Cited References Count:32.
- Rabosky, D. L. 2006. Likelihood methods for detecting temporal shifts in diversification rates. *Evolution* 60:1152-1164 062UJ Times Cited:5 Cited References Count:50.
- Ragan, M. 1992. Phylogenetic inference based on matrix representation of trees. *Mol. Phylogenet. Evol.* 1:53-53.
- Reeve, H. K. and P. W. Sherman. 1993. Adaptation and the goals of evolutionary research. *Quarterly Review of Biology* 68:1-32 kw073 Times Cited:181 Cited References Count:73.
- Rodriguez, F., J. Oliver, A. Marin, and J. Medina. 1990. The general stochastic model of nucleotide substitutions. *J. Theor. Biol.* 142:485-501.
- Ronquist, F. 1996. Diva, ver. 1.1. computer program available by anonymous ftp via this home page. uppsala university, uppsala. .
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46:195-203 wz110 Times Cited:270 Cited References Count:23.
- Rowe, K. C., M. L. Reno, D. M. Richmond, R. M. Adkins, and S. J. Stepan. 2008. Pliocene colonization and adaptive radiations in australia and new guinea (sahul): Multilocus systematics of the old endemic rodents (muroidea: Murinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47:84- 101 298FI Times Cited:0 Cited References Count:98.
- Sanderson, M. J., A. Purvis, and C. Henze. 1998. Phylogenetic supertrees: assembling the trees of life. *Trends Ecol. Evol.* 13:105-109 mAR.
- Sepkoski, J. J., R. K. Bambach, D. M. Raup, and J. W. Valentine. 1981. Phanerozoic marine diversity and the fossil record. *Nature* 293:435-437 mj815 Times Cited:146 Cited References Count:33.
- Shao, K. T. and R. R. Sokal. 1990. Tree balance. *Systematic Zoology* 39:266-276 eg514 Times Cited:46 Cited References Count:24.

- Smith, M. F. and J. L. Patton. 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in south america: evidence from cytochrome b. *J. Mamm. Evol.* Pages 89-128. Springer, M., W. Murphy, E. Eizirik, and S. O'Brien. 2003. Placental mammal diversification and the cretaceous-tertiary boundary. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100:1056-1061.
- Springer, M., M. Stanhope, O. Madsen, and W. de Jong. 2004. Molecules consolidate the placental mammal tree. *Trends Ecol. Evol.* .
- Steppan, S., R. Adkins, and J. Anderson. 2004a. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Syst. Biol.* 53:533-553.
- Steppan, S., B. Storz, and R. Hoffmann. 2004b. Nuclear dna phylogeny of the squirrels (mammalia: Rodentia) and the evolution of arboreality from c-myc and rag1. *Mol. Phylogenet. Evol.* 30:703- 719.
- Steppan, S. J., R. M. Adkins, P. Q. Spinks, and C. Hale. 2005. Multigene phylogeny of the old world mice, murinae, reveals distinct geographic lineages and the declining utility of mitochondrial genes compared to nuclear genes. *Mol Phylogenet Evol* 37:370-88 1055-7903 (Print) Comparative Study Journal Article Research Support, Non-U.S. Gov't Research Support, U.S. Gov't, Non-P.H.S.
- Steppan, S. J., O. Ramirez, J. Banbury, D. Huchon, V. Pacheco, L. Walker, and A. Spotorno. 2006. A molecular reappraisal of the systematics of the leaf-eared mice phyllotis and their relatives. Pages xx-xx in *The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson* (D. A. Kelt, E. Lessa, J. A. Salazar-Bravo, and J. L. Patton, eds.). University of California Publications in Zoology.
- Teeling, E. C., M. S. Springer, O. Madsen, P. Bates, S. J. O'Brien, and W. J. Murphy. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science* 307:580- 893BJ Times Cited:88 Cited References Count:29.
- Thompson, J., D. Higgins, and T. Gibson. 1994. Clustal w: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucl. Acids Res.* 22:4673-4680.
- Thorne, J. and H. Kishino. 2002. Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus data. *Syst. Biol.* 51:689-702.
- Tullberg, T. 1899. Ueber das system der nagetiere: eine phylogenetische studie. *Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsala Ser. 3* 18:1-514.
- van Valen, L. and L. Sloan. 1966. The extinction of the multituberculates. *Syst. Zool.* 15:261-278.
- Verzi, D. 2002. Patrones de evolución morfológica en ctenomyinae (rodentia, octodontidae). *Journal of Neotropical Mammalogy* 9:309-328.
- Vianey-Liaud, M. 1972. Contribution l'étude des Cricetidae oligocènes d'Europe occidentale. *Palaeovertebrata Montpellier* 5:1-44.
- Vianey-Liaud, M. 1994. La radiation des Gliridae (Rodentia) à l'éocène supérieur en Europe occidentale, et sa descendance oligocène. *Munchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 26:117-160.

- Vos, R. A. and A. O. Mooers. 2004. Reconstructing divergence times for supertrees: a molecular approach. Pages 281-299 in *Phylogenetic supertrees: Combining information to reveal the Tree of Life*. (O. Bininda-Emonds, ed.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Vucetich, M. and D. Verzi. 1996. A peculiar octodontoid (Rodentia, Caviomorpha) with terraced molars from the lower Miocene of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16:297-302.
- Vucetich, M., D. Verzi, and J.-L. Hartenberger. 1999. Review and analysis of the radiation of the South American Hystricognathi (Mammalia, Rodentia). *C. R. Acad. Sci. Paris, Earth and Planetary Sciences* 329:763-769.
- Vucetich, M., D. Verzi, and C. Montalvo. 1996. Octodontid-like Echimyidae (Rodentia): an upper Miocene episode in the radiation of the family. *Palaeovertebrata* 23:199-210.
- Walton, A. 1997. Rodents. Pages 392-409 in *Vertebrate paleontology in the neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Columbia* (R. Kay, R. Madden, R. Cifelli, and J. Flynn, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Weksler, M. 2003. Phylogeny of neotropical oryzomyine rodents (Muridae: Sigmodontinae) based on the nuclear irbp exon. *Mol. Phylogenet. Evol.* 29:331-349.
- Wiens, J. 2003. Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Syst. Biol.* 52:528-538.
- Wiens, J. 2006. Missing data and the design of phylogenetic analyses. *J. Biomed. Info.* 39:34-42.
- Wilson, D. and D. Reeder. 2005. *Mammal species of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Wood, A. 1965. Grades and clades among rodents. *Evolution* 19:115-130.
- Wyss, A. R., J. J. Flynn, M. A. Norell, C. C. Swisher III, R. Charrier, M. J. Novacek, and M. C. McKenna. 1993. South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature* 365:434-437.
- Yang, Z. 1994. Estimating the pattern of nucleotide substitution. *J. Mol. Evol.* 39:105-111.
- Yang, Z. 1996. Among-site rate variation and its impact on phylogenetic analyses. *Trends Ecol. Evol.* 11:367-372.
- Yang, Z. 1997. Paml: a program package for phylogenetic analysis by maximum likelihood. *CABIOS* 13:555-556.
- Yoder, A. D. and Z. Yang. 2004. Divergence dates for Malagasy lemurs estimated from multiple gene loci: geological and evolutionary context. *Mol. Ecol.* 13:757-773.
- Yule, G. 1924. A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J. C. Willis. *Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Pages 21-87.

Acknowledgments

This work has been supported by the \ACI Informatique-Mathématique-Physique en Biologie Moléculaire [ACI IMP-Bio]”, by the \Action incitative BIOSTIC-LR”, by IFR119 \Biodiversité Continentale Méditerranéenne et Tropicale” (Montpellier) and by the Research Networks Program in BIOINFORMATICS of the High Council for Scientific and Technological Cooperation between France and Israel. This publication is the contribution No 2007-WWW of the Institut des Sciences de l’Evolution de Montpellier (UMR 5554 - CNRS).

Figures

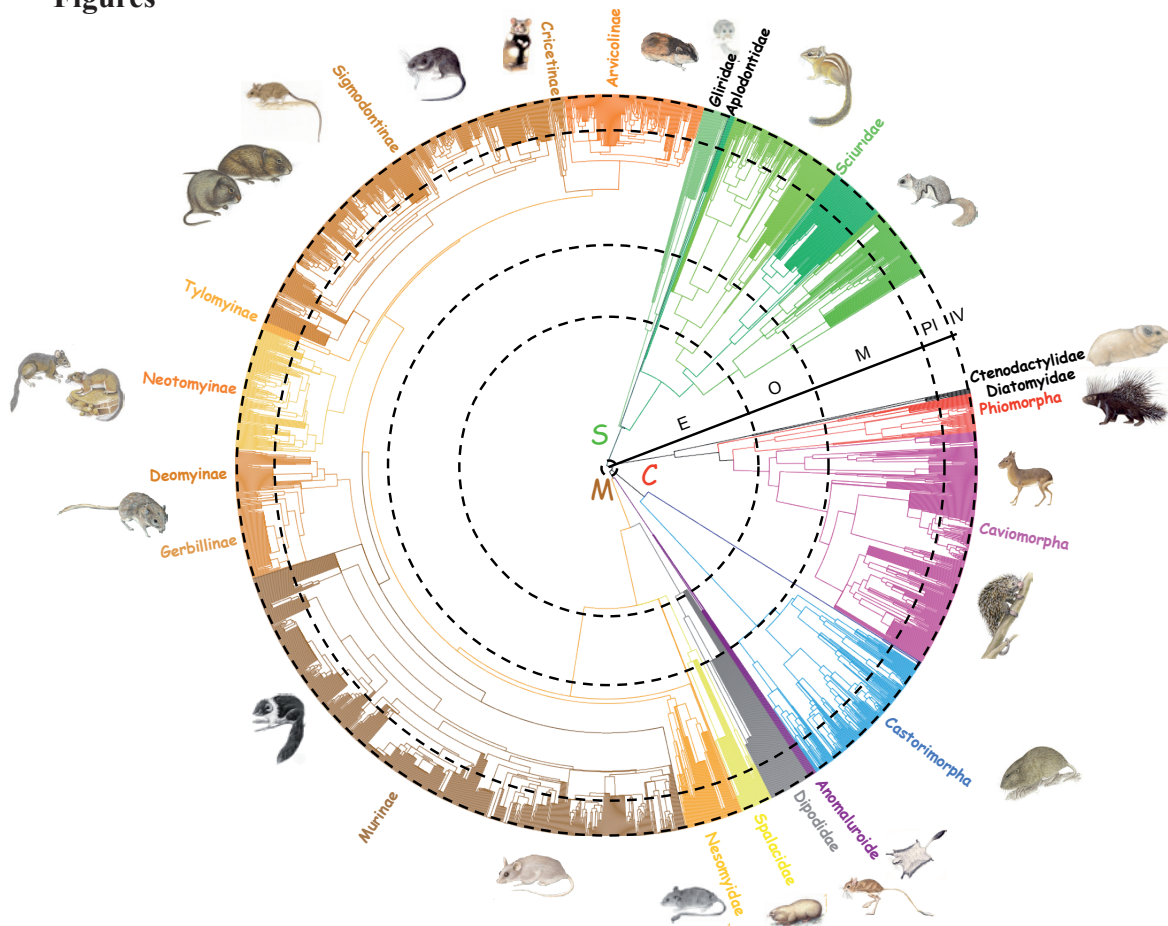


Figure 1. Species level evolutionary timetree. Species level evolutionary timetree based on the ML trees from 9 supermatrices combined by MRP supertree approach, Thorne and Kishino’s relaxed molecular clock model derived from fossil constraints (see Materials and Method). M: Mouse related clade, S: Squirrel related clade, C: Ctenohystrica. Stratigraphic scale: P: Paleocene, E: Eocene, O: Oligocene, M: Miocene, P: Pliocene, PI: Pleistocene. Bootstrap and divergence time estimates for all nodes are detailed in Supplementary data.

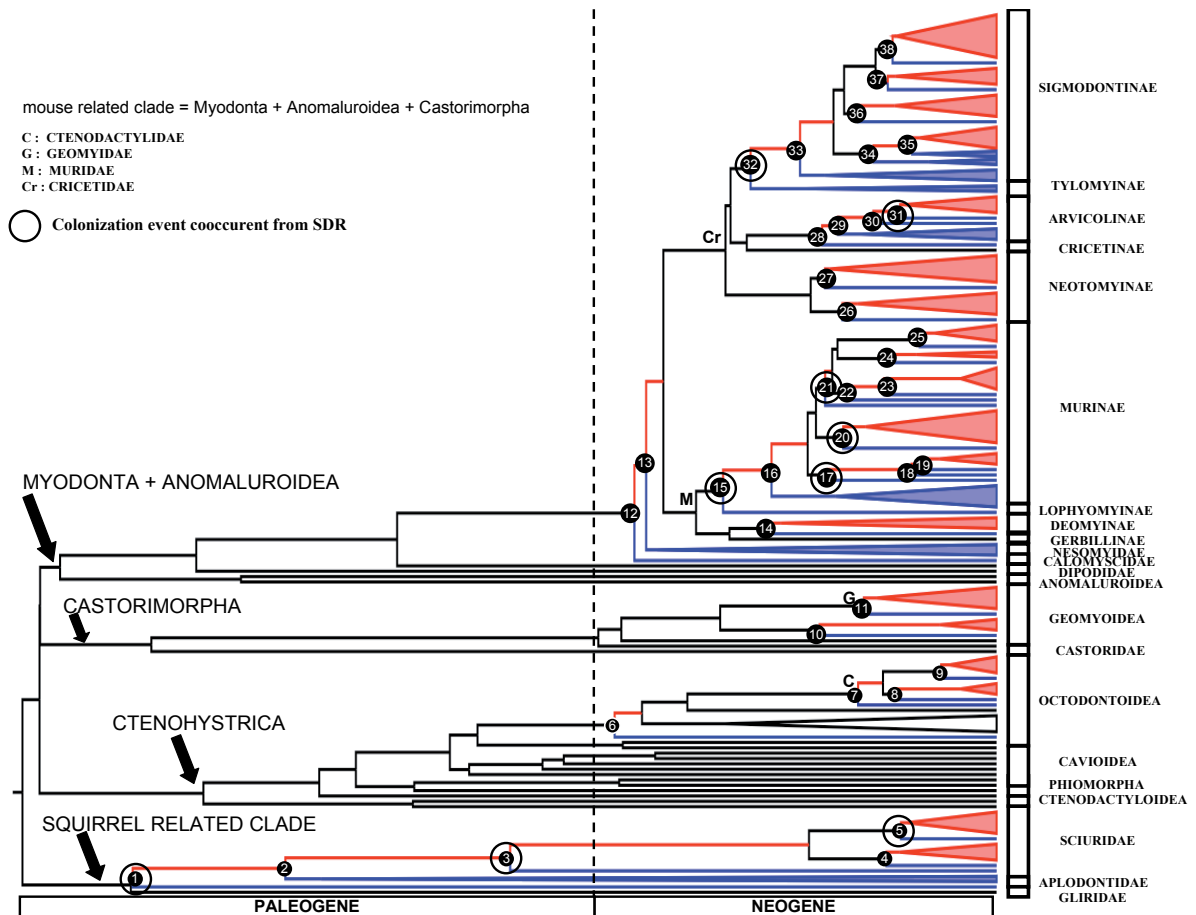


Figure 2. Family level evolutionary timetree. Family level evolutionary timetree based on our supertree from nine supermatrix, Thorne and Kishino's relaxed molecular clock model derived from fossil. Stratigraphic scale in lower part. Blue and red branch = phylogenetic position implicated in SDR. Black circle with number = significant shift in diversification and number corresponding to SDR in the Table 6.

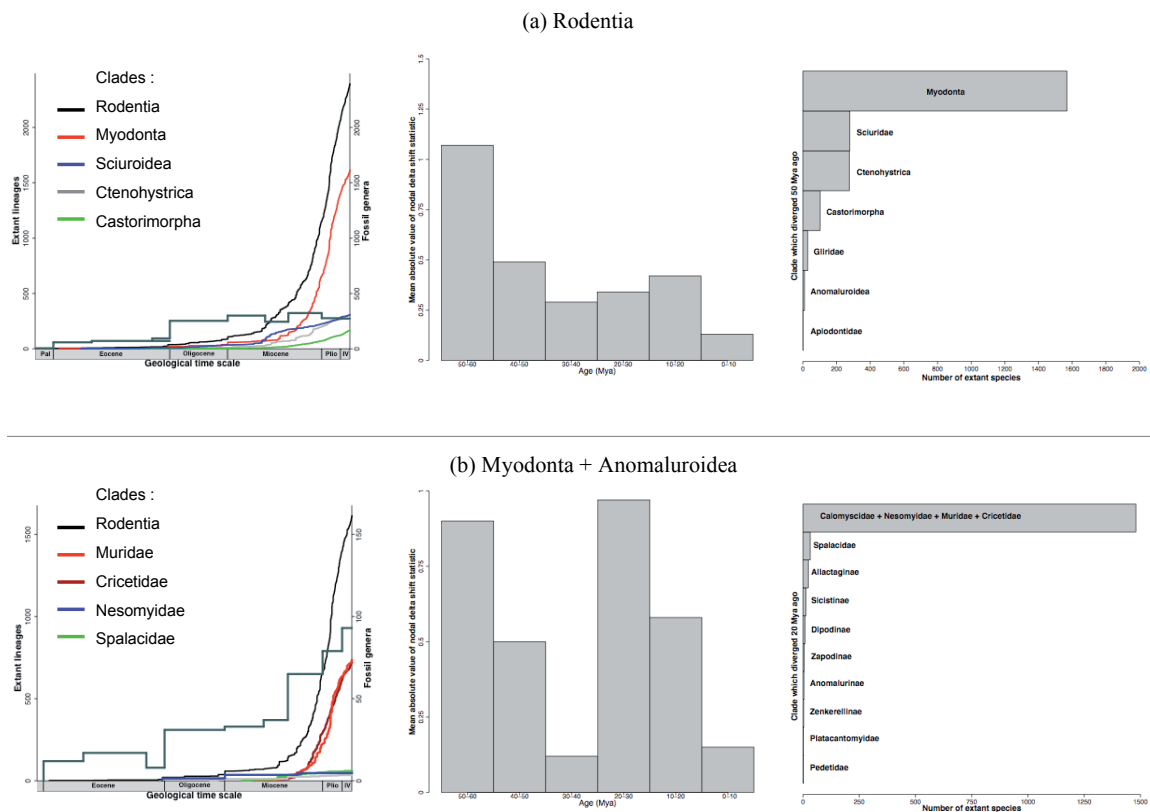


Figure 3. Diversification of rodents through times. (a) for Rodentia, (b) for Myodonta + Anomaluroidea. Left part: LTT plots derived from the rodent timetree. Histogram of rodents genera number through Tertiary (Mac Kenna and Bell, 1997). Middle part: Mean absolute value of nodal delta shift statistic within each 10 million year time bin across the partial taxon sampling rodent supertree (1,169 taxa). Results with the complete taxon sampling topology was not qualitatively different. Right part: Hollow curve distribution of the number of extant species in Rodentia lineages present after the $T = x$ Mya (corresponding to the higher mean absolute value of nodal delta shift statistic), based on the partial rodent supertree. Taxonomic names are given aside or within the case of graphics.

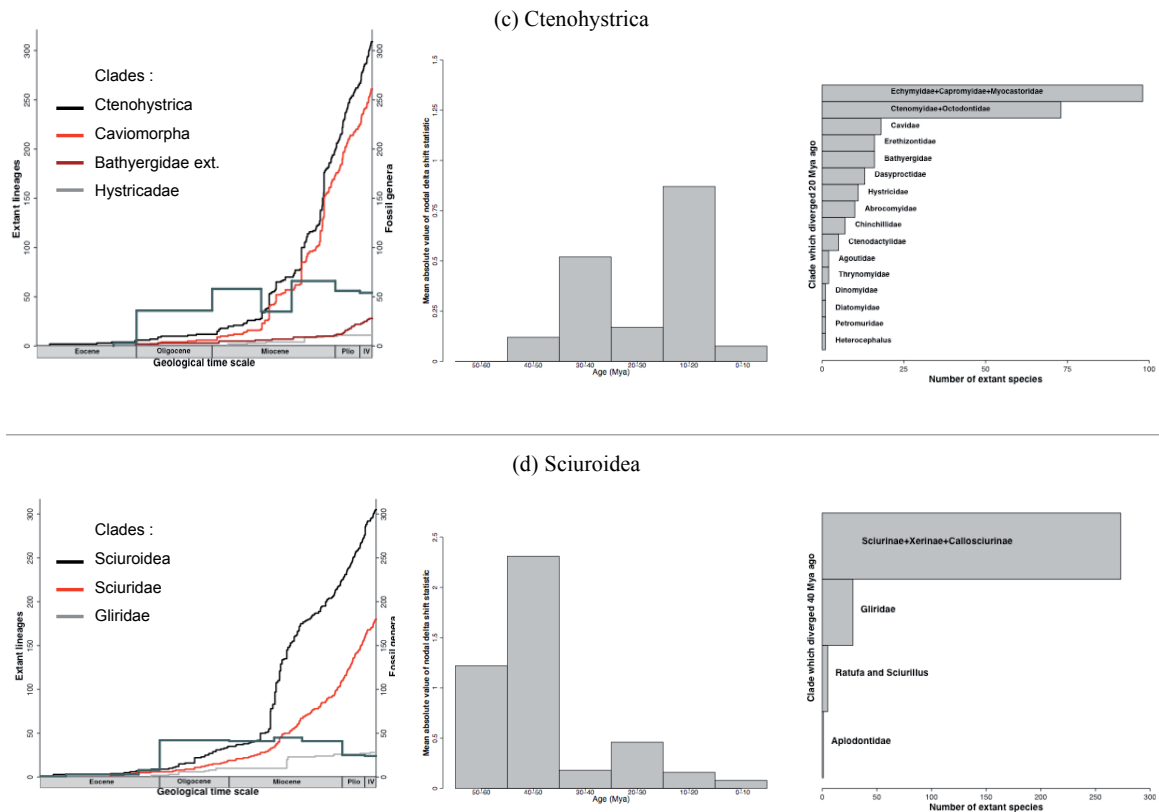


Figure 4. Diversification of rodents through times. (c) for Ctenohystrica , (d) for Sciuroidea. Left part : LTT plots derived from the rodent timetree. Histogram of rodents genera number through Tertiary (Mac Kenna and Bell, 1997). Middle part: Mean absolute value of nodal delta shift statistic within each 10 million year time bin across the partial taxon sampling rodent supertree (1,169 taxa). Results with the complete taxon sampling topology was not qualitatively different. Right part: Hollow curve distribution of the number of extant species in Rodentia lineages present after the $T = x$ Mya (corresponding to the higher mean absolute value of nodal delta shift statistic), based on the partial rodent supertree. Taxonomic names are given aside or within the case of graphics.

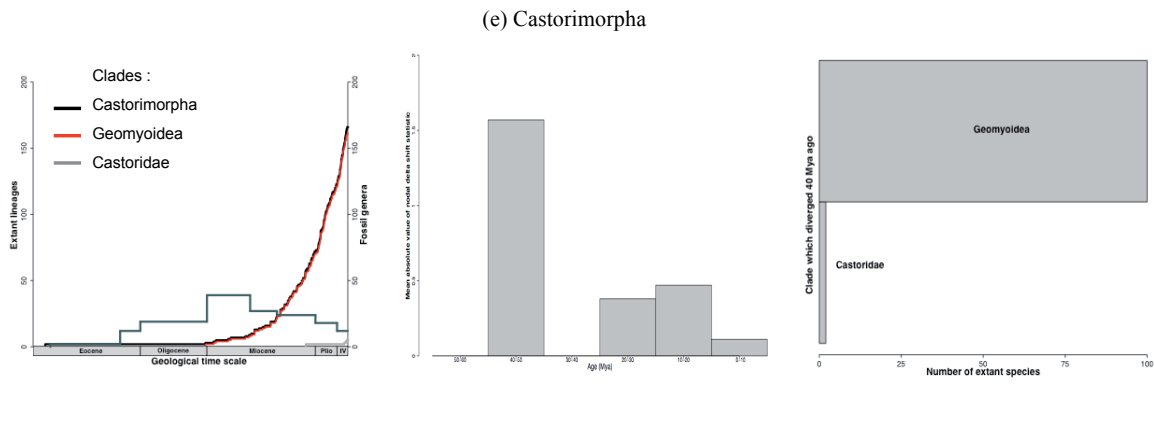


Figure 5. Diversification of rodents through times. (e) for Castorimorpha. Left part: LTT plots derived from the rodent timetree. Histogram of rodents genera number through Tertiary (Mac Kenna and Bell, 1997). Middle part: Mean absolute value of nodal delta shift statistic within each 10 million year time bin across the partial taxon sampling rodent supertree (1,169 taxa). Results with the complete taxon sampling topology was not qualitatively different. Right part: Hollow curve distribution of the number of extant species in Rodentia lineages present after the $T = x$ Mya (corresponding to the higher mean absolute value of nodal delta shift statistic), based on the partial rodent supertree. Taxonomic names are given aside or within the case of graphics.

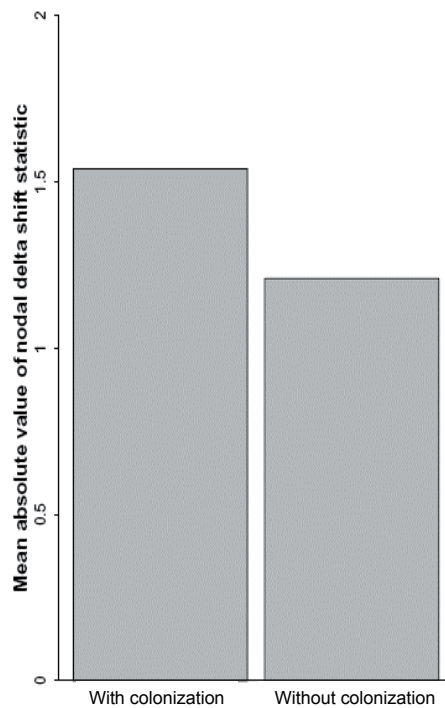


Figure 5. Diversification of rodents through times and colonizations. Mean absolute value of nodal delta shift statistic with colonization event (inferred from MESQUITE or DIVA) and without colonization bin across the partial taxon sampling rodent supertree. Results with the complete taxon sampling topology was not qualitatively different.

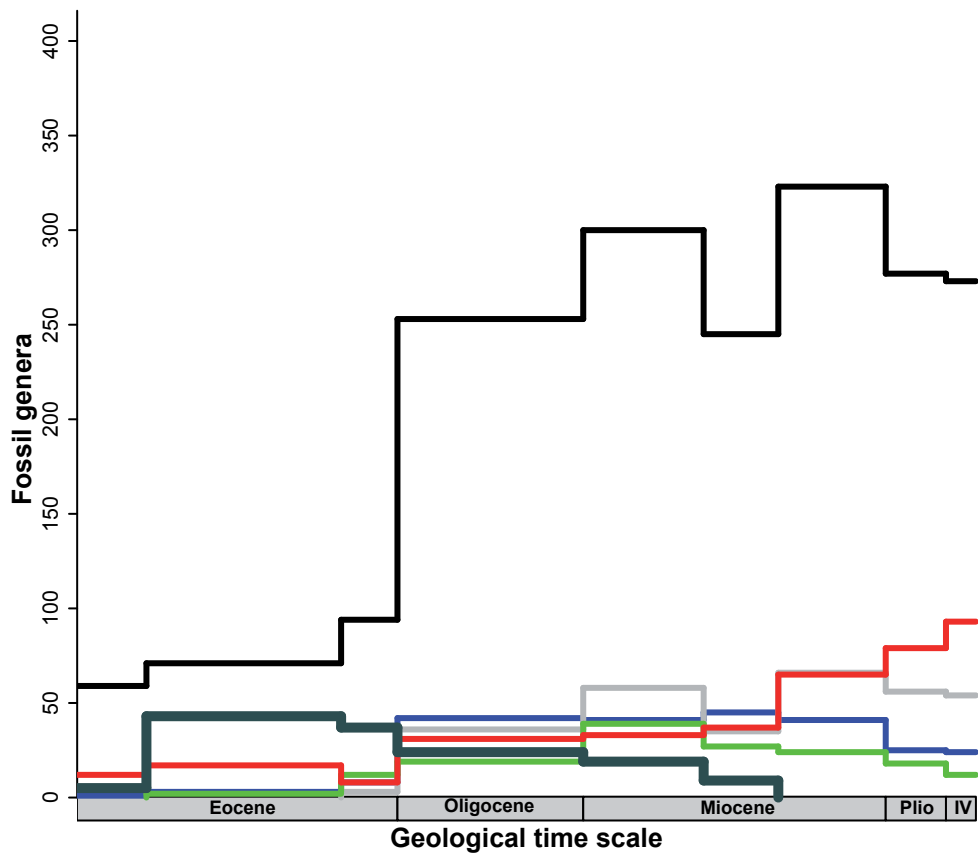


Figure 5. Histogram of rodents genera number through Tertiary (Mac Kenna and Bell, 1997). Histograms illustrate evolution of genus diversity through Tertiary of the Rodentia (black), of the extinct stem rodents (darkgreen), of the Muroidea+Anomaluroidea (red), of the Castorimorpha (green), of the Sciuroidea (gray) and the Ctenohystrica (blue).

Tables

Table 1. Summary statistics for genes sequences available for rodent genera and species. Ngenr and Nspecie represent respectively the number of genera and species described in Wilson and Reeder (2005); Nseqgenr and Nseqspecie represent respectively the number of genera and species available on GENBANK; % NGDated and % NSDated represent the proportion of dated nodes within our studies.

CLADE	Ngenr	Nseqgenr	%NGDated	Nspecies	Nseqspecies	%NSDated
RODENTIA	476	368	77%	2263	1169	52%
SCIUROMORPHA	61	58	95%	307	181	59%
Aplodontidae	1	1	100%	1	1	100%
Sciuridae	51	50	98%	278	167	60,1%
Gliridae	9	7	78%	28	13	46,5%
CASTORIMORPHA	13	13	100%	102	90	88%
Castoridae	1	1	100%	2	2	100%
Heteromyidae	6	6	100%	60	55	91,5%
Geomysidae	6	6	100%	40	33	82,5%
CTENOHYSTRICOMORPHA	72	59	82%	276	161	58%
Diatomyidae	1	1	100%	1	1	100%
Ctenodactilidae	4	2	50%	5	3	60%
Bathyergidae	5	5	100%	17	13	76,5%
Hystricidae	3	3	100%	11	7	63,5%
Petromuridae	1	1	100%	1	1	100%
Thryonomyidae	1	1	100%	2	1	50%
Erethizontidae	5	4	80%	16	7	44%
Chinchillidae	3	3	100%	7	6	86%
Dinomyidae	1	1	100%	1	1	100%
Caviidae	6	6	100%	18	16	89%
Dasyproctidae	2	2	100%	13	5	38%
Cuniculidae	1	1	100%	2	2	100%
Ctenomyidae	1	1	100%	60	39	65%
Octodontidae	8	8	100%	13	11	85%
Abrocomidae	2	1	50%	10	2	50%
Echimyidae	21	17	81%	84	44	53%
Myocastoridae	1	1	100%	1	1	100%
Capromyidae	6	1	17%	14	1	7%
ANOMALUROMORPHA	4	3	75%	9	4	44%
Pedetidae	1	1	100%	2	1	50%
Anomaluridae	3	2	67%	7	3	43%
MYOMORPHA	326	235	72%	1569	733	47%
Dipodidae	16	9	56%	51	10	20%
MUROIDEA	310	226	69%	1518	723	46%
Platacanthomyidae	2	0	0%	2	0	0%
Spalacidae	6	5	83%	36	12	33%
Calomyscidae	1	1	100%	8	2	25%
Nesomyidae	21	18	86%	61	26	43%
Cricetidae	130	103	79%	681	423	62%
Arvicolinae	28	22	79%	151	92	61%
Cricetinae	7	5	71%	18	14	78%
Leimacomyinae	1	1	100%	1	1	100%
Neotomyinae	16	16	100%	124	100	81%
Sigmodontinae	74	56	76%	377	213	56%
Tylomyinae	4	3	75%	10	3	30%
Muridae	150	99	66%	730	260	36%
Lophiomyinae	1	1	100%	1	1	100%
Deomyinae	4	4	100%	42	17	40%
Gerbillinae	16	4	25%	103	33	32%
Murinae	126	88	70%	561	203	36%
Otomyinae	3	3	100%	23	7	30%

Table 2. Loci used in this study. The abbreviated models are the following: HKY85: Hasegawa, Kishino, Yano Hasegawa et al. (1985); K80: Kimura two-parameter Kimura (1980); GTR: General Time Reversible Rodriguez et al. (1990); Yang (1994); + Γ : variation in rates among sites modeled using a gamma distribution Yang (1996); +I; a proportion of sites modeled as invariant Hasegawa et al. (1985).

Gene	Model	Ngenera	LRT
12S RNA	GTR+I+G	195	unlock
16S RNA	TrN+I+G	94	unlock
alpha 2B adrenergic receptor (A2AB)	TVM+I+G	46	clock like
AP5	TrNef+I+G	71	unlock
Breast and Ovarian Cancer Susceptibility protein (BRCA1)	TVM+I+G	87	unlock
c-myc protein gene exon 2	HKY+I+G	28	clock like
c-myc protein gene partial cds	TrN+I+G	60	unlock
Cytochrome b (Cytb)	GTR+I+G	280	unlock
Growth Hormone Receptor (GHR)	HKY+I+G	158	unlock
Interstitial Retinol Binding Protein (IRBP)	HKY+G	250	unlock
NADH dehydrogenase	GTR+I+G	44	unlock
ecombination activating protein 1 (RAG1)	GTR+I+G	92	unlock
transthyretin gene (TTH)	K81+G	24	unlock
von Willebrand Factor (vWF)	TrN+I+G	83	unlock

Table 3. Loci used in each supermatrix for the species study. Genes represent the mitochondrial and nuclear sequences used for each supermatrix subset. Nspecies represent the number of taxa in Wilson and Reeder (2005). Nseq represent the number of sequence available on genebank under the Wilson and Reeder (2005).

Supermatrix	Genes	Nspecies	Nseq
Squirrel related clade	mitochondrial : 12S RNA, 16S RNA, CYT B nuclear : c-myc,c-myc exon 2, IRBP, LCAT 1-5	310	182
Ctenohystrica clade	mitochondrial : 12S RNA, 16S RNA, CYT B nuclear : GHR, IRBP, RAG 1, TTH, VWF	299	192
Spalacidae + Nesomyidae + Calomyscidae	mitochondrial : 12S RNA, CYT B nuclear : GHR, IRBP, VWF	87	39
Arvicolinae + Cricetinae	mitochondrial : 12S RNA, CYT B nuclear : GHR, VWF	190	116
Sigmodontinae + Tylomyinae	mitochondrial : CYT B nuclear : IRBP, RAG1	432	247
Neotomyinae	mitochondrial : COX3, CYT B nuclear : ADH1, IRBP	158	111
Murinae	mitochondrial : 12S RNA, 16S RNA, CYT B, COX 1, COX 2 nuclear : acp5, BRCA 1, IRBP, RAG 1	613	256
Gerbillinae + Deomyinae	mitochondrial : 12S RNA, 16S RNA, CYT B nuclear : GHR, IRBP	106	53
Dipodidae	mitochondrial : 12S RNA, 16S RNA, CYT B nuclear : GHR, IRBP	10	25

Table 4a. Recently published estimates of dates for major rodents splits. All ages are in millions of years ago. BE = Bininda-Emonds.

Rodents	Huchon et al. 2007	Our study	IC study	BE study
Myodonta	49.5-65	46.82	41.70-52.67	72.8
Anomaluroidea	58.2-74.5	44.21	38.33-50.68	56.9
Castorimorpha	55-71.5	49.46	43.46-56.07	71.6
Geomyoidea	22-33.3	26.64	22.10-31.84	35.2
Glis/Dryomys	27-39.5	33.23	28.85-39.63	/
Marmota/Sciurus	30.9-45.4	33.65	28.85-38.85	43.6
Aplodontia/Sciurus	43.2-58.7	37.33	32.29-42.75	58.7
Ctenodactilidae/Diatomyidae	37.6-51.1	36.82	31.58-42.98	/
Hystricognath	53.8-63.3	39.88	35.76-45.42	54.5
Caviomorph	29.9-36.9	31.16	28.61-35.66	/
Bathyergidae	32.7-42.9	33.6066	29.79-38.68	/
Caviomorph/Bathyergidae	37.3-47.2	37.66	33.95-42.91	/
Mus Rattus	12.6-20.8	11.05	10.07-12.79	30.3
Dipus/Jaculus	8.1-14.4	9.88	7.31-12.99	11.7
Sciurid clade	57.2-73.3	55.06	49.44-61.62	76.3
Tachyoryctes/Spalax	27-39.5	20.46	16.43-25.09	49.9

Table 4b. Recently published estimates of dates for Sciuroidea clade splits. All ages are in millions of years ago. BE = Bininda-Emonds.

Sciuroidea	Mercer and Roth 2003	Our study	IC study	BE study
Sciurid clade	/	53.70	49.22-59.85	76.3
Sciuridae	36	36.17	32.22-41.16	43.8
Aplodontia/Sciurus	45(5.1)	41.29	37.45-46.64	58.7
Marmota/Sciurus	33	31.19	27.29-35.90	43.6
South east Asian clade	21(2.2)	26.32	22.71-30.60	/
Exilisciurus/Tamiops	16(1.7)	20.51	16.75-24.77	/
Hyosciurus/Tamiops	11(1.2)	15.90	12.60-19.75	/
African clade (Funisciurus)	19(1.9)	19.42	16.02-23.41	25.9
Marmota/Funisciurus clade	28(2.1)	25.31	21.59-29.65	35.4
Xerus/Atlantoxerus	14(2.2)	13.22	8.94-18.17	16.6
Flying squirrel	18(1.6)	21.71	18.38-25.57	20.6
Glaucomys/Iomys	14(1.7)	14.93	12.03-18.32	16.6
Sciurus/Glaucomys	23(2.1)	26.32	22.71-30.60	25.4
Tamiasciurus/Sciurus	13(1.7)	18.46	15.11-22.33	15.5
Sciurus/Reithrosciurus	8.6(1.3)	11.61	8.19-15.48	6.4
Sciuroidea	Montgelard et al. 2003	Our study	IC study	BE study
Gliridae		33.12	29.75-37.76	49

Table 4c. Recently published estimates of dates for Myodonta clade splits. All ages are in millions of years ago. BE = Bininda-Emonds.

Muroid	Steppan et al. 2004	Our study	IC study	BE study
Myodonta	50	46.82	41.70-52.67	72.8
Dendromus/Sigmodon	25.9-24.5	20.50	17.98-23.88	49.9
Dendromus/Beamys	15-15.3	13.75	11.64-16.46	49.9
Beamys/Cricetomys	7.1-7.7	8.79	6.84-11.15	20.2
Rattus/Sigmodon	24.7-23.3	19.50	17.13-22.66	49.9
Acomys/Rattus	22.5-20.6	17.58	15.50-20.44	49.9
Batomys/Rattus	12	13.18	11.81-15.26	30.3
Rattus/Mus	10.3-8.8	11.05	10.07-12.79	30.3
Apomys/Mus	10.-8.3	10.56	9.57-12.24	30.3
Arvicanthis/Mus	9.7-7.9	10.17	9.19-11.80	30.3
Parotomys/Arvicanthis	6.6-5.4	8.17	7.18-9.59	30.4
Mus/Mastomys	8.8-6.9	9.75	8.76-11.37	30.5
Gerbillinae/Deomyinae	20-17.6	15.13	13.25-17.64	/
Meriones/Tatera	9.3-8.2	8.42	6.88-10.30	25.3
Arvicola/Sigmodon	19.2-18.7	15.57	13.53-18.29	49.9
Mesocricetus/Arvicola	18.5-17.9	14.61	12.64-17.26	49.9
Ondatra/Microtus	8.2-7.3	8.89	7.31-10.83	20.6
Phodopus/Mesocricetus	13.8-13.5	9.93	8.20-12.05	30.3
Sigmodon/Reithrodontomys	17.6-18.1	15.86	13.81-18.63	40.4
Peromyscus/Reithrodontomys	9.8-11	8.01	6.32-10.07	23.3
Sigmodon/Phyllotis	12.3-13.1	11.46	9.38-14.01	25.6
Reithrodon/Phyllotis	7.2-7.8	6.96	5.65-8.55	18.5
Rhipidomys/Phyllotis	6.9-6.4	7.37	6.02-8.98	/
Phyllotis/Calomys	4.5-5	5.38	4.22-6.79	/

Table 4d. Recently published estimates of dates for Ctenohystrica clade splits. All ages are in millions of years ago. BE = Bininda-Emonds.

Hystriocognatha	Huchon et al. 2001	Opazo et al.	Our study	IC study	BE study
Ctenodactilidae/Diatomyidae	/	/	35.74	31.29-41.15	/
Hystriocognath	63-46	40	38.81	35.39-43.69	/
Hystriocidae	24-33	/	24.10	17.38-31.01	19.8
Caviomorph/Bathyergidae	43-54	36.6 (2.6)	36.80	33.64-41.49	/
Bathyergidae	48-41	30.5 (3.5)	33.33	29.93-37.87	/
Caviomorph	31	33.8 (1.8)	30.92	28.61-35.01	/
Dinomyidae/Chinchillidae	17-21	19.1 (2.7)	21.03	17.91-24.84	/
Abrocoma/Octodon (Octodontoidea)	15-18	20.6 (2.4)	21.15	18.34-24.71	/
Myocastor/Echymis	5.0-7	17.5 (2.2)	13.93	11.56-16.76	21.3
Capromys/Echymis	7.0-10	/	14.52	12.15-17.40	23.9
Dasyprocata/Agouti (Cavioidea)	21-26	27.9 (2.4)	24.64	21.84-28.4	/
Hydrochaeris/Cavia	17-14	18.5 (2.5)	18.94	16.08-22.37	/

Table 4e. Recently published estimates of dates for Murinae clade splits. All ages are in millions of years ago. BE = Bininda-Emonds.

Murinae	Rowe et al.	IC study	Our study	IC study	BE study
Rattus/Melomys	9.7	8.7-10.8	10.45	8.77-12.55	25.6
Chiropodomys/Melomys	7.8	6.8-8.8	9.15	8.05-10.71	/
Apomys/Melomys	5.5	4.7-6.4	6.71	5.73-7.97	/
Anisomys/Melomys	5.1	4.3-6.0	6.21	5.24-7.47	/
Anisomys/Pogonomys	4.6	3.9-5.6	4.99	3.64-6.44	/
Mallomys/Melomys	4.7	3.9-5.6	5.82	4.80-7.04	/
Melomys/Hydromys	3.7	3.0-4.5	4.53	3.65-5.60	/
Leptomys/Hydromys	2.3	1.8-3.0	3.15	2.35-4.10	/
Leggadina/Melomys	3.4	2.7-4.1	3.86	3.09-4.80	/
Leggadina/Pseudomys	2.7	2.1-3.4	3.38	2.66-4.25	/
Conilurus/Melomys	3.0	2.4-3.7	3.44	2.69-4.34	/
Conilurus/Leporillus	2.0	1.5-2.6	2.35	1.68-3.18	/

Table 5. Tests of among-clade diversification rate using four topology-based indices of whole-tree symmetry in rodents and other mammals. Values represent the test statistic with the P value on the second line for each clade (generated by comparing the value of the statistic to that generated by 1,000,000 Monte Carlo simulations under an ERM model). n represents clade size and percentage resolution of the topology. The range of values represents the upper and lower bound generated when the analyses were repeated with 1,000,000 random resolutions of polytomies with different degrees of symmetry. Statistics for carnivores, primates, cetartiodactyla and bats are given here for comparison and are generated from the genus level supertrees obtained from Fabre et al. (2007, in prep), Bininda-Emonds et al. (2007) and Jones et al. (2005). Here we present results from partial taxon sampling rodents fully bifurcated topology which provide similar result as the complete taxon sampling topology.

Clade	IC		Mpi*		Msig*		B1	
	Min (0.025)	Max (0.975)	Min (0.025)	Max (0.975)	Min (0.025)	Max (0.975)	Min (0.025)	Max (0.975)
Rodent	16337		-0.81		0.27		660.159	
	0.0001		0.0001		0.0001		0.0001	
Bat	7600-7866		-0.75-0.77		0.61-0.64		451-457	
	0.001-0.003		0.0001-0.0001		0.0001-0.0001		0.0001-0.0001	
Carnivora	1270-1414		-0.59 -0.67		0.64-0.67		130-136	
	0.33-0.15		0.01-0.000		0.000-0.01		0.0001-0.007	
Primates	1190		-0.527		0.6963		128	
	0.3629		0.1214		0.1351		0.01	
Lagomorpha	506-510		-0.93 -0.94		0.55-0.56		39-40	
	0.001-0.001		0.001-0.0001		0.001-0.001		0.008-0.03	

Table 6. Rodent sister clades with significantly different diversification rates ($P < 0.05$) using $\Delta 1$ shift statistics. Node represents nodal number in the partial rodent supertree topology and the complete supertree in each sister clade comparison is given for reference. $\Delta 1$ represents the delta shift-statistic of Moore et al. (2004) and Chan and Moore (2005). Values represent the P-value of the statistic compared to that generated by 1,000,000 Monte Carlo simulations under an ERM model. The upper and lower P-values are given where the node involved a polytomy. Relationships significant at the P 0.05 are shown in bold. CTENO = Ctenohystrica; SCIUR = Sciuroidea; GEOM : Geomyoidea; MUROID : Muroidea; CRICET = Cricetidae; MURID = Muridae. Clade in bold indicate the most diversify clade. Cooccurrence ou biogeographic events are indicated in the colonization column.

	CLADE	$\Delta 1$	Pvalue	Colonization
SQUIRREL RELATED CLADE (41 shifts in diversification rate)				
(1) Sciuroidea : Aplodontidae / Sciuridae	SCIUR	2.25	0.04	yes
(2) Sciuridae : <i>Ratufa</i> + <i>Sciurillus pusillus</i> clade / other Sciuridae	SCIUR	2.55	0.03	/
(3) Xerinae : <i>Sciurotamias davidianus</i> / other Marmotini clade	SCIUR	4.11	0.01	yes
(4) Xerinae : <i>Spermophilus francklini</i> / Sister clade	SCIUR	2.18	0.05	/
(5) Xerinae : <i>Marmota monax</i> / Sister clade	SCIUR	2.18	0.05	yes
CTENOHYSTRICA (42 shifts in diversification rate)				
(6) Octodontoidea : Abrocomidae / Echymyidae+Octodontidae+Ctenomyidae	CTENO	3.37	0.01	/
(7) Ctenomyidae : <i>Ctenomys leucodon</i> + <i>Ctenomys tuconax</i> / Sister clade	CTENO	2.47	0.04	/
(8) Ctenomyidae : <i>Ctenomys mendocinus</i> / Sister clade	CTENO	2.64	0.01	/
(9) Ctenomyidae : <i>Ctenomys maulinus</i> / Sister clade	CTENO	2.71	0.04	/
MOUSE RELATED CLADE (43 shifts in diversification rate)				
CASTORIMORPHA (43 shifts in diversification rate)				
(10) Geomyidae : <i>Zyzoecomys</i> / <i>Orthogeomys</i> clade	GEOM	2.56	0.05	/
(11) Geomyidae : <i>Crateogeomys estor</i> / Sister clade	GEOM	2.7	0.02	/
MYODONTA + ANOMALUROIDEA (192 shifts in diversification rate)				
(12) Muroidea : Calomyscidae / Nesomyidae + Muridae + Cricetidae	MUROID	2.85	0.02	/
(13) Muroidea : Nesomyidae / Cricetidae + Muridae	MUROID	2.33	0.04	/
(14) Gerbillinae : <i>Uranomys</i> / <i>Acomys</i> + <i>Deomys</i> + <i>Lophuromys</i> clade	MURID	2.69	0.04	/
(15) Muridae : Lophomyiinae / Murinae	MURID	2.51	0.03	yes
(16) Muridae : <i>Phloeomys</i> division / rest of Murinae	MURID	2.41	0.04	/
(17) Murinae : <i>Micromys</i> / and rest of <i>Rattus</i> clade	MURID	2.53	0.03	yes
(18) Murinae : <i>Melasmothrix</i> / Sister clade	MURID	3.57	0.01	/
(19) Murinae : <i>Berylmis</i> / Sister clade	MURID	2.75	0.04	/
(20) Murinae : <i>Chiropodomys</i> / Sahul + Philippine murin sister clade	MURID	3.44	0.02	yes
(21) Murinae : <i>Vandelaararia</i> / Sister clade	MURID	2.96	0.02	yes
(22) Murinae : <i>Tokudaia</i> / <i>Apodemus</i> clade	MURID	3.37	0.004	/
(23) Murinae : <i>Apodemus speciosus</i> / Sister clade	MURID	2.48	0.05	/
(24) Murinae : <i>Mus saxicola</i> / Sister clade	MURID	2.38	0.03	/
(25) Murinae : <i>Myomis yemini</i> / Sister clade	MURID	3.33	0.02	/
(26) Neotomyinae : <i>Isthomys</i> / Sister clade	CRICET	2.74	0.02	/
(27) Neotomyinae : <i>Peromyscus hooperi</i> / Sister clade	CRICET	2.3	0.02	/
(28) Arvicolinae : Arvicolinae without <i>Prometheomys</i>	CRICET	3.82	0.01	/
(29) Arvicolinae : <i>Ondatra</i> + <i>Neofiber</i> + <i>Arvicola</i> clade / Sister clade	CRICET	2.25	0.04	/
(30) Arvicolinae : <i>Lagurus</i> / Sister clade	CRICET	3.04	0.02	/
(31) Arvicolinae : <i>Microtus californicus</i> / Sister clade	CRICET	2.72	0.04	yes
(32) Cricetidae : Tylomyiinae / Sigmodontinae	CRICET	2.07	0.05	yes
(33) Sigmodontinae without <i>Rheomys</i> + <i>Sigmodon</i> genus	CRICET	2.5	0.03	/
(34) Sigmodontinae : <i>Juscelinomys</i> + <i>Ozomyzomys</i> clade / <i>Akodon</i> + <i>Necomys</i> + <i>Thalpomys</i> clade	CRICET	2.3	0.02	/
(35) Sigmodontinae : <i>Andinomys edax</i> / Sister clade	CRICET	2.54	0.05	/
(36) Sigmodontinae : <i>Akodon azarae</i> / Sister clade	CRICET	2.6	0.03	/
(37) Sigmodontinae : <i>Oryzomys alfaroi</i> / Sister clade	CRICET	2.75	0.04	/
(38) Sigmodontinae : <i>Oryzomys polius</i> / Sister clade	CRICET	2.55	0.05	/

Annexe I

Liste des taxons étudiés dans le chapitre 7

Familles	Genres	Espèces	nb	Habitat	Activité	Régime alimentaire	
Diatomyidae	<i>Laonastes</i>	<i>aenigmamus</i>	2	Fermé	Nocturnes	indet	
Ctenodactylidae	<i>Ctenodactylus</i>	<i>gundi</i>	5	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Ctenodactylus</i>	<i>vali</i>	2	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Felovia</i>	<i>vae</i>	2	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
Hystricidae	<i>Massoutiera</i>	<i>mzabi</i>	5	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Atherurus</i>	<i>macrourus stevensi</i>	2	Fermé	Nocturnes	Omnivore	
	<i>Atherurus</i>	<i>macrourus macrourus</i>	1	Fermé	Nocturnes	Omnivore	
	<i>Atherurus</i>	<i>africanus</i>	4	Fermé	Nocturnes	Omnivore	
	<i>Hystrix</i>	<i>cristata</i>	1	Ubiquiste	Nocturnes	Omnivore	
	<i>Hystrix</i>	<i>australis</i>	1	Ubiquiste	Nocturnes	Omnivore	
	<i>Hystrix</i>	<i>indica leucurus</i>	1	Ubiquiste	Nocturnes	Omnivore	
	<i>Hystrix</i>	<i>somaticus</i>	1	Ubiquiste	Nocturnes	Omnivore	
	<i>Hystrix</i>	<i>sp.</i>	2	Ubiquiste	Nocturnes	Omnivore	
	<i>Trichys</i>	<i>lipura</i>	3	Fermé	Nocturnes	Omnivore	
	<i>Thecurus</i>	<i>crassispinus</i>	3	Fermé	Nocturnes	Omnivore	
	<i>Thecurus</i>	<i>pumilus</i>	1	Fermé	Nocturnes	Omnivore	
	<i>Thecurus</i>	<i>sumatrae</i>	1	Fermé	Nocturnes	Omnivore	
	Petromuridae	<i>Petromus</i>	<i>typicus tropicalis</i>	4	Ouvert	Diurnes	Fruits/Graines
<i>Petromus</i>		<i>cunealis</i>	1	Ouvert	Diurnes	Fruits/Graines	
Thryonomyidae	<i>Thryonomys</i>	<i>swinderianus</i>	8	Ouvert	Nocturnes	Feuilles/Graminées	
Erethizontidae	<i>Chaetomys</i>	<i>subpinosus</i>	1	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles	
	<i>Coendou</i>	<i>quichua</i>	3	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles	
	<i>Coendou</i>	<i>bicolor</i>	1	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles	
	<i>Coendou</i>	<i>vestitus</i>	1	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles	
	<i>Coendou</i>	<i>prehensilis</i>	1	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles	
	<i>Echinoprocta</i>	<i>rufescens</i>	1	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles	
	<i>Erethizon</i>	<i>dorsatum</i>	3	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles	
	<i>Shiggurus</i>	<i>insidiosus</i>	1	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles	
	<i>Shiggurus</i>	<i>mexicanus</i>	2	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles	
	Dasyproctidae	<i>Myoprocta</i>	<i>pratti</i>	2	Fermé	Diurnes	Fruits/Feuilles
		<i>Myoprocta</i>	<i>acouchi</i>	7	Fermé	Diurnes	Fruits/Feuilles
<i>Dasyprocta</i>		<i>azarae</i>	1	Fermé	Diurnes	Fruits/Feuilles	
<i>Dasyprocta</i>		<i>leporina</i>	1	Fermé	Diurnes	Fruits/Feuilles	
<i>Dasyprocta</i>		<i>fuliginosa</i>	1	Fermé	Diurnes	Fruits/Feuilles	
<i>Dasyprocta</i>		<i>punctata</i>	2	Fermé	Diurnes	Fruits/Feuilles	
<i>Dasyprocta</i>		<i>agouti</i>	2	Fermé	Diurnes	Fruits/Feuilles	
<i>Dasyprocta</i>		<i>variegata</i>	3	Fermé	Diurnes	Fruits/Feuilles	
<i>Dasyprocta</i>		<i>sp.</i>	1	Fermé	Diurnes	Fruits/Feuilles	
Cuniculidae		<i>Stictomys (=Agouti)</i>	<i>sierrae</i>	2	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles
	<i>Stictomys (=Agouti)</i>	<i>taczanovskii</i>	1	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles	
	<i>Agouti</i>	<i>paca</i>	8	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles	
Caviidae	<i>Hydrochaerus</i>	<i>hydrochaeris</i>	7	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Kerodon</i>	<i>moco</i>	1	Ouvert	Diurnes (crépusculaire)	Feuilles/Graminées	
	<i>Kerodon</i>	<i>rupestris</i>	1	Ouvert	Diurnes (crépusculaire)	Feuilles/Graminées	
	<i>Dolichotis</i>	<i>patagonum</i>	6	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Galea</i>	<i>spixii</i>	2	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Cavia</i>	<i>sp.</i>	2	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Cavia</i>	<i>pamparum</i>	2	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Cavia</i>	<i>tschudii</i>	2	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Cavia</i>	<i>aperea azarae</i>	2	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Cavia</i>	<i>porcellus</i>	3	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Caviella</i>	<i>austri salinia</i>	1	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Caviella</i>	<i>austri nigritia</i>	1	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Caviella</i>	<i>sp.</i>	1	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Nanocavia</i>	<i>shiptoni</i>	3	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	
	<i>Monticavia</i>	<i>niata</i>	2	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées	

LISTE DES TAXONS, CHAP. 7

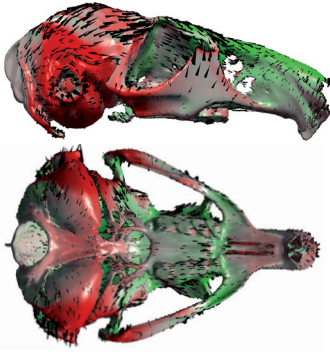
Dinomyidae	<i>Dinomys</i>	<i>occidentalis</i>	2	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles
	<i>Dinomys</i>	<i>branicki</i>	1	Fermé	Nocturnes	Fruits/Feuilles
Chinchillidae	<i>Lagostomus</i>	<i>trichodactylus</i>	1	Ouvert	Diurnes (crépusculaire)	Feuilles/Graminées
	<i>Lagostomus</i>	<i>maximus</i>	5	Ouvert	Diurnes (crépusculaire)	Feuilles/Graminées
	<i>Chinchilla</i>	<i>lanigera</i>	7	Ouvert	Diurnes (crépusculaire)	Feuilles/Graminées
	<i>Lagidium</i>	<i>lockwoodi</i>	2	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées
	<i>Lagidium</i>	<i>vizcaccia</i>	1	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées
	<i>Lagidium</i>	<i>peruanum</i>	3	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées
Abrocomiidae	<i>Abrocoma</i>	<i>schistacea</i>	2	Ouvert	Nocturnes	Feuilles/Graminées
	<i>Abrocoma</i>	<i>sineva</i>	1	Ouvert	Nocturnes	Feuilles/Graminées
	<i>Abrocoma</i>	<i>cinerea</i>	1	Ouvert	Nocturnes	Feuilles/Graminées
	<i>Abrocoma</i>	<i>vaccarum</i>	1	Ouvert	Nocturnes	Feuilles/Graminées
Echimyidae	<i>Echimyus</i>	<i>punctatus</i>	1	Fermé	Nocturnes	Fruits/Graines
	<i>Echimyus</i>	<i>chrysurus</i>	2	Fermé	Nocturnes	Fruits/Graines
	<i>Echimyus</i>	<i>medius</i>	1	Fermé	Nocturnes	Fruits/Graines
	<i>Echimyus</i>	<i>armatus</i>	2	Fermé	Nocturnes	Fruits/Graines
	<i>Mesomys</i>	<i>ferrugineus</i>	2	Fermé	Nocturnes	Fruits/Graines
	<i>Mesomys</i>	<i>hispidus</i>	3	Fermé	Nocturnes	Fruits/Graines
	<i>Myocastor</i>	<i>coypus</i>	10	Fermé	Diurnes	Fruits/Feuilles
	<i>Proechimys</i>	<i>cayenensis</i>	2	Fermé	Nocturnes	Fruits/Graines
	<i>Proechimys</i>	<i>cuvieri</i>	12	Fermé	Nocturnes	Fruits/Graines
	<i>Proechimys</i>	<i>oris</i>	5	Fermé	Nocturnes	Fruits/Graines
	<i>Proechimys</i>	<i>semispinosus</i>	1	Fermé	Nocturnes	Fruits/Graines
	<i>Trichomys</i>	<i>aperoides</i>	1	Fermé	Diurnes (crépusculaire)	Fruits/Graines
	Capromyidae	<i>Capromys</i>	<i>sp.</i>	1	Fermé	Diurnes
<i>Capromys</i>		<i>thoratacus</i>	1	Fermé	Diurnes	Omnivore
<i>Capromys</i>		<i>brownii</i>	1	Fermé	Diurnes	Omnivore
<i>Capromys</i>		<i>melanurus</i>	1	Fermé	Diurnes	Omnivore
<i>Capromys</i>		<i>pilorides</i>	1	Fermé	Diurnes	Omnivore
Octodontidae	<i>Spalacopus</i>	<i>cyaneus</i>	6	Fouisseurs	Nocturnes	Rhizome
	<i>Octodon</i>	<i>degus</i>	6	Ouvert	Diurnes	Feuilles/Graminées
	<i>Octodontomys</i>	<i>gliroides</i>	2	Ouvert	Diurnes (crépusculaire)	Feuilles/Graminées
Ctenomyidae	<i>Ctenomys</i>	<i>budini</i>	1	Fouisseurs	Diurnes	Feuilles/Graminées
	<i>Ctenomys</i>	<i>haigi lentulus</i>	1	Fouisseurs	Diurnes	Feuilles/Graminées
	<i>Ctenomys</i>	<i>knighti</i>	1	Fouisseurs	Diurnes	Feuilles/Graminées
	<i>Ctenomys</i>	<i>coludo</i>	3	Fouisseurs	Diurnes	Feuilles/Graminées
	<i>Ctenomys</i>	<i>optimus</i>	1	Fouisseurs	Diurnes	Feuilles/Graminées

Annexe II

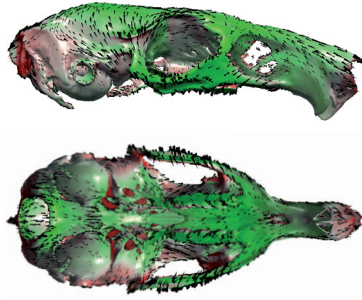
**Déformations morphologiques locales des consensus familiaux crâniens et
mandibulaires par rapport au morphotype moyen
(Analyses en Composantes Principales du chapitre 7)**

Sciurognathi

Ctenodactylidae



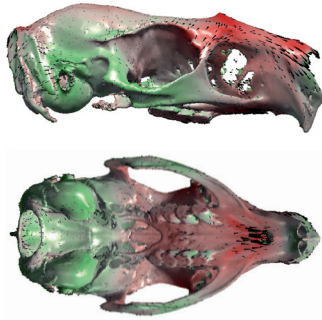
Diatomyidae



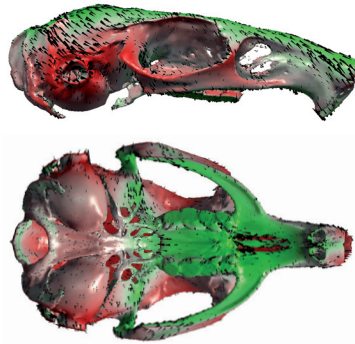
Hystricognathi

Phiomorphes (s.l.)

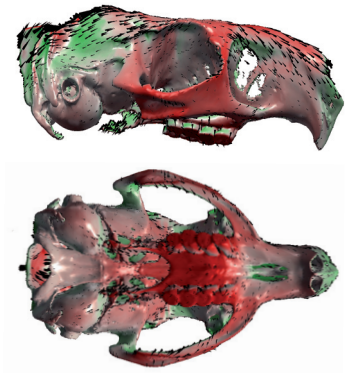
Hystricidae



Petromuridae



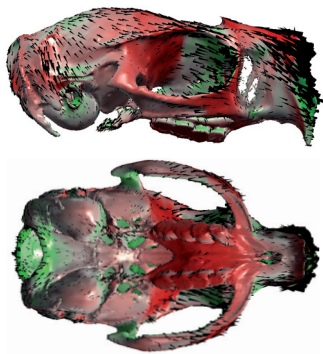
Thryonomyidae



Caviomorphes

Erethizontoidea

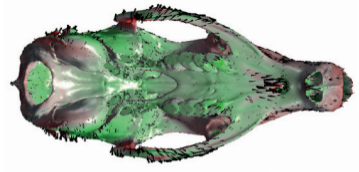
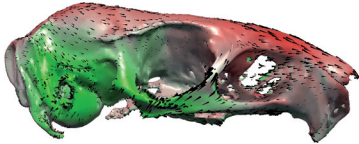
Erethizontidae



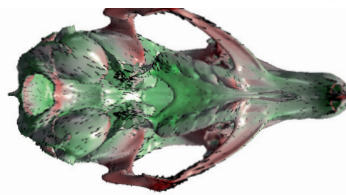
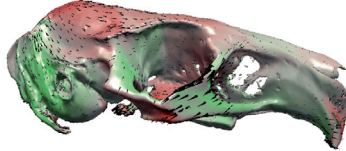
Caviomorphes

Cavioidea

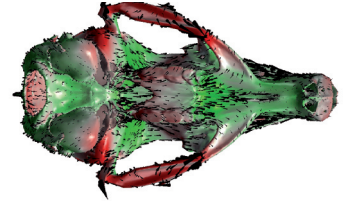
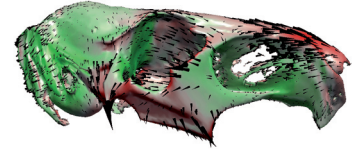
Dasyproctidae



Caviidae

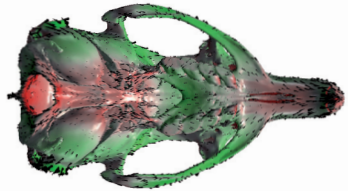
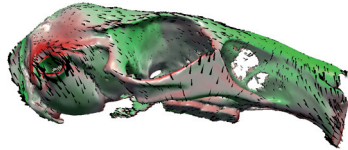


Cuniculidae

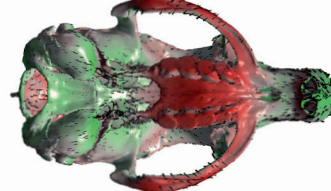
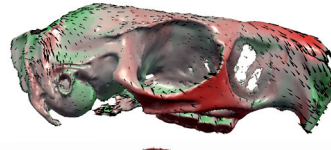


Chinchilloidea

Chinchillidae

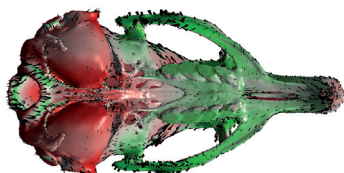
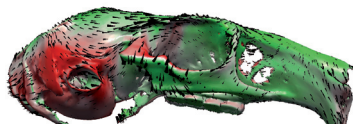


Dinomyidae

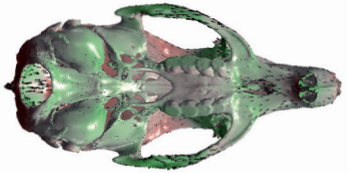
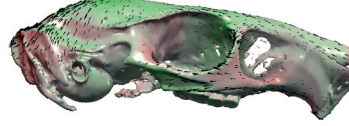


Octodontoidea

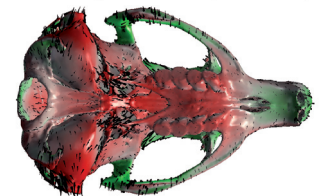
Abrocomiidae



Echimyidae



Ctenomyidae



Sciurognathi

Ctenodactylidae



Diatomyidae



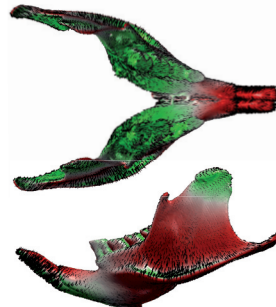
Hystricognathi

Phiomorphes (s.l.)

Hystricidae



Thryonomyidae



Petromuridae



Caviomorphes

Erethizontoidea

Erethizontidae



Caviomorphes

Cavioidea

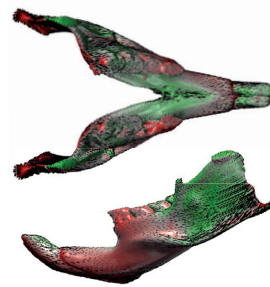
Dasyproctidae



Caviidae

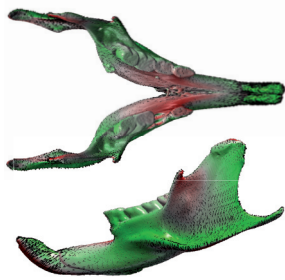


Cuniculidae

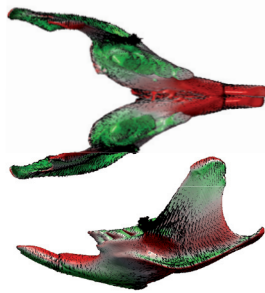


Chinchilloidea

Chinchillidae



Dinomyidae



Octodontoidea

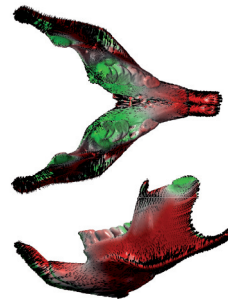
Abrocomiidae



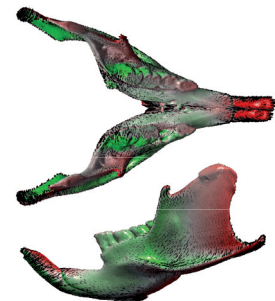
Echimyidae



Ctenomyidae



Octodontidae



Annexe III

Liste des travaux

- Fabre P-H, **Hautier L**, Rodriguez A, Douzery EJP. Diversification history and world vagrancy within rodents: understanding the biggest mammalian radiation with a phylogenetic approach. *Systematic Biology*, in prep.
- Hautier L**, Clavel J, Lazzari V, Gomes Rodrigues H, Vianey-Liaud M. Changes in the direction of mastication during mammalian evolution, and relationships with the remodeling of the masticatory apparatus: the case of the Issiodoromyinae (Rodentia, Mammalia). *Palaios*, Submitted.
- Hautier L**, Saksiri S. Masticatory muscles architecture in the living mammalian fossil *Laonastes aenigmamus* (Rodentia, Diatomyidae): new insights into the evolution of hystricognathy. *Paleobiology*, submitted.
- Hautier L**, Mackaye HT, Lihoreau F, Tassy P, Vignaud P, Brunet M. New material of *Anancus Kenyensis* (Proboscidea, Mammalia) from Toros-Menalla (late Miocene, Chad): contribution to the systematics of African anancines. *Journal of African Earth Sciences*, submitted.
- Hautier L**, Bover P, Alcover JA, Michaux J. Mandible morphometrics, dental microwear pattern, and the palaeobiology of the extinct Balearic Dormouse *Hypnomys morpheus* Bate 1919 (Rodentia, Gliridae). *Acta Paleontologica Polonica*, submitted.
- Hautier L**, Fabre PH, Michaux J. Mandible shape in dwarf tree and flying squirrels (Rodentia, Mammalia): interaction of allometry with phylogenetic and adaptive constraints. *Naturwissenschaften*, submitted.
- Michaux J, **Hautier L**, Simonin T, Vianey-Liaud M. Morphological diversity of the Sciuridae (Rodentia, Mammalia) mandible in relation with phylogeny et adaptation. *Mammalia*, in press.
- Hautier L**, Michaux J, Marivaux L, Vianey-Liaud M. The evolution of the zygomaseteric construction in Rodentia, as revealed by a geometric morphometric analysis of the mandible of *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, in press.
- Noubhani A, **Hautier L**, Tabuce R, Jaeger JJ, M. 2008. Variabilité dentaire et crânienne de *Numidotherium koholense* (Mammalia, Proboscidea). *Geobios* 41: 515-531.
- Adaci M, Tabuce R, Mebrouk F, Bensalah M, Fabre PH, **Hautier L**, Jaeger JJ, Lazzari V, Mahboubi M, Marivaux L, Otero O, Peigné S, Enay R. 2007. Nouveaux sites à vertébrés paléogènes dans la région des Gour Lazib (Sahara nord-occidental, Algérie). *Comptes Rendus Palevol* 6: 535-544.
- Le Loeuff J, Gourrat C, Landry P, **Hautier L**, Liard R, Souillat C, Buffetaut E, Enay R. 2006. A Late Jurassic sauropod tracksite from southern Jura (France). *Comptes Rendus Palevol* 5: 705-709.
- Le Loeuff J, Gourrat C, Landry P, **Hautier L**, Liard R, Souillat C, Buffetaut E, Enay R. 2005. Late Jurassic sauropod footprint sites of southern Jura (France). *Kaupia* 14: 27-31.

Evolution morphologique de l'appareil masticateur des Rodentia (Mammalia) et la question de l'hystricognathie

Chez les mammifères, l'appareil masticateur est une région très plastique du crâne. Pourtant, les traits morphologiques associés ont été largement utilisés à des fins phylogénétiques. A ce titre, la classification des rongeurs a fait l'objet d'intenses débats depuis plus d'un siècle et demi. Dans cette étude, une quantification de la variation morphologique du crâne, permettant de dissocier la part de la phylogénie et des adaptations dans la genèse des formes, apporte un éclairage nouveau sur les modalités d'évolution de ce groupe et sur les relations d'interdépendance entre crâne, mandibule et dentition. Quatre exemples sont ici développés :

1) La famille des Gliridae a développé une condition zygomassétérique hystricomorphe de manière convergente avec les autres familles de rongeurs. L'apparition itérative de patrons crâniens s'accompagne de changements morphologiques similaires de la mandibule.

2) Sélection et contraintes interviennent dans l'évolution de la mandibule des Sciuridae, mais l'allométrie joue un rôle déterminant dans la structuration de l'espace morphologique. Les formes naines démontrent qu'une telle contrainte locale a pu être dépassée par le maintien d'une contrainte sélective.

3) L'espèce insulaire *Hypnomys morpheus* des Baléares a offert l'opportunité d'observer une évolution morphologique crânienne liée aux conséquences d'un relâchement des interactions spécifiques lui permettant d'adopter un régime alimentaire plus généraliste que celui de son ancêtre, *Eliomys*.

4) La quantification de la variation mandibulaire au sein de divers groupements monophylétiques révèle une situation complexe en raison de l'impossibilité, dans quelques cas, d'opter pour l'un des deux types sciurognathe et hystricognathe qui soutiennent la classification sous-ordinale des rongeurs. Une étude portant sur des formes actuelles et éteintes (Diatomyidae, Issiodoromyinae) confirme une acquisition multiple de l'hystricognathie.

En conclusion, si l'histoire évolutive des Rodentia reste exceptionnelle par l'intense diversification des lignées, seul un nombre réduit de solutions morphologiques pour la région zygomassétérique et la mandibule ont été sélectionnées. Une telle situation, qui explique les difficultés de classer les rongeurs sur la base de caractères crâniens, a l'avantage de refléter les multiples cheminements suivis par l'évolution qu'une étude quantitative était à même de pouvoir révéler en s'appuyant sur les phylogénies moléculaires et morphologiques récentes.

Mots clés : Rodentia, Sciurognathi, Hystricognathi, morphologie, mandibules, crânes, morphométrie géométrique, Transformées de Fourier, points homologues, myologie, systématique.

Morphological evolution of the masticatory apparatus in Rodentia (Mammalia) and the origin of hystricognathy.

The mammalian masticatory apparatus is a highly plastic region of the skull that explains why the associated features were used as diagnostic phylogenetical attributes. The classification of the order Rodentia is still a matter of debate since 150 years. In this study, a quantification of shape variation, by separating phylogeny from adaptations in the genesis of shape, brings new insights on the multiple evolutionary pathways followed in the evolution of rodents and on the relationships between changes in skull, mandible and dentition. Four cases are treated:

1) The zygomasseteric hystricomorphous condition of the family Gliridae was achieved convergently with other families of rodents. The convergent evolution of cranial patterns in rodents is associated with a similar mandible shaping.

2) Selection and constraints had a prominent role in shaping the mandible of the Sciuridae. In sciurids, if allometry plays an important role in determining the pattern of morphological diversification, the analysis of dwarf forms showed that some species escaped from this local constraint.

3) The morphological divergence that results from evolution under isolation illustrated by the genus *Hypnomys* in the Balearic islands has allowed an assessment on the effect of the decrease in interspecific interactions associated with island endemic faunas. The mandible of *Hypnomys* recorded an ecological shift that leads to a case of reversion to a more generalized condition compared to that of its ancestor *Eliomys*.

4) The definition of hystricognathy is tackled. A quantification of the morphological variation of the mandible among the order Hystricognathi demonstrates the difficulties in associating a mandibular morphology to one of the two morphotypes that support the long-standing classification of the order Rodentia. A study of extant and extinct groups (i.e. Diatomyidae and Issiodoromyinae) shows that hystricognathy is the subject of convergent evolution.

In conclusion, despite a high diversification of lineages in rodents, only few morphological solutions have been achieved. Our results explain the problems raised by the typological approach of morphological variation of skulls and mandibles and underline the interest of morphometrical analysis applied to well established morphological and molecular phylogenies.

Key words : Rodentia, Sciurognathi, Hystricognathi, morphology, mandibles, skulls, geometric morphometry, Fourier Transform, landmarks, myology, systematics.
