

**UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2
SCIENCES ET TECHNIQUES**

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2

Discipline : Paléontologie

Formation doctorale : Évolution, écologie, ressources génétiques, paléontologie

**École doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences,
Hydrosciences, Environnement (SIBAGHE)**

**ORIGINE ET RADIATION DES CHIROPTÈRES MODERNES :
IMPLICATION DES FAUNES PALÉOGÈNES D'AFRIQUE DU
NORD ET D'ASIE DU SUD**

Thèse présentée et soutenue par

ANTHONY RAVEL

19 Décembre 2012

Dr. Gregg Gunnell	Director of the Division of Fossil Primates, D.L.C., Durham	Rapporteur
Dr. Thierry Smith	Directeur de recherche, I.R.S.N.B, Bruxelles	Rapporteur
Dr. K. Christopher Beard	Curator, C.M.N.H, Pittsburgh	Examineur
Dr. Emmanuel Gheerbrant	Directeur de recherche CNRS, M.N.H.N, Paris	Examineur
Dr. Bernard Sigé	Directeur de recherche CNRS émérite, ISEM-UM2, Montpellier	Membre invité
Dr. Laurent Marivaux	Chargé de recherche CNRS, ISEM-UM2, Montpellier	Directeur
Dr. Rodolphe Tabuce	Chargé de recherche CNRS, ISEM-UM2, Montpellier	Codirecteur

**UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2
SCIENCES ET TECHNIQUES**

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2

Discipline : Paléontologie

Formation doctorale : Évolution, écologie, ressources génétiques, paléontologie

**École doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences,
Hydrosciences, Environnement (SIBAGHE)**

**ORIGINE ET RADIATION DES CHIROPTÈRES MODERNES :
IMPLICATION DES FAUNES PALÉOGÈNES D'AFRIQUE DU
NORD ET D'ASIE DU SUD**

Thèse présentée et soutenue par

ANTHONY RAVEL

19 Décembre 2012

Dr. Gregg Gunnell	Director of the Division of Fossil Primates, D.L.C., Durham	Rapporteur
Dr. Thierry Smith	Directeur de recherche, I.R.S.N.B, Bruxelles	Rapporteur
Dr. K. Christopher Beard	Curator, C.M.N.H, Pittsburgh	Examineur
Dr. Emmanuel Gheerbrant	Directeur de recherche CNRS, M.N.H.N, Paris	Examineur
Dr. Bernard Sigé	Directeur de recherche CNRS émérite, ISEM-UM2, Montpellier	Membre invité
Dr. Laurent Marivaux	Chargé de recherche CNRS, ISEM-UM2, Montpellier	Directeur
Dr. Rodolphe Tabuce	Chargé de recherche CNRS, ISEM-UM2, Montpellier	Codirecteur

A ma famille,

Remerciements

Il est impossible d'« accoucher » d'un tel travail sans le soutien et l'aide que de nombreuses personnes m'ont apportés durant ces trois dernières années. Il est temps de les en remercier et la tâche n'est pas si aisée.

En premier lieu je tiens à exprimer toute ma gratitude à mes deux « chefs », Laurent Marivaux et Rodolphe Tabuce pour m'avoir embarqué dans cette aventure et pour la confiance qu'ils m'ont accordée à mener ce travail. Leur encadrement a été de tout premier ordre et ils sont devenus, pour moi, des modèles à suivre.

Un grand merci donc à Laurent pour sa patience, sa disponibilité, ses conseils et ses encouragements qui m'ont toujours tiré vers le haut. Il a su me re-booste dans les moments de « mou » et m'encourager dans les moments de « dur ». Laurent est un grand chercheur qui a su me transmettre sa passion du terrain, de mouiller sa chemise pour trouver ses propres fossiles, j'ai observé et appris beaucoup auprès de lui. Il m'a également convaincu de l'intérêt indéniable de la cladistique même si je ne me suis pas montré très enthousiaste au début. Je le remercie également pour m'avoir transmis le célèbre « marivaudage ».

Je remercie également très chaleureusement mon co-directeur Rodolphe pour les mêmes qualités d'encadrement. Rodolphe m'a également bien aiguillé sur la systématique pas évidente des chiroptères. Il a également une énorme connaissance des faunes paléogènes nord africaines et des sites associés. Du coup, sur le terrain c'est un réel plaisir de travailler avec lui. Surtout qu'il est capable à lui seul de conduire la « chèvre blanche » sur des milliers de kilomètres sans s'arrêter, RESPECT !

J'adresse mes sincères remerciements à mes rapporteurs Gregg Gunnell et Thierry Smith pour l'honneur qu'ils m'ont fait en ayant accepté d'évaluer mon travail. Je remercie également Emmanuel Gheerbrant, Christopher Beard et Bernard Sigé d'avoir été présents à mon jury de thèse et d'avoir porté un intérêt significatif à l'égard de ce travail. A ce propos, je remercie Emmanuel Gheerbrant d'avoir participé à mes comités de thèse et ainsi d'avoir suivi ma progression durant ces trois années. Une partie de ce travail n'aurait pas été possible sans l'aide de Christopher Beard et de ses collègues de l'IVPP de Pékin, qui m'ont confié le matériel provenant de Chine ; je leur en suis très reconnaissant. Un grand merci tout spécial à Bernard Sigé, « mon mentor » pour les discussions passionnées que j'ai entretenues avec lui. J'ai été très sensible à ses conseils et critiques basés sur son expérience de la recherche et de sa connaissance inégalée des chauves-souris fossiles.

Je n'oublierai jamais mes premiers pas dans la recherche avec mon tout premier stage encadré par Fabrice Lihoreau puis le second encadré par Sylvain Adnet et Julien Claude, je les remercie pour m'avoir accompagné lors de ces différentes phases d'apprentissage. J'en profite pour exprimer toute ma gratitude à la formidable équipe de paléontologie de Montpellier ainsi que celle de l'ISE-M en général. Je tiens à remercier plus particulièrement Monique Vianey-Liaud qui a, au passage, contribué à la découverte du titre et à l'élaboration de l'introduction et de la conclusion, Henri Cappetta, Catherine Girard, Renaud Lebrun, et bien sûr Pierre-Olivier Antoine qui m'a toujours soutenu, porte un grand intérêt à mon travail et que j'admire beaucoup (en espérant pouvoir participer un de ces jours à l'une de ces aventures sud-américaines).

Je tiens à exprimer un grand merci à Anne-Lise Charruault à qui je dois la découverte de la plupart des fossiles que j'ai pu étudier durant cette thèse. Elle m'a également beaucoup aidé dans l'acquisition et le traitement des images en 3D ainsi que sur tout l'aspect technique. Un grand merci à Bernard Marandat avec qui j'ai eu des discussions passionnantes et qui m'a permis d'accéder aux spécimens du Quercy. Je remercie également Suzanne Jiquel qui s'efforce de maintenir les collections « extrêmement riches » de Montpellier vers le haut et qui venait me voir régulièrement pour me montrer ses trouvailles en chiroptères. Mes remerciements vont également à toutes les personnes du laboratoire qui ont fourni un soutien matériel à mon travail, à Yannick Frontera et Bernard Orth pour leur aide informatique, à Christine Bibal, notre bibliothécaire toujours disponible, et à Sylvie Agret pour la mise à disposition de la plateforme de morphométrie. Je remercie également Chantal Cazevieille et Cécile Sanchez pour leur gentillesse et leur disponibilité qui ont facilité l'acquisition des photos MEB au CRIC. Un grand merci également à Laurence Meslin pour ses qualités de dessinatrice qui permettent d'avoir un autre regard sur le matériel. J'exprime toute ma gratitude à Jean-Marc Pons, Jacques Cuisin et Christine Argot pour leur accueil dans les collections de chiroptères actuels et fossiles du MNHN et qui m'ont accordé le droit de mouler les nombreux spécimens qui ont été indispensables à ma familiarisation du sujet.

Pendant c'est trois années de thèse j'ai effectué, par chance, plusieurs missions sur le terrain en Afrique du Nord grâce à Laurent et Rodolphe qui m'ont fait découvrir cet aspect de la recherche que j'affectionne particulièrement. Je tiens à remercier Mustapha Ben Hadj Ali et plus globalement l'ONM de Tunis pour nous avoir autorisés à aller sur les sites et à étudier le matériel. Je remercie également Bernard, Anne-Lise, Suzanne et Monique qui ont également participé à la mission tunisienne qui a conduit à un tournant bienvenu dans ma thèse. Je remercie Gilles Merzeraud de l'équipe de Géosciences de Montpellier pour ses explications très claires *in situ* de la géologie de Chambi et de Kébar. Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à Mustapha Bensalah, Mohammed Mahboubi, Mohammed Adaci et Fateh Mebrouk et aux autres géologues et paléontologues des universités de Tlemcen, d'Oran et de Jijel qui nous facilitent grandement la logistique des missions en Algérie. On peut aisément dire que sans eux on serait coincés à Oran. Je les remercie pour m'avoir fait découvrir ce pays magnifique qu'est l'Algérie. J'en profite pour exprimer mes remerciements aux autorités algériennes de Béchar, de Tindouf et d'El Bayadh ainsi que les algériens qui nous ont accueillis avec une grande générosité. Un merci à Helder Gomez Rodriguez « le portugais » qui nous a accompagné lors de ma première mission en Algérie et qui a testé avant moi la douche électrisante dans un hôtel à Oran ! Et à Renaud Lebrun qui était présent lors de ma deuxième expédition et qui nous a fait profiter de ses qualités en lecture et en chant.

Je tiens à remercier également pour leur accueil, l'équipe du *Carnegi Museum of Natural History* de Pittsburgh. Un grand merci à Christopher Beard et à sa femme pour ce restaurant éthiopien agrémenté d'un vin français acheté au préalable, une expérience inoubliable. Merci à Allan Tabrum qui m'a accueilli dans les collections et préparé les moulages des spécimens de Shanghuang d'une grande qualité. Un grand merci à Marie Dawson pour sa joie communicative et son accueil chaleureux. Je remercie également Pauline Coster à qui je dois la réalisation des photos MEB du matériel de Shanghuang.

J'adresse un grand merci à Thierry Pélissié, et à sa fine équipe de spéléologues aguerris pour l'agréable semaine de prospection et de spéléologie dans les phosphatières du Quercy.

Ce travail a été subventionné par L'ANR-ERC Palasiafrica notamment par le financement de la plate-forme d'imagerie, des séances aux MRI, des produits de manipulation, et aussi par le financement de différentes missions et congrès à l'étranger [Tunisie, Algérie, Etats Unis et Allemagne]. Je remercie également la plateforme Montpellier RIO Imaging (MRI) pour avoir facilité l'accès au scanner. Ce travail a aussi bénéficié d'aides à la mobilité internationale accordées par l'école doctorale SIBAGHE pour le séjour au Carnegie Museum of Natural History de Pittsburgh. Le Pôle EVAP a également fourni une aide financière pour le congrès de la SVP qui s'est déroulé à Pittsburgh aux Etats Unis.

Je tiens à consacrer la fin de ces remerciements à mes proches, amis et famille, qui ont toujours été là pour me soutenir « pour le meilleur et pour le pire ». Je fais une première dédicace à ma colocataire de bureau Maëva Orliac et à son petit Aloys qui a partagé pendant 9 mois notre bureau (et de père Pierre-Olivier Antoine, je tiens à le préciser). Ce fut un plaisir et un régal de partager ces moments avec elle, à réinventer la langue espagnole (et autres) et à tous nos autres délires (GRODZILLA ! GRODZILLA ! GRODZILLAAA !). Une équipe ne serait rien sans son cortège de doctorant dont j'ai fait partie. A mon amie Anusha pour sa gentillesse et sa générosité, elle, qui est partie en éclairceuse en thèse avant moi avec le même « chef ». Elle m'a coaché durant ces trois années afin que je puisse faire au mieux. Un grand merci à ma pote de galère Laure Danilo et à nos « Bonjour, je suis Batman » quotidiens (ne faites jamais un pari avec Laure vous êtes perdant dans tout les cas). Aux « anciens », Helder et Lionel à qui j'ai piqué le bureau, et Guillaume alias « Jo » pour leur conseil et leur bonne humeur. Enfin, je remercie et j'encourage les petits nouveaux de l'équipe et très bientôt futurs docteurs Julien, Abdu, Léa et Sébastien. Un merci à mes collègues de master (Laure, Alice, Anaëlle, Ornella, Stéphanie, Noémie, Sandra, Antoine et Julien) pour l'ambiance joviale que l'on a entretenue sans se « bourrer le mou », une promo qui a donné naissance à un grand nombre de docteurs. A la team Girapois (Laure, Jonathan, Arnaud, Anusha, Muriel, Laurana, Flore, Simon, Guillaume et Jeanne), cette aventure n'est pas encore finie et j'espère que nous arriverons à réaliser ce projet qui nous tient à cœur. Je remercie également mes proches amis de Montpellier Arnaud, Croma, Pitch, Ju, Audrey (alias « Docteur Drey »), Jennifer, ma pote de slack Yasmine, et tous mes autres amis trop nombreux pour pouvoir faire un listing exhaustif. Une dédicace également à mes potos de mon village natal, ce village flanqué en haut d'une colline que le monde nous envie, à nos traditions du Noël et du jour de l'an, parce qu'on est désinvolte et que l'on a l'air de rien 'GASSIN représente' sponsorisé par « La Chèvre ».

Ayant des valeurs familiales indéfectibles, je finirai donc par ma famille, tout spécialement mes parents et mes deux sœurs à qui je dédie cette thèse. Leur soutien est celui qui compte le plus pour moi et ils n'ont jamais hésité à me le donner. C'est grâce à eux que je suis arrivé là où j'en suis. Je ne serais jamais assez reconnaissant envers eux et tout le reste de ma nombreuse famille. A défaut de mot assez fort pour leur exprimer toute ma gratitude je terminerai par ce mot en lettres capitales, MERCI !

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
Chapitre I – MATÉRIEL ET MÉTHODES	11
A – Localités et origines du matériel étudié.....	12
B – Morphologie et terminologie des dents jugales.....	14
C – Les schémas dentaires	16
D – Prises de mesures.....	19
E – Analyse cladistique	19
Chapitre II – LES NOUVEAUX CHIROPTÈRES DE L’ÉOCÈNE MOYEN DE SHANGHUANG (PROVINCE DE JIANGSU, CHINE)	20
Abstract	21
Introduction	22
A – Systematic palaeontology.....	24
<i>Bianfuia shanghuangensis</i> gen. et sp. nov.	24
? Rhinolophidae indet.	36
Rhinolophoidea indet.....	37
? Rhinopomatidae indet.	38
Microchiroptera indet.	40
B – Cladistic analysis	41
B.1 Material and Method	43
B.2 Results	44
C – Hipposideridae and Rhinolophidae, the twin families.....	46
D – The early evolutionary history of Rhinopomatidae.....	49
E – Modern bat radiation.....	50
Conclusion.....	51
Chapitre III – LE PLUS ANCIEN CHIROPTÈRE D’AFRIQUE PROVENANT DE L’ÉOCÈNE INFÉRIEUR D’EL KOHOL	53
Abstract	54
Introduction	55
A – Systematic palaeontology.....	59
”Eochiroptera” indet.	59
A.1 Description of the upper molar (UMC-KD-01)	60
A.2 Description of the trigonid (UMC-KD-02).....	60
A.3 Description of the talonid (UMC-KD-03)	61
B – Comparison and discussion	63
C – Paleobiogeography: diversity and expansion of ancient bats	67
Chapitre IV – LES PHILISIDAE ET L’ENDÉMISME NORD AFRICAIN	69

Partie 1 : Le nouveau grand Philisidae de l'Éocène inférieur-moyen de Chambi, Tunisie 70

Abstract	70
Introduction	71
A – Systematic palaeontology	73
<i>Witwatia sigei</i> nov. sp.....	73
B – Discussion.....	77

Partie 2 : Révision de la famille des Philisidae 81

Abstract	81
Introduction	82
A – Systematic palaeontology	85
<i>Dizzya exsultans</i>	85
<i>Witwatia sigei</i>	89
B – Phylogenetic analysis	92
B.1 Phylogenetic background.....	92
B.2 Material and Method	94
C – Results	95
D – Discussion of the phylogenetic tree.....	98
D.1 The place of the Philisidae within the Vespertilionoidea and their evolutionary history	98
D.2 <i>Dizzya</i> as a basal taxon of the Philisidae	98
D.3 The paraphyly of the genus <i>Philis</i>	99
D.4 <i>Witwatia</i> as a terminal taxon of the Philisidae	101
E – Paleobiogeography and Paleoecology	101
E.1 African origin of the Vespertilionoidea?	101
E.2 Body mass of Philisidae.....	105
E.3 Occlusion and Functional morphology.....	106
Conclusion.....	111

Chapitre V – LES NOUVELLES FAUNES DU PALÉOÈNE NORD AFRICAINE..... 112

A – Systématique	114
<i>Necromantis? fragmentum</i> nov. sp.....	114
<i>Palaeophyllophora? tunisiensis</i> nov. sp.	123
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i> nov. sp.	130
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i> nov. sp.	137
<i>Vespertiliavus? aenigma</i> nov. sp.....	146
<i>Pseudovespertiliavus parva</i> nov. gen. nov. sp.....	153
<i>Khoufechia gunnelli</i> nov. gen. nov. sp.	159
Vespertilionidae indet.	167
<i>Drakonycteris glibzegdouensis</i> nov. gen. nov. sp.	169
<i>Chambinycteris pusilli</i> nov. gen. nov. sp.	177
B – Analyses cladistiques.....	188
B.1 Hipposideridae et Rhinolophidae.....	188
B.1.1 Matériel et méthode	188

B.1.2 Résultats	189
B.1.3 Discussion de l'arbre phylogénétique.....	192
B.1.3.a) Discussion sur le genre <i>Palaeophyllophora</i>	192
B.1.3.b) Discussion sur le genre <i>Hipposideros</i>	193
B.2 Emballonuridae et Nycteridae	194
B.2.1 Matériel et méthode	194
B.2.2 Résultats	195
B.2.3 Discussion de l'arbre phylogénétique.....	198
B.2.3.a) <i>Khoufechia gunnelli</i> nov. gen. nov. sp., taxon basal du clade Nycteridae	198
B.2.3.b) <i>Pseudovespertiliavus parva</i> nov. gen. nov. sp., un Emballonuridae primitif	199
B.2.3.c) La paraphylie du genre <i>Vespertiliavus</i>	200
B.2.3.d) <i>Chambynicteris pusilli</i> nov. gen. nov. sp., la base des Emballonuridae ?	201
C – Les implications Paléobiogéographiques	201
C.1 Les débuts de l'histoire évolutive des Hipposideridae	201
C.2 Implication sur l'origine des Emballonuroidea	203
C.3 Une histoire évolutive des Nycteridae étroitement liée à l'Afrique.....	204
C.4 La dispersion des Emballonuridae durant l'Éocène.....	205
D – Paléoécologie.....	206
D.1 Estimation des masses corporelles.....	206
D.1.2 Matériel et méthodes	206
D.1.3 Résultats.....	207
D.2 Discussion sur la Paléoécologie	209
D.2.1 Paléobiodiversité.....	210
D.2.2 La prédation chez les microchiroptères, rôle de l'écholocation et du vol.....	210
D.2.3 La taphonomie	212
CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPÉCTIVES.....	214
A – Conclusion.....	215
B – Perspectives	219
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	222
ANNEXE	243
Annexe 1 : Planches.....	245
Annexe 2 : Mesures et références des spécimens.....	273
Annexe 3 : Matrices et descriptions des caractères.....	285
Annexe 4 : Matériel de comparaison provenant du M.N.H.N.....	322

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Les « chauves-souris » appartiennent à l'ordre des chiroptères (Chiroptera), qui représente l'un des groupes de mammifères placentaires les plus diversifiés, après les rongeurs (par ex. : Simmons, 2005a&b). Ainsi, avec plus de 1200 espèces recensées dans la nature actuelle, cet ordre contient 20% de la diversité spécifique mammalienne (Wilson et Reeder, 2005), répartie en 20 familles (+ 6 éteintes). La singularité des chiroptères réside dans le fait qu'ils sont les seuls mammifères placentaires doués du vol actif (vol battu), à distinguer du vol plané que pratiquent certains rongeurs (Anomaluridae, Sciuridae-Petauristinae) et dermoptères (Cynocephalidae). Généralement actifs la nuit, ils peuvent s'orienter dans l'obscurité en pratiquant l'écholocation (émission d'ultrasons au niveau du larynx), spécialisation particulièrement bien développée chez la plupart des espèces actuelles, la plupart des mégachiroptères exceptés (cf. ci-après). Ces deux adaptations - clé, vol battu et écholocation, ont largement contribué au succès évolutif de l'ordre qui vit aujourd'hui sur l'ensemble du globe à l'exception des latitudes extrêmes. Le type de locomotion des chiroptères est un élément essentiel à la compréhension de leur histoire biogéographique, notamment celle des événements de dispersion et de migration qui ont conditionné leur histoire évolutive.

Sur la base des critères morphologiques et paléontologiques, les chiroptères sont habituellement divisés en deux sous-ordres (Koopman, 1994 ; Simmons, 1998 ; Simmons et Geisler, 1998) :

- Les **Microchiroptera** : ce sous-ordre renferme l'essentiel de la diversité des chiroptères avec 19 familles. Ces chauves-souris sont nocturnes, essentiellement de petites tailles, et pratiquent l'écholocation. La grande majorité des espèces de microchiroptères sont insectivores, exception faite des Phyllostomidae qui incluent des espèces frugivores, nectarivores, hématophages, et carnivores. Ils occupent la totalité de l'aire de répartition de l'ordre sur l'ensemble du globe, les latitudes extrêmes exceptées. De façon consensuelle, les microchiroptères sont divisés en deux groupes (Hutcheon et Kirsch, 2006 ; Koopman, 1985, 1994 ; Simmons et Geisler, 1998 ; Fig. 1) : les Yinochiroptera Koopman 1985 (microchiroptères à prémaxillaire

absent ou mobile par rapport au maxillaire) et les Yangochiroptera Koopman 1985 (microchiroptères à prémaxillaire fusionné avec le maxillaire).

- Les **Megachiroptera** : ce sous-ordre inclut généralement des formes diurnes de grandes tailles, possédant un régime frugivore-nectarivore, et pour la plupart dépourvu de capacité d'écholocation. Le groupe se compose d'une unique famille, les Pteropodidae. La répartition géographique des mégachiroptères se limite à l'Afrique et l'Asie subéquatoriale.

Si la plupart des études phylogénétiques récentes, qu'elles soient basées sur des caractères morphologiques ou moléculaires, soutiennent la monophylie de l'ordre Chiroptera, pour l'heure, il n'y a pas de consensus autour des relations sous-ordinales. La morphologie serait plutôt en faveur d'une dichotomie majeure au sein de l'ordre, considérant les microchiroptères et les mégachiroptères comme deux groupes naturels (monophylétiques). Les molécules soutiennent en revanche des relations beaucoup plus complexes en plaçant certaines formes de microchiroptères (Rhinolophidae) plus près des mégachiroptères (Pteropodidae) que des autres familles de microchiroptères (dès lors paraphylétiques ; Fig. 1). A ces problèmes de résolution sous-ordinale se greffe également la question cruciale de la position de l'ordre au sein des mammifères placentaires. Cette question est encore vivement débattue dans la mesure où les phylogénies fondées sur les données moléculaires et celles basées sur les caractères morpho-anatomiques ne font pas consensus (Springer et al., 2004). Les données morphologiques suggèreraient plutôt d'étroites relations de parenté du clade Chiroptera avec les Dermoptera (Chiroptera + Dermoptera = Volitantia), Scandentia et Primates au sein des Archonta (par ex. : Wible et Novacek, 1988 ; Beard, 1993 ; Szalay et Lucas, 1993 ; Simmons, 1993, 1995 ; Myamoto, 1996). Le lien de parenté entre les chiroptères et les dermoptères impliquerait une transition du vol plané (dermoptère) vers le vol battu (chiroptère). Mais de nombreuses données séquentielles provenant de multiples gènes supportent une origine des chiroptères au sein des Laurasiatheria (par ex. : Springer et al., 2003 ; Gunnell et Simmons, 2005). Cette dernière hypothèse semble s'orienter vers un consensus, mais la position des chiroptères au sein de ce clade est encore débattue. Ils se placent parfois en groupe frère des Eulipotyphla (hypothèse la moins soutenue) incluant les groupes « insectivores » tels que les Soricidae, les Talpidae, et les Erinaceidae (par ex. : Onuma et al., 2000 ; Nikaido et al.,

2001), parfois à la base des Ferungulata incluant les ordres Cetartiodactyla, Perissodactyla, et Carnivora (par ex. : Nikaido et al., 2000 ; Springer et al., 2003) ou encore, plus récemment, ils formeraient la base du clade nommé les Pegasoferae incluant également les ordres Perissodactyla, Pholidota et Carnivora (Nishihara et al., 2006 ; Shattuck et Williams, 2010). Aussi, en l'absence d'un contexte phylogénétique précis, les origines phylogénétique et géographique du clade Chiroptera demeurent obscures, tout comme leurs premières phases de diversification et de différenciation familiale, ou leur dispersion à l'échelle du globe. L'étude des formes fossiles s'avère donc indispensable pour élucider d'une part les modalités évolutives des morphologies, et d'autre part éclaircir les relations phylogénétiques du groupe ainsi que les mouvements de dispersions pendant leurs premières phases de diversification.

Le registre fossile Cénozoïque des chiroptères s'étale sur plus de 50 millions d'années. A l'exception de l'Antarctique, on retrouve des chauves-souris fossiles sur presque tous les continents dès l'Eocène inférieur, notamment dans les formations sédimentaires déposées dans des régions aux conditions climatiques tropicales ou subtropicales. Toutefois, les fossiles des tous premiers chiroptères sont rares et peu diversifiés. Les spectres de taille, de morphologie corporelle et d'adaptations écologiques chez les chiroptères fossiles du début du Tertiaire apparaissent moins étendus que ceux observés chez les formes actuelles. On estime que leur registre fossile documente moins de 15% de la paléodiversité totale du groupe au niveau générique (Eiting et Gunnell, 2009). La grande fragilité de leur squelette (présentant des os légers et fins, adaptés au vol) est peu propice à la préservation lors de la fossilisation. Les fossiles de chiroptères du Paléogène, à l'exception notable de quelques squelettes complets remarquables, consistent presque essentiellement en des dents isolées, de taille généralement petite, et montrant un schéma tribosphénique basique très proche de celui de certaines formes primitives « insectivores » (par ex. : Nyctitheriidae, Soricidae, Erinaceidae). Le registre fossile montre que plusieurs lignées de chiroptères apparaissent subitement au début de l'Eocène et presque simultanément sur plusieurs continents. Cette distribution cosmopolite mais fragmentaire soulève de nombreuses questions quant à l'origine géographique des chiroptères et à leur rapidité de dispersion. De plus, la position des formes fossiles paléogènes au sein de la phylogénie des chiroptères modernes reste en débat. Il est alors difficile d'évaluer l'impact de ces formes sur les dichotomies sous-ordinales selon qu'elles représentent des lignées avortées d'une ancienne radiation ou qu'elles appartiennent à des groupes-souches de chiroptères modernes.

INTRODUCTION

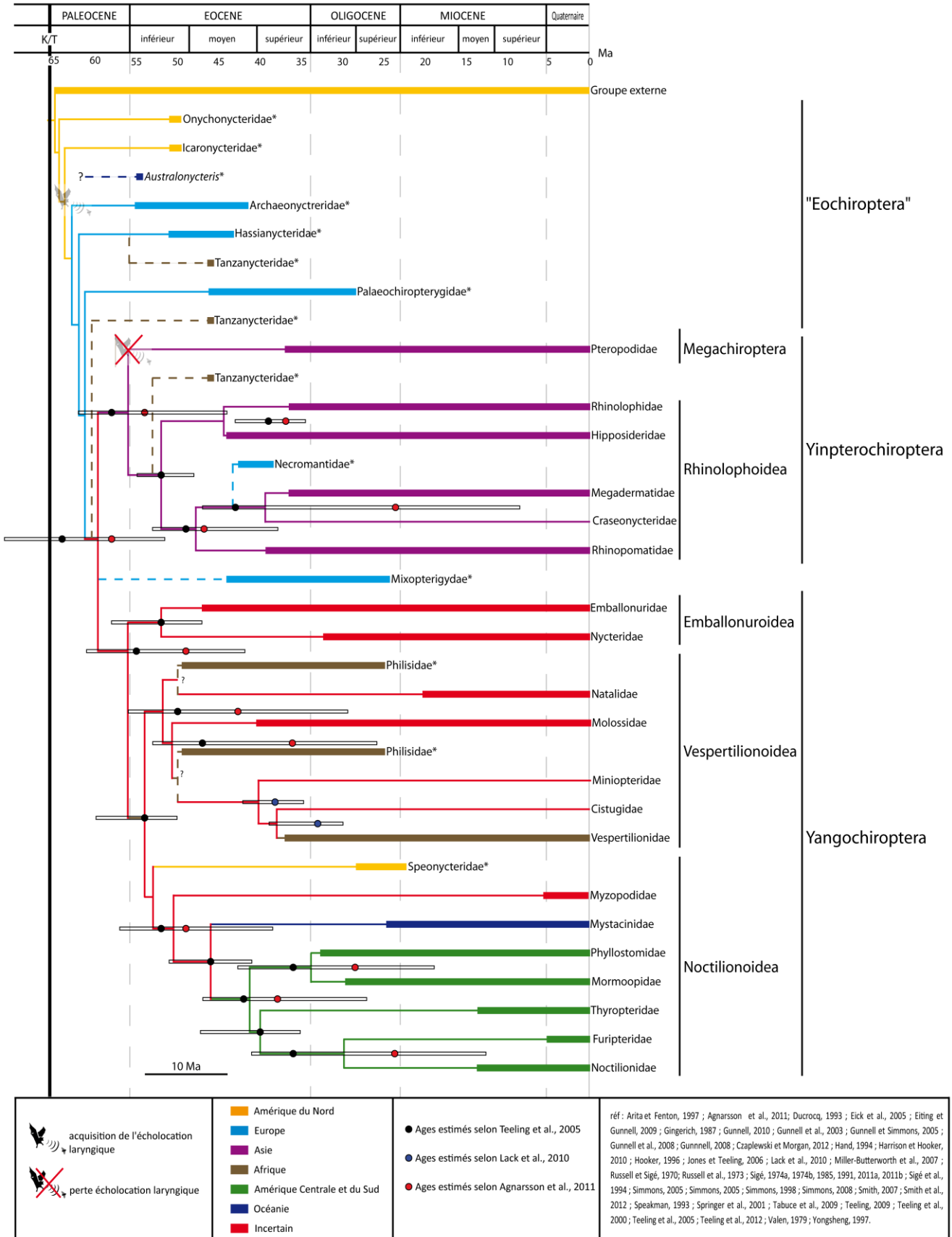


Figure 1. Reconstruction de la phylogénie intra-ordinale des chiroptères selon une synthèse des hypothèses proposées par l'analyse de données morphologiques, paléontologiques et moléculaires. Les familles fossiles sont indiquées par un « * » après le nom. Les traits épais représentent les différentes lignées majeures depuis leurs plus anciennes occurrences attestées dans le registre paléontologique. Les traits fins représentent les lignées fantômes depuis des âges de divergences estimés selon le registre fossile et l'horloge moléculaire. Les traits en pointillés représentent les lignées fossiles dont la position phylogénétique n'a pas encore abouti à un consensus. Plusieurs positions phylogénétiques ont été proposées pour les Philisidae et les Tanzanycteridae sur la base d'une argumentation valable mais ne proposant pas de consensus (Sigé, 1985 ; Gunnell et al., 2003). Les couleurs correspondent à l'origine géographique supposée de chaque lignée en grande partie inspirée de la phylogéographie proposée par Teeling et al., 2005.

Les plus anciens représentants de l'ordre sont attestés dans des localités datées de l'Éocène inférieur en Amérique du Nord et du Sud (Beard et al., 1992 ; Simmons et Geisler, 1998 ; Tejedor et al., 2005 ; Czaplewski et al., 2008 ; Simmons et al., 2008 ; Smith et al., 2012), en Europe (Sigé, 1991a ; Russell et al., 1973 ; Smith et al., 2012 ; Tabuce et al., 2009), en Afrique (Sigé, 1991b ; Ravel et al., 2011a&b), en Asie (Smith et al., 2007, 2012), et en Australie (Hand et al., 1994). Ces fossiles documentent la première phase de radiation expansive des chauves-souris. Leur apparition soudaine dans le registre fossile fait suite à un rapide épisode de réchauffement climatique enregistré à l'échelle du globe et qui caractérise la limite Paléocène-Eocène il y a -55 millions d'années (PETM, pour « *Paleocene-Eocene Thermal Maximum* »). L'apparition des chiroptères au début de l'Eocène coïncide également avec une augmentation de la diversité des plantes et à un pic de diversité des insectes à cette époque (par ex. : Teeling et al., 2005). Bien que faiblement documentée, d'un point de vue taxinomique, la diversité des chiroptères basaux durant l'Eocène est toutefois remarquable puisqu'ils sont répartis entre six familles (les « Eochiroptera » : Onychonycteridae, Icaronycteridae, Archaeonycteridae, Hassianycteridae, Palaeochiropterygidae, et Tanzanycteridae). Les « Eochiroptera » *sensu* Van Valen (1979), également appelés chiroptères archaïques, n'appartiendraient manifestement à aucun des grands ensembles modernes de chiroptères, et seraient des groupes-souches du clade Chiroptera (Fig. 1 ; Simmons et Geisler, 1998 ; Smith et al., 2012). Ces chiroptères, aux caractères primitifs généralisés observés au niveau postcrânien et dentaire, présentent toutefois une morphologie globalement typique des microchiroptères insectivores actuels : cette morphologie témoignerait de leur adaptation au vol battu ainsi que de leur capacité d'écholocation (Simmons et Geisler, 1998 ; Simmons et al., 2008, 2010). Si ces fossiles semblent documenter la première phase de radiation impliquant des lignées avortées de chiroptère, qu'en est-il des formes modernes ? Plus de la moitié des 30 familles de chiroptères recensées (éteintes et actuelles) sont reconnues dès l'Eocène définissant une véritable radiation explosive. On y trouve notamment, à côté des

« Eochiroptera », les représentants de huit familles actuelles (Pteropodidae, Rhinolophidae, Rhinopomatidae, Hipposideridae, Megadermatidae, Emballonuridae, Molossidae, et Vespertilionidae). Le registre fossile des chiroptères, à l'Éocène inférieur, montre que les plus anciennes familles modernes ne sont documentées qu'en Afrique tandis que leur peuplement ancien en Europe et Amérique du Nord n'est attesté qu'à partir de l'Eocène moyen, et à l'Eocène supérieur en Asie et Australie. Ainsi, l'Afrique semble jouer un rôle important dans l'émergence et la dispersion des groupes actuels de chauve-souris (Fig.2).

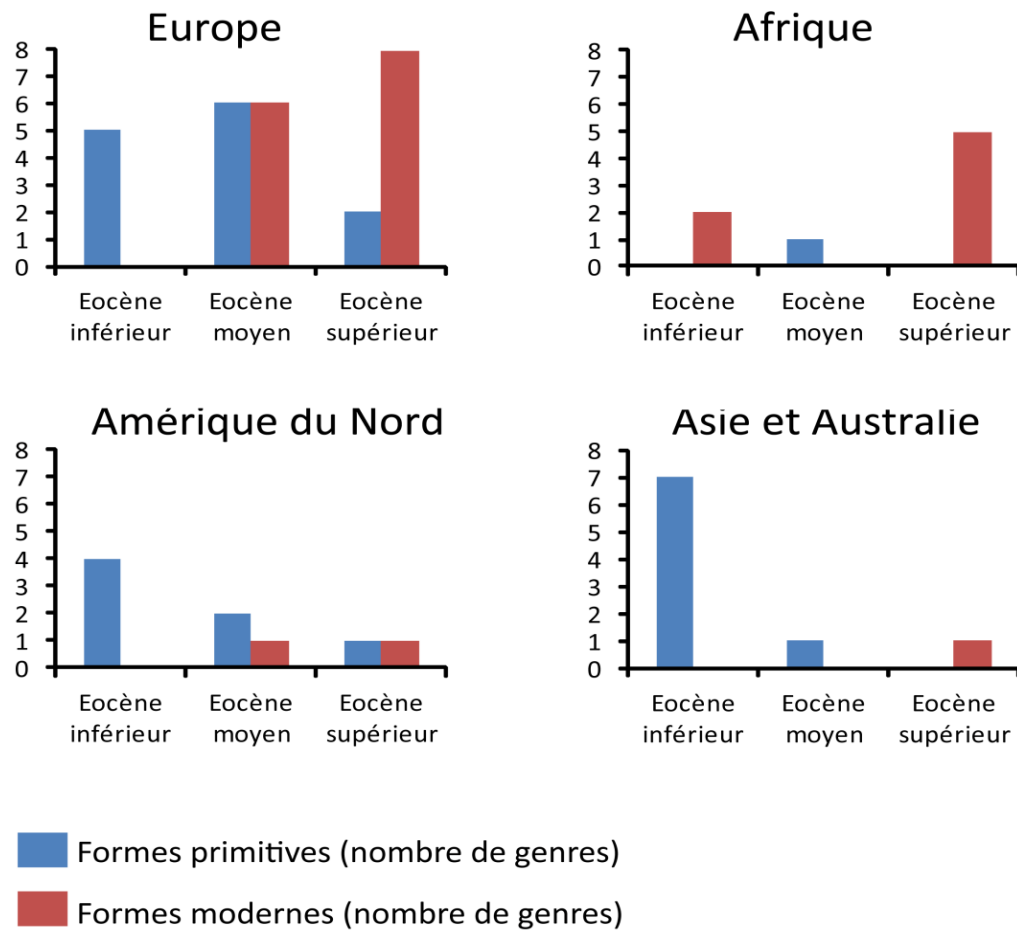


Figure 2. Composition des faunes de chiroptères de l'Éocène sur les différents continents (mise à jour depuis Gunnell, 2005). Les formes incertaines ne sont pas prises en compte. L'axe des ordonnées représente le nombre de genres. Le genre *Stehlinia* est ici considéré comme un Palaeochiropterygidae (Smith et al., 2012).

Or l'Asie, et notamment l'Asie tropicale et subtropicale, apparaît généralement comme l'un des principaux centres de diversification de plusieurs groupes modernes de mammifères (« hot spot » de paléobiodiversité ; par ex. : Beard, 1998). En irait-il autrement des chiroptères, au

profit de l'Afrique ? Chez les chiroptères, les relations phylogénétiques déduites des nombreuses données moléculaires suggèrent une origine asiatique pour le grand ensemble Yinpterochiroptera (Rhinolophidae + Hipposideridae + Mégadermatidae + Craseonycteridae + Rhinopomatidae + Pteropodidae). L'histoire biogéographique de ce groupe se limiterait à l'Ancien Monde (Teeling et al., 2005). À ce jour, les quelques informations disponibles sur les chiroptères du Paléogène asiatique se limitaient aux taxons connus du début de l'Eocène inférieur, provenant des mines de lignite de Vastan en Inde (Smith et al., 2007), et des bassins sédimentaires situés en Chine Centrale (provinces de *Henan* et *Shanxi*) et datés de la fin de l'Éocène moyen (Tong, 1997). De même qu'en Europe et en Amérique du Nord, les restes fossiles de chiroptères de ces sites attestent de la seule présence des « Eochiroptera », mais n'avaient révélé jusqu'ici aucune trace de formes plus modernes de chiroptères. Pourtant, à l'Éocène supérieur, dans le dépôt ligniteux de Krabi, situé en Thaïlande péninsulaire, une seule dent (Ducrocq et al., 1993) atteste la présence du plus ancien ptéropodidé connu (mégachiroptère). Cette découverte conférait ainsi un rôle certain à l'Asie du Sud dans la différenciation depuis les « Eochiroptera » de certains groupes de chiroptères modernes comme les mégachiroptères. Cependant les questions sur l'origine asiatique et les dispersions des microchiroptères modernes demeurent. Une faune inédite provenant des remplissages karstiques de Shanghuang dans la Province de Jiangsu en Chine et datée du milieu de l'Eocène moyen est étudiée ici (mise à disposition par K. Christopher Beard). Il s'agissait de déterminer si elle contenait seulement des « Eochiroptera » ou bien également des familles modernes. Dans le cadre de cette recherche de l'origine des premières radiations et dispersions des chiroptères, centrée sur les faunes africaines éocènes, la faune de Shanghuang servira d'élément de comparaison, au même titre que certaines faunes européennes. Une analyse cladistique permettra également de visualiser la position phylogénétique des formes asiatiques servant ainsi aux interprétations paléobiogéographiques sur les premières de radiation des chiroptères en Asie.

Jusqu'ici, les informations disponibles sur les chiroptères du Paléogène africain étaient encore très fragmentaires et se limitaient aux taxons connus de l'Éocène inférieur terminal – Éocène moyen basal de Chambi en Tunisie (Sigé, 1991b), de Aznag au Maroc (Tabuce et al., 2005), et du début de l'Eocène moyen de Mahenge en Tanzanie (Gunnell et al., 2003), de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène inférieur du Fayum en Égypte (Sigé, 1985 ; Gunnell et al., 2008), et de l'Oligocène inférieur de Taqah du Sultanat d'Oman (Sigé et al., 1994). Les fossiles

éocènes de Tunisie documentent un représentant des Rhinolophoidea et un autre appartenant aux Vespertilionoidea (Philisidae), alors qu'à la même époque ne sont présents sur les continents nordiques que les chiroptères archaïques (« Eochiroptera »). Plus de 10 millions d'années séparent le gisement de Chambi en Tunisie des premiers gisements du Fayum en Égypte (niveau BQ-2, L-41, et I). Dans ces derniers, datés de l'Eocène supérieur, des taxons témoignent de la présence de quatre familles modernes de chiroptères (Rhinopomatidae, Emballonuridae, Megadermatidae et Vespertilionidae), en plus des Philisidae. A l'Oligocène, deux autres familles de chiroptères modernes (Hipposideridae et Nycteridae) s'ajoutent au registre arabo-africain, sur la base des fossiles récoltés dans le Sultanat d'Oman. Dès lors, il semble évident que l'Afrique a joué un rôle capital dans l'émergence et l'histoire évolutive de plusieurs groupes de chiroptères modernes. Cependant le registre fossile restait trop limité pour identifier les formes intervenant dans les premières phases de radiation et de dispersions des chiroptères africains. Dans le cadre des missions de terrain du programme ANR-ERC PALASIAFRICA (laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier) menées depuis ces dernières années dans le Paléogène d'Afrique du Nord (Algérie [Eocène inférieur-moyen] et Tunisie [fin de l'Eocène inférieur]), de nombreux restes fossiles attribuables à plusieurs taxons de chiroptères ont été récoltés et préparés pour une étude approfondie. Ces fossiles sont essentiellement des restes dentaires (dents isolées, fragments de mâchoires supérieures et inférieures) et représentent ainsi un matériel paléontologique totalement inédit qui documente la diversité des chiroptères paléogènes d'Afrique.

L'exploitation intensive de trois localités principales a permis d'obtenir de nouvelles faunes de chiroptères à Chambi (Tunisie), El Kohol et dans les Gour Lazib (Algérie). Elles apportent une documentation considérable et inédite qui fait l'objet de cette étude systématique approfondie. Celle-ci implique la comparaison exhaustive de ce matériel avec d'autres formes fossiles contemporaines et plus récentes mais aussi avec des formes actuelles. Si une telle étude taxinomique et systématique permet de proposer des rapprochements et des affinités morphologiques, les relations de parenté entre les formes fossiles et actuelles restent irrésolues. Ainsi, des analyses cladistiques ont été ciblées sur des problématiques intra- ou interfamiliales afin de clarifier la position phylogénétique des espèces nouvellement décrites au sein de la phylogénie des chiroptères. Les résultats obtenus permettront de déduire des scénarii paléobiogéographiques venant éclaircir les événements de dispersions inter-continentales. Ces

nouvelles données doivent apporter un éclairage particulier sur certains points de la phylogénie intra-ordinale des chiroptères qui font encore débat. Les âges de divergence ainsi que les domaines géographiques associés sont encore sujettes à de nombreuses incertitudes pour de nombreuses familles de chiroptères. Ces points pourront être clarifiés par les résultats de cette étude. Ces résultats permettront également d'apporter des éléments de réponse sur des aspects ayant trait à l'évolution de la morphologie dentaire qui reste encore inconnue pour de nombreuses lignées. Enfin, une étude approfondie du matériel pourra déterminer le contexte paléoécologique dans lequel évoluaient ces chiroptères. Ce contexte s'inscrit dans un domaine géographique aux conditions paléoclimatiques tropicales ou subtropicales et dont les séries sédimentaires continentales sont encore peu étudiées.

Chapitre I – MATÉRIEL ET MÉTHODES

Chapitre I – MATÉRIEL ET MÉTHODES

A – Localités et origines du matériel étudié

L'essentiel du matériel provient de différents chantiers entrepris dans le cadre du programme ANR-ERC PALASIAFRICA. Ces chantiers ont été réalisés sur trois localités éocènes d'Afrique du Nord : El Kohol (Algérie), Gour Lazib/Glib Zegdou (Algérie), et Chambi (Tunisie). En Tunisie, les missions paléontologiques de terrain ont été réalisées en collaboration avec des géologues du Service Géologique de l'Office National des Mines (ONM) de Tunis. En Algérie, les missions ont été effectuées dans le cadre d'une collaboration avec des géologues et paléontologues des universités de Tlemcen, d'Oran et de Jijel. Le contexte géologique des différentes localités sera détaillé dans les différents chapitres (ou articles et projets d'articles) qui suivent.

- El Kohol (K) est une localité d'âge Eocène inférieur, située dans la région de Brézina en Algérie. Les spécimens de chiroptères ont été récoltés après défloculation puis lavage-tamassage des argiles bariolées provenant d'un nouveau locus KD (voir Chapitre III).
- Glib Zegdou est une butte-témoin du complexe des Gour Lazib (HGL pour Hammada Gour Lazib) située dans le Sahara d'Algérie occidentale (Hammada du Dra). Les chiroptères proviennent du niveau HGL50 et 50' connu pour avoir révélé une faune importante de mammifère de l'Eocène inférieur terminal – Eocène moyen basal. Les dépôts de ce niveau sont formés de grés carbonatés peu indurés qui ont été traités par attaque acide (acide acétique 10%) puis laver et tamiser (voir Chapitre IV).
- Djebel Chambi (CBI) est situé dans la région de Kasserine en Tunisie centrale. La localité est considérée comme possiblement sub-contemporaine des Gour Lazib. Trois loci ont été échantillonnés sur un même banc de calcaire lacustre. Parmi les trois, le locus 2 a révélé 80% de la nouvelle faune (voir Chapitre IV).

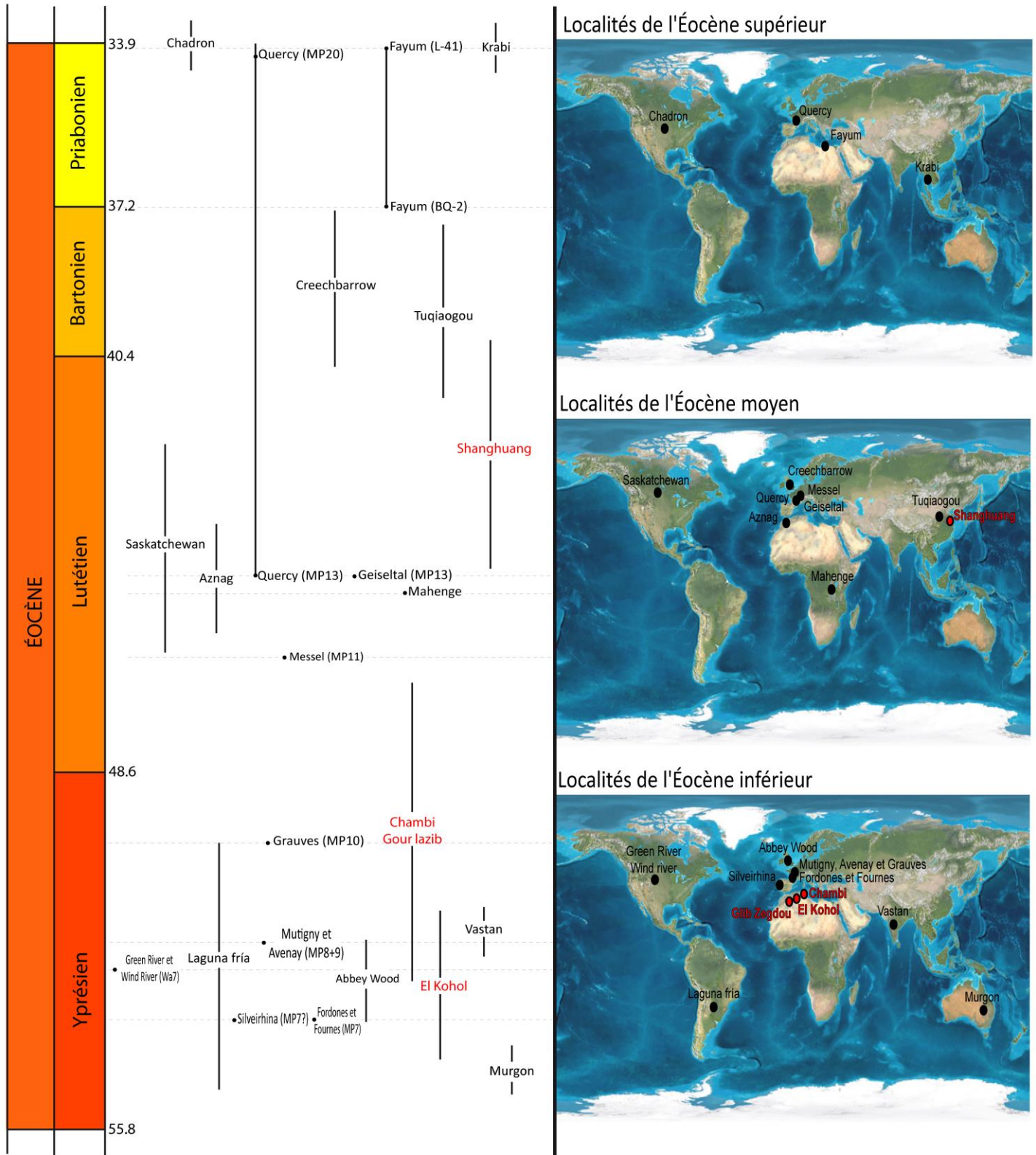


Figure I.1. Positions stratigraphiques et géographiques des localités éocènes ayant fourni des fossiles de chiroptères ; en rouge sont indiqués les sites étudiés dans ce travail.

Le matériel étudié provenant de Chine a été récolté dans différentes poches karstiques (A, B, C, D, et E) de la localité de Shanghuang située dans la province de Jiangsu (conf. Chapitre II). L'âge de ces remplissages est estimé de l'Éocène moyen. Les fossiles ont été étudiés en grande partie au « *Carnegie Museum of Natural History* » hébergeant actuellement la collection. Le matériel étudié tout au long de ce travail concerne donc des faunes de chiroptères exclusivement éocènes. Les comparaisons seront donc prioritairement effectuées avec des faunes contemporaines provenant de gisements localisés sur différents continents (Fig. I.1).

B – Morphologie et terminologie des dents jugales

Les chiroptères sont majoritairement représentés dans le registre fossile par du matériel dentaire. Les microchiroptères paléogènes, sans exception, montrent une morphologie des molaires basée sur un modèle tribosphénique classique. Les molaires supérieures des microchiroptères sont reconnaissables par le patron dilambdodonte de l'ectoploche dessinant un « W » en vue occlusale (Fig. I.2, A1 et A2). La bordure linguale de la dent est toujours cernée par un cingulum (continu ou discontinu) d'épaisseur variable mais toujours bien individualisé. Les molaires supérieures se distinguent également par la simplicité de leur structure souvent dépourvue de conules secondaires et de petites crêtes associées. Les molaires inférieures sont pourvues de cuspidés aiguës et de crêtes acérées. Seul l'hypoconulide dans la grande majorité des cas est très réduit. Le cingulide est bien défini et continu sur les bordures mésiale (c.-à-d., précingulide), buccale (c.-à-d., cingulide buccal) et distale (c.-à-d., postcingulide) de la couronne. Le cingulide, comme pour le cingulum des dents supérieures, est également un critère de reconnaissance plutôt fiable afin d'identifier les dents jugales inférieures des microchiroptères.

La terminologie dentaire utilisée dans ce travail est inspirée de celles de Van Valen (1966) et Szalay (1969) (Fig. I.2). Certains spécimens sont documentés par des fragments de dentaire. La terminologie mandibulaire utilisée pour identifier les différentes structures est présentée Fig. I.2.

Le matériel de comparaison ayant servi aux études taxinomiques et systématiques est issu des collections de recherche de chiroptères fossiles et actuels hébergées à l'ISE-M, Université Montpellier 2, réalisé par Bernard Sigé et François Catzeflis. Ce matériel de comparaison est complété par de nombreux moulages dentaires effectués au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN) sur des espèces actuelles (cf. Annexe 4) et aussi fossiles.

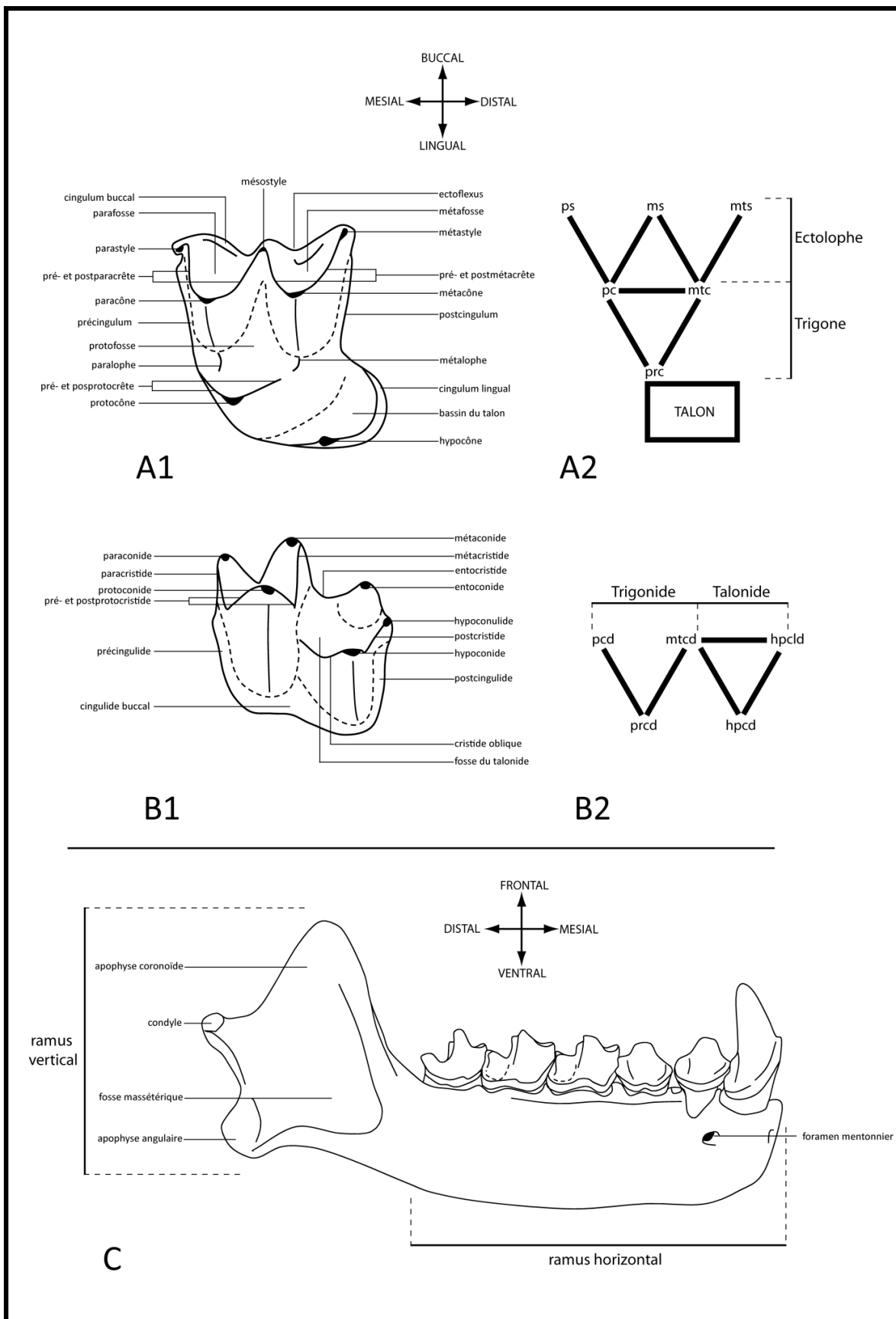


Figure I.2. Terminologie des molaires et du dentaire. A1, terminologie de la molaire supérieure ; A2, schéma simplifié de la structuration de la molaire supérieure ; B1, terminologie de la molaire inférieure ; B2, schéma simplifié de la structuration de la molaire inférieure ; C, terminologie du dentaire.

C – Les schémas dentaires

Différents schémas structuraux du talonide s'observent chez les microchiroptères. La reconnaissance de ces différents types se fait en fonction de la position relative des trois cuspidés du talonide (c.-à-d., hypoconide, entoconide et hypoconulide) ainsi que de leurs connexions avec la postcristide. Menu et Sigé (1971) définissent deux types bien distincts que l'on retrouve de manière récurrente chez les chiroptères insectivores et carnivores :

- La **nyctalodontie** se définit par la connexion directe de l'hypoconide et de l'hypoconulide par la postcristide. L'hypoconulide réduit est en position distale et proche de l'entoconide. Le nom de ce type est issu du nom de genre *Nyctalus* qui a servi de modèle pour sa définition. Ce schéma est le plus fréquent chez les chiroptères insectivores et se retrouve au sein de toutes les familles actuelles. Dans le registre fossile, cette structure apparaît depuis le début de l'Eocène inférieur : observée par exemple chez *Icaronycteris menui* et *Archaeonycteris brailloni*. Il constitue également le type le plus couramment observé au sein des taxons décrits dans ce travail.
- La **mytodontie** se définit par l'isolement de l'hypoconulide réduit qui se positionne à la base distale de l'entoconide. L'hypoconide et l'entoconide sont reliés par la postcristide et réalisent ainsi une haute paroi transversale délimitant la bordure distale de la couronne. La structure mytodonte a été définie sur la base des molaires inférieures du genre *Myotis*. Cette structure est généralement observable chez les Vespertilionidae et les Noctilionidae. Dans le registre fossile, ce schéma apparaît comme une variation au sein des *Vespertiliavus* (Emballonuridae) et des *Cuvierimops* (Molossidae) majoritairement nyctalodontes. Certaines dents attribuées à *Icaronycteris menui* ont également développé la mytodontie dans l'Eocène inférieur du Bassin de Paris (l'hypoconulide est toutefois légèrement déplacé buccalement).

Ces deux schémas représentent deux extrêmes d'un ensemble comprenant de nombreux schémas intermédiaires. Ces derniers résultent souvent d'une variation au sein d'une petite population se définissant majoritairement par l'un des deux schémas structuraux précédemment mentionnés. Parmi ces morphologies intermédiaires, on distingue :

- la **sub-myotodontie** a été définie par Legendre (1984) chez les Molossidae. Elle se définit par la connexion de hypoconulide aux deux autres cuspides par une ramification de la postcristide. Ce schéma a été observé sur quelques spécimens d'une population qui présente en majorité la nyctalodontie. Elle est souvent confondue avec la myotodontie.
- la **sub-nyctalodontie** est définie dans ce travail (Ravel et al., 2011a ; Sigé et al., 2012 ; conf. Chapitre III). La postcristide fait la jonction directe avec l'hypoconulide déplacé buccalement par rapport à l'entoconide. L'hypoconulide réduit et l'entoconide sont reliés par une courte crête qui prolonge la postcristide. Cette variation de la nyctalodontie a été observée chez des chiroptères primitifs qui présentent généralement des dents nyctalodontes (par ex. : *Archaeonycteris? storchi* et *Hassianycteris kumari*).

Un dernier schéma structural a été identifié par Sigé et al. (2007, 2012) chez plusieurs lignées de l'Eocène inférieur. La **nécromantodontie** se caractérise par un hypoconulide fort en position médiane et distale entre l'entoconide et l'hypoconide. Les trois cuspides sont reliées par le prolongement de la postcristide. Cet agencement n'est plus observable chez les chiroptères actuels. On le retrouve chez les formes fossiles telles que *Necromantis* (dont le nom du schéma est issu), *Palaeophyllophora*, *Honrovits*, *Ageina* ou *Australonycteris*, et de manière plus sporadique chez *Icaronycteris*, *Archaeonycteris* et *Protonycteris*. Ce type de schéma structural n'est pas exclusif aux chiroptères mais se rapproche d'une morphologie généralisée tribosphénique que l'on retrouve également chez de nombreuses autres familles euthériennes (par ex. : Lepticiidae, Didelphidae, Soricidae, Nyctitheriidae, Adapisoriculidae ; Sigé et al., 2012).

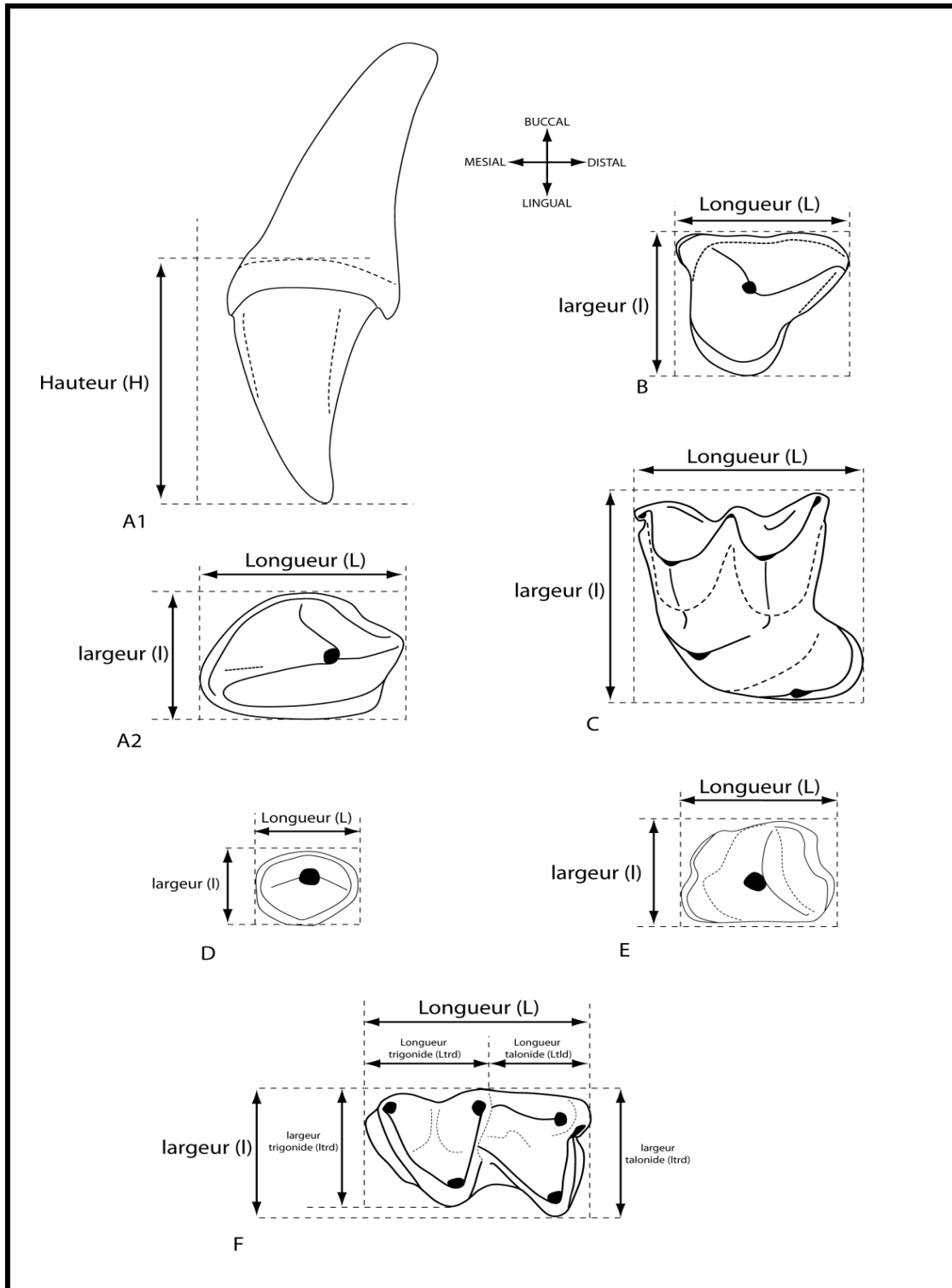


Figure I.3. Mesures réalisées sur : A, canine supérieure ; B, prémolaire supérieure ; C, molaire supérieure ; D, prémolaire inférieure antérieure, p2/3 ; E, prémolaire inférieure postérieure, p4 ; F, molaire inférieure.

D – Prises de mesures

Les mesures ont été prises sur l'ensemble des spécimens fossiles référencés dans cette étude. Le matériel dentaire comprend les canines, les prémolaires, les molaires et plusieurs mesures sur les mandibules quand celles-ci sont relativement bien préservées. Les différentes distances (Fig. I.3) ont été prises à l'aide d'un mesuroscope monoculaire NIKON 10 associé à un compteur digital, d'objectif x3 pour les dents et x1 pour les dentaires et maxillaires. Les mesures sont présentées ANNEXE 2.

E – Analyse cladistique

Plusieurs analyses cladistiques ont été réalisées pour ce travail. Les taxons et les caractères ont été choisis en fonction de la problématique soulevée dans le chapitre correspondant. Compte tenu du type de matériel fossile fourni lors de cette étude, les caractères ont été définis essentiellement sur les dents, d'autres sur les mandibules. Les matrices de caractères ont été construites avec le logiciel NDE (Nexus Data Editor v. 0.5.0 ; Page, 2001). Les reconstructions phylogénétiques ont été réalisées avec le logiciel PAUP* v.4.0 beta 10 Win (Swofford, 2002), selon une recherche exacte de l'arbre le plus parcimonieux (« Branch and Bound », option [BandB]). La robustesse des nœuds a été évaluée en calculant l'indice de Bremer (Bremer, 1994). Les matrices de caractères ainsi que les descriptions des caractères sont données ANNEXE 3.

**Chapitre II – LES NOUVEAUX CHIROPTÈRES DE
L'ÉOCÈNE MOYEN DE SHANGHUANG
(PROVINCE DE JIANGSU, CHINE)**

Chapitre II – LES NOUVEAUX CHIROPTÈRES DE L'ÉOCÈNE MOYEN DE SHANGHUANG (PROVINCE DE JIANGSU, CHINE)

Ce chapitre correspond à l'article suivant :

Ravel A, Beard K C, Wang Y, Marivaux L.

NEW CHIROPTERANS FROM THE MIDDLE EOCENE OF SHANGHUANG (JIANGSU PROVINCE, COASTAL CHINA): NEW INSIGHT INTO THE DAWN HORSESHOE BATS (RHINOLOPHIDAE) IN ASIA. En préparation.

Abstract

Until recently, the bat fossil record of Asia primarily included extinct families (i.e., “Eochiroptera”) from the Early Eocene of Vastan in India and from the Middle-Late Eocene of Liguanqiao and Yuanq Basin in Central China. Here we describe a new fauna of Chiroptera from the middle Middle Eocene Shanghuang fissure fillings of China. The fauna includes an abundant material referred to a new Rhinolophidae (*Bianfuia shanghuangensis* gen. and sp. nov.), one specimen of a possible Rhinopomatidae, and several indeterminate rhinolophoids. This new bat assemblage constitutes the earliest record of extant families of microbats in Asia. In the absence of “Eochiroptera”, this Shanghuang bat fauna emphasizes the existence of a turnover in the Asian bat communities. The dental pattern of *B. shanghuangensis* shows a mosaic of primitive and derived features (“Eochiroptera” vs Rhinolophidae dental characteristics), which indicates that this taxon occupied a basal position among the Rhinolophidae. Rhinolophids were already well diversified at the end of the Late Eocene in Europe. Interestingly, the dental characteristics of *Bianfuia* are also found in a primitive rhinolophoid taxon, *Vaylatsia*, from the Middle Eocene to Late Oligocene of Europe, which led us to envisage close relationships between both taxa. These affinities testify to the widespread Eurasian distribution of that bat group during the middle Eocene, and to a westward dispersal from Eastern Asia to Europe owing to the greater antiquity of *Bianfuia*.

Key words Chiroptera, Middle Eocene, Shanghuang, China, Rhinolophidae

Introduction

The Paleogene fossil record of Chiroptera is particularly limited in Asia compared to that from Europe, North America, or even Africa (Gunnell and Simmons 2005; Eiting and Gunnell 2009). In Asia, only few localities have so far been discovered. The oldest Asian bat fauna (including the Indian Subcontinent and South East Asia) was found from the Early Eocene of Western India in the Vastan Lignite Mine, Gujarat (Rana et al. 2005; Smith et al. 2007). However, although this locality has yielded abundant fossil elements documenting upper and lower bat dentitions, only lower jaws have so far been described, which document seven new species (Smith et al. 2007) including one Icaronycteridae (*Icaronycteris sigei*), two Archaeonycteridae (*Protonycteris gunnelli*, *Archaeonycteris storchi*), two Hassianycteridae (*Hassianycteris kumari*, *Cambaya complexus*), one Palaeochiropterygidae (*Microchiropteryx foliae*), and *Jaegeria cambayensis* of family indeterminate. Most of these Vastan bats are members of the primitive microchiropteran group (i.e., “Eochiroptera”), except *Jaegeria cambayensis*, which could belong to Palaeochiropterygidae or a modern family (Smith et al. 2007). This Indian bat assemblage is similar to the Eocene European microchiropteran faunas, especially those from the Early Eocene of the Paris Basin (Russell et al. 1973) and from the early Middle Eocene of Messel in Germany (Habersetzer and Storch 1987), which primarily document “Eochiroptera”. In Central China, bats occur in the Middle-Late Eocene deposits of the Liguangqiao Basin (Henan Province) and Yuanqu Basin (Shanxi Province). These Chinese fossils document essentially “Eochiroptera”, notably two species of Palaeochiropterygidae (*Lapichiropteryx xiei* and *Lapichiropteryx* sp.) and several indeterminate specimens referred to the Icaronycteridae and Archaeonycteridae (Tong 1997). Microchiropterans have also been reported from the Early-Middle Eocene Kuldana Formation of Pakistan (Chorlakkhi; Russell and Gingerich 1981). However, this fossil material is highly fragmentary (only two teeth; M3 and m1/2) and their systematic attribution remains questionable. Among these teeth, the lower molar could be referred to a Paleochiropterigidae, while the upper molar shows an unusual combination of features, which is otherwise not found in other Chiroptera. Interestingly, Asia has also yielded the oldest occurrence of Megachiroptera (Ducrocq et al. 1993). The presence of this modern group of bats (i.e., Pteropodidae) in the Paleogene of Asia is based on the discovery of one

isolated p3 from the famous Krabi coal mine of Peninsular Thailand, which dates from the latest Eocene.

In Central China, the locality of Shanghuang consists in five fissure-fillings within the Triassic Shangqinglong limestone near the Shanghuang village, in the Liyang County, southern Jiangsu Province, coastal China (Métais et al. 2008; Fig. II.1). The karstic infillings have revealed a great diversity of mammals including primates, rodents, artiodactyls, perissodactyls, marsupials, tillodonts, condylarthes, carnivores, creodont, lagomorph, eulipotyphles (Beard et al. 1994; Qi et al. 1991, 1996; Qi and Beard 1996; Métais et al. 2008; Dawson et al. 2003; Dawson and Wang 2001; Wang and Dawson 1994). The biochronological comparisons of mammalian assemblages allow correlating the age of the fissures A, B and C with the Sharamurunionian (i.e., late Lutetian-early Bartonian) Asian Land Mammal Ages (ALMA). In contrast, the fissures D and E are considered to be slightly older than the others, being closer to the Irindmanhan ALMA (i.e., middle Lutetian). However, the homogeneity of the fauna in all fissures implies a short interval of time in the Middle Eocene (Qi and Beard 1996; Métais et al. 2008; Beard et al. 1994; Wang and Dawson 1994; Qi et al. 1996).

Qi et al. (1996) identified two species of bats in the fissure-fillings of Shanghuang, without descriptions of the material. We describe herein new dental remains of Chiroptera collected over the last decades in all the Shanghuang karstic infillings (A, B, C, D and E). Although most mammalian remains have been excavated from fissure D (70%; Métais et al. 2008), the most abundant and well-preserved bat specimens were collected from the fissure A (approximately 50%). The Shanghuang bat fauna is poorly diversified but includes at least four taxa that are well identified and one specimen of an indeterminate microchiropteran family. All these new taxa are members of the modern groups, Rhinolophoidea and Rhinopomatoidea. Given the scarce Paleogene bat fossil record in Asia, these new Shanghuang taxa represent the earliest Asian representatives of these modern families. The dominant species, a new horseshoe bat (Rhinolophidae: *Bianfui* *shanghuangensis* gen. et sp. nov.) is represented by approximately 80% of specimens from all fissures. The specimens are housed in the collections of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology (IVPP), Beijing, China.

Abbreviations: SH: Shanghuang, IVPP: Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, ALMA: Asian Land Mammal Age, Ch: Character

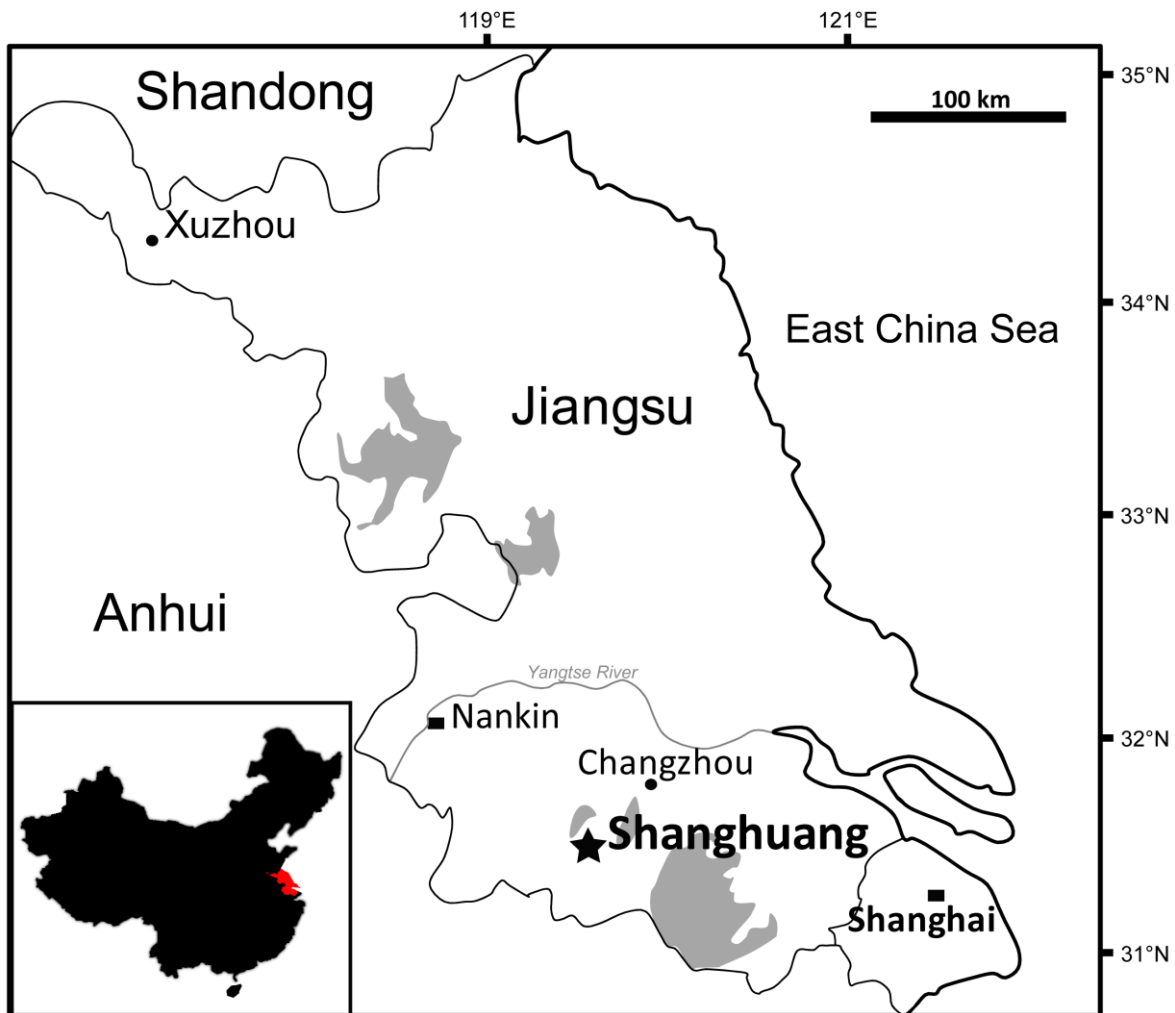


Figure II.1. Localisation of the Shanghuang fissure fillings in Jiangsu Province situated in the Eastern China (based on Métais et al., 2008).

A – Systematic palaeontology

Order Chiroptera Blumenbach, 1779

Sub-Order Microchiroptera Dobson 1875

Rhinolophoidea Bell 1836 (Weber, 1928)

Rhinolophidae Bell 1836

Bianfuia gen. nov.

Type Species—*Bianfuia shanghuangensis* sp. nov.

Diagnosis—As that of the type and only known species (see below).

Etymology—Biàn fú (蝙蝠), Chinese term for bat, which is derived from fú (福), happiness in English.

Bianfuia shanghuangensis sp. nov

Figs. II.2, II.3 and II.4

Holotype—**SH-A-47**, right dentary with p4-m3 (Figs. II.2F and II.3S).

Referred specimens—**SH-A-26, 27, 28, 29, 30, 32, SH-B-12, SH-E-03** (left c1s); **SH-A-25, 31** (Fig. II.3J), **62, SH-C-08** (right c1); **SH-D-09** (right p2); **SH-A-34** (Fig. II.3L), **SH-D-11, SH-E-04** (left p2s; Fig. II.3K); **SH-A-36** (Fig. II.3M), **SH-B-13, SH-E-15** (left p4s); **SH-A-35, 37** (right p4; Fig. II.3N); **SH-A-44** (right m1; Fig. II.3O); **SH-E-06**, (left m1); **SH-A-63, SH-D-08** (Fig. II.3P), **SH-E-07** (left m2s); **SH-B-14** (Fig. II.3Q), **15** (left m3s); **SH-A-01** (Figs. II.2A and II.3A), **02, 03, 04, SH-C-02** (right C1s); **SH-C-01** (left C1); **SH-D-03** (right P4); **SH-A-05** (Figs. II.2B and II.3B), **58** (left P4s); **SH-A-08** (Figs. II.2C and II.3G), **10, SH-B-08, SH-C-05, SH-E-01** (left M1s; Fig. II.3C); **SH-A-13, 15, SH-B-05, 06, SH-C-04, SH-D-06** (right M1s); **SH-A-09** (Fig. II.2D), **SH-B-09, SH-C-06, 07** (left M2s; Fig. II.3D); **SH-A-14** (Fig. II.3H), **16, 19, 60** (Fig. II.3F), **SH-B-07, SH-D-04, 05** (right M2s); **SH-A-24** (Fig. II.3I), **SH-B-11** (left M3s; Figs. II.2E and II.3E); **SH-A-23, 61** (right M3s).

Locality and Age—(all) Fissure-fillings located in the Shanghuang Limestone Quarry, near the village of Shanghuang, Liyang County, southern Jiangsu Province, central coastal China (Fig. II.1). The locality is correlated to the Sharamurunian Asian Land Mammal Age (ALMA), Middle Eocene.

Etymology—The species name refers to the village of Shanghuang, near the locality.

Diagnosis—Rhinolophidae with an upper canine less curved, P4 and M1-2 transversally developed and slightly waisted mesiodistally, M1-2 with a long protofossa closed distally and a well projected talon shelf, small mesostyle on M1-2 displaced lingually with respect to the buccal margin of the crown, a strong lingual cingulum with a sketch of hypocone, M3 small without metacone, metacristae and metastyle, p3 small and slightly offset buccally with respect to the main mesiodistal axis of the toothrow, p4 elongated with no paraconid but a long anterior flat plate, and a metaconid well-inferior and twinned to the protoconid, lower molars nyctalodont with a hypoconulid more buccal than the entoconid.

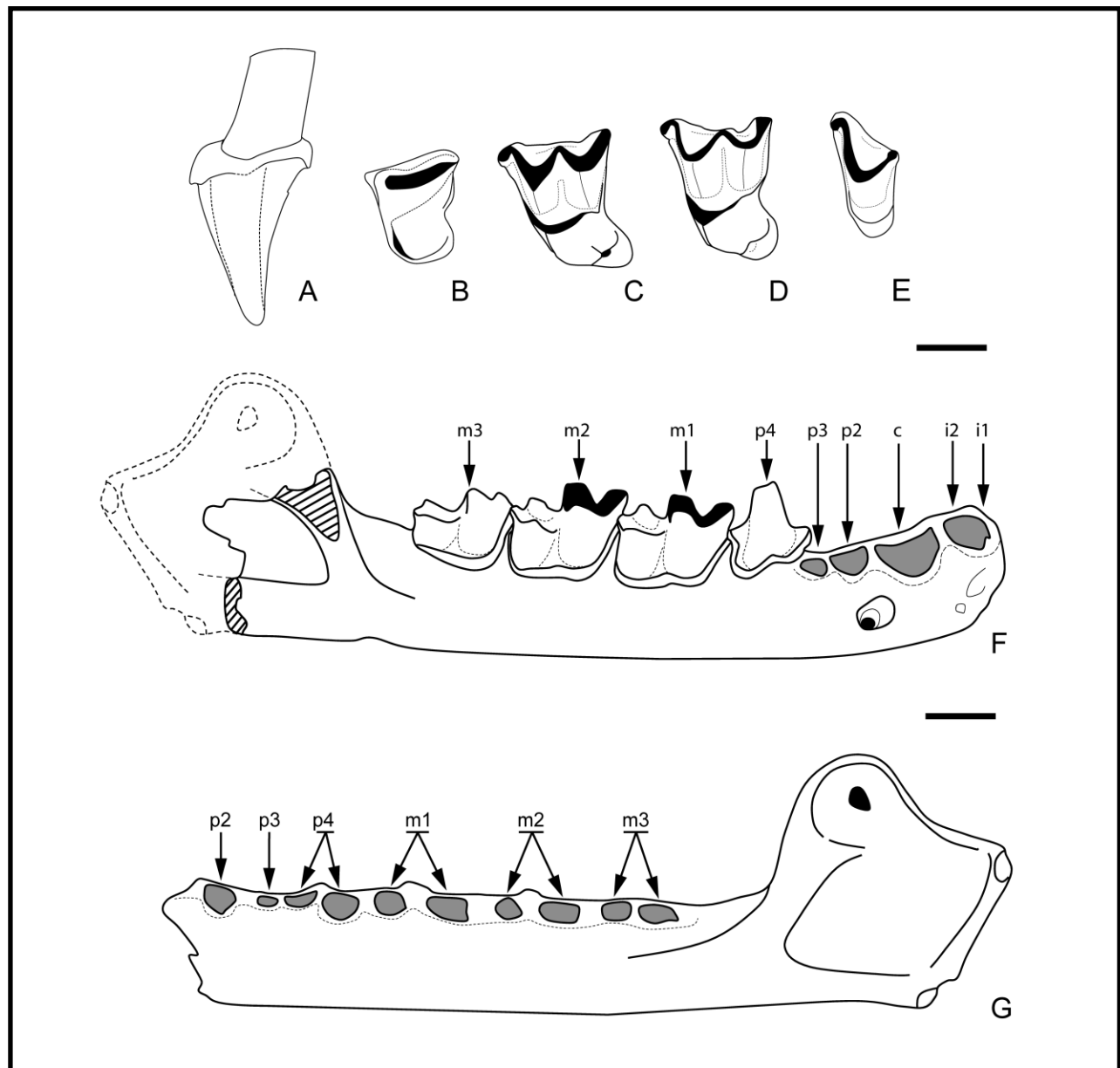


Figure II.2. Sketches of specimens of *Bianfuiia shanghuangensis* gen. et sp. nov. **A**, SH-A-01, right C1 in buccal view; **B**, SH-A-05, left P4 in occlusal view; **C**, SH-A-08, left M1 in occlusal view; **D**, SH-A-09, left M2 in occlusal view; **E**, SH-B-11, left M3 in occlusal view. The drawn of upper canine is a mirror drawn of the original material. **F**, SH-A-47 (holotype), right mandible with p4-m3; **G**, SH-A-51, left toothless mandible. The coronoid process and the distal part of the SH-A-47 (in bold dotted line) is a reconstruction based on the nearly complete toothless mandible SH-A-51. Scale bare = 1mm.

Description—The holotype (SH-A-47: Fig. II.2F and II.3S) is a nearly complete right dentary bearing p4-m3, and the alveoli of i1, i2, c1, p1, p2 and p3. The horizontal ramus is thin and straight with two mental foramina: one minute and situated below i1-2, the other one relatively larger and located between c1 and p2. The toothless mandible SH-A-51 (Fig. II.2G and II.3R) have a similar size and show the same toothrow than SH-A-47 that allow to attribute the specimens to the same species. The coronoid process of SH-A-51 is low and slightly leaning backwardly. Buccally, the ventral aspect of the dentary shows a well distinct masseteric fossa, which is deep and relatively long.

The crown of the lower canine is sub-triangular in occlusal view with two lobes mesiolingual and distolingual. The main cusp is relatively high compared to the jugal teeth and slightly linguodistally curved. The distolingual concave surface of this cusp extends to a wide but short distal basin. The crown has a complete cingulid that makes a minute conule at its distolingual extremity. A short but high crest extends from the inner surface of the cusp and joins this distal conule.

The second and third lower premolars (p2-3) are not preserved on SH-A-47 (holotype; Fig. II.2F and II.3S). However, the sockets of these teeth on this mandible indicate that both premolars were single rooted. The alveolus of p3 is particularly reduced compared with that of p2, thereby indicating that p3 was relatively small-sized. Interestingly, the alveolus of p3 is slightly offset buccally with respect to the main mesiodistal axis of the toothrow. This could indicate that this minute tooth was certainly not highly functional. Given its size, SHA-34, SH-D-9, SH-D-11 and SHE-04 (Fig. II.3K and II.3L) are here referred to a p2 rather than a p3. SH-A-34 and SH-E-04 are very small teeth and consist in a single oval tubercle with two cutting edges, which extend from the tip of this tubercle to the mesial and distal margins of the tooth. The crown of SH-D-09 and SH-D-11 are quite different, the crown of these teeth is very simple in shape, showing a single conical tubercle encircled by a continuous and thin cingulid.

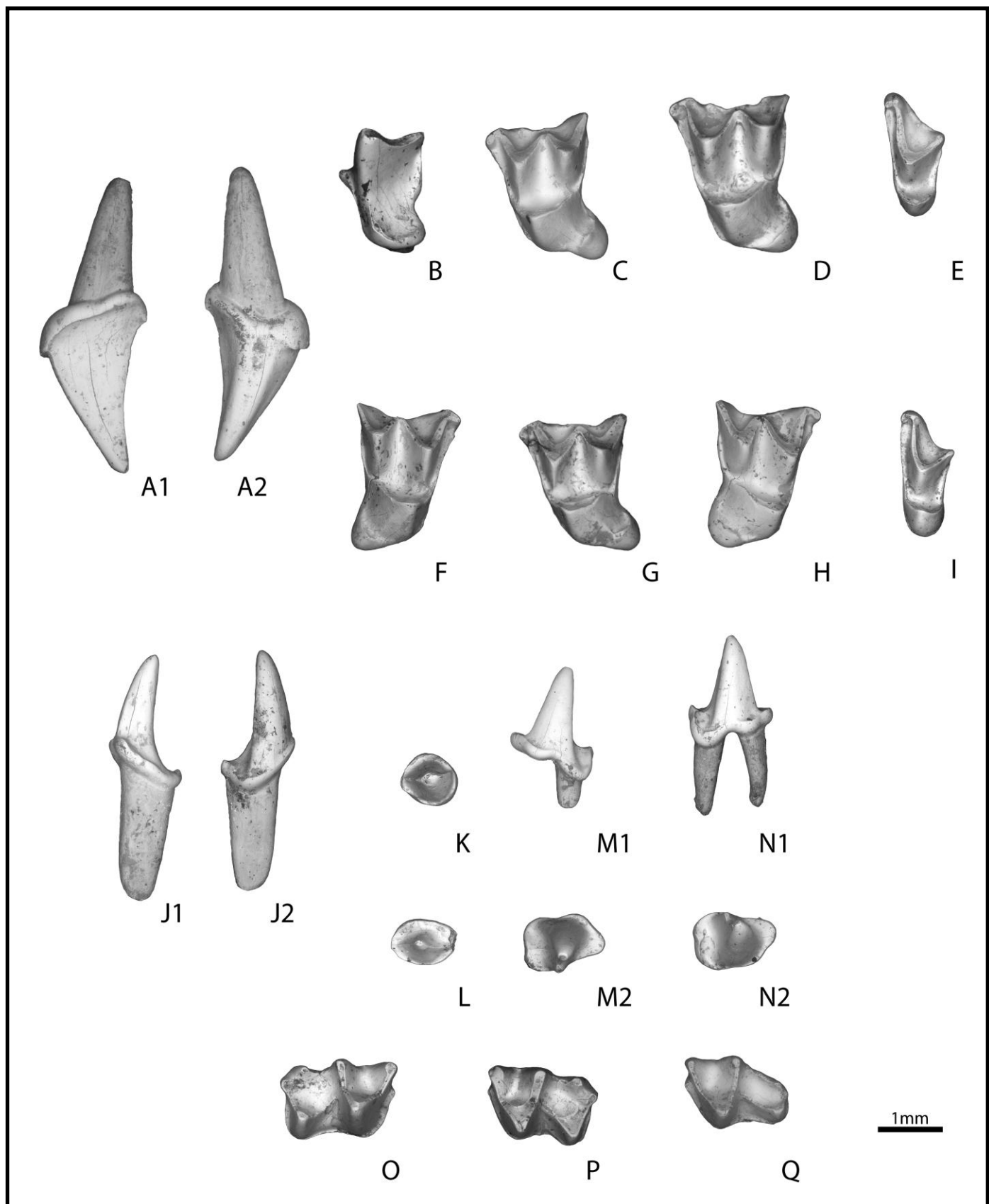


Figure II.3. *Bianfuia shanghuangensis* from fissures A, B, C, D and E of the Middle Eocene of Shanghuang, China. **A**, SH-A-01, left C1 in lingual (**A1**) and buccal views (**A2**); **B**, SH-A-05, left P4 in occlusal view; **C**, SH-E-01, left M1 in occlusal view; **D**, SH-C-07, left M2 in occlusal view; **E**, SH-B-11, left M3; **F**, SH-A-60, right M2 in occlusal view; **G**, SH-A-08, left M1 in occlusal view; **H**, SH-A-14, right M2 in occlusal view; **I**, SH-A-24, left M3 in occlusal view; **J**, SH-A-31, right c1 in lingual (**J1**) and buccal (**J2**) views; **K**, SH-E-04, left p2 in occlusal view; **L**, SH-A-34, left p2 in occlusal view; **M**, SH-A-36, left p4 in buccal (**M1**) and occlusal (**M2**) views; **N**, SH-A-37, right p4 in buccal (**N1**) and occlusal (**N2**) views; **O**, SH-A-44, right m1 in occlusal view; **P**, SH-D-08, left m2 in occlusal view; **Q**, SH-B-14, left m3 in occlusal view. Scale bare = 1mm.

The p4 is doubled-rooted and somewhat offset lingually with respect to the three molars, which are perfectly aligned mesiodistally. In occlusal view, this tooth has a rectangular outline and may appear as premolariform. The protoconid is prominent and conical, and represent the main cuspid of the tooth. The metaconid is distal to the protoconid but well-inferior, with a tip situated at mid-high to the protoconid. There is no distinct paraconid, but a low and long paracristid extends mesiolingually from the protoconid, thereby forming a mesial and low plate. The talonid is particularly reduced mesiodistally (virtually absent), and bears a tiny cuspid that could be a minute hypoconid. A longitudinal cristid (?cristid obliqua) extends from this small cuspid to the distal aspect of the protoconid. The buccal cingulid is thin and continuous.

The lower molars are clearly larger than p4. The first and second lower molars are nearly identical in size and morphology, excepted for the position of the paraconid, which is slightly more mesially projected in m1. In occlusal view, the outline of the molar crown is rectangular. On m1-2, the trigonid is slightly higher and longer than the talonid but both are similar in breadth. On the three molars, the trigonid is V-shaped and open lingually. The paraconid appears slightly smaller and more buccal than the protoconid. The protoconid is prominent and dominates both the metaconid and paraconid. The buccal cingulid is continuous and joins the strong pre- and post-cingulids. The hypoconid is the most important cuspid of the talonid but it remains smaller than the cuspids of the trigonid. The entoconid is reduced and buccally opposed to the hypoconid. Distally, the postcristid extends from the hypoconid to a well-distinct hypoconulid, which is well separated and offset buccodistally with respect to the entoconid. The cristid obliqua is long and high, and joins the middle of the distal wall of the trigonid. Compared to m1-2, the trigonid of m3 appears only slightly reduced, while the talonid is strongly reduced, being shorter and compressed buccolingually. The main three cuspids of the talonid are well individualized but very small.

The upper dentition is exclusively documented by isolated teeth. The upper canine is taller and larger than the lower canine. This tooth is robust and conical with a main cusp slightly

curved backwardly and bearing two crests. One crest is well marked and extends distally from the tip of the cusp while the second is thinner and extends mesially. These two crests form the boundaries of the buccal and lingual surfaces of the crown. Mesially, the buccal margin of the canine is bended and is opposed to the concave lingual surface. The cingulum is continuous around the cusp, but it appears more massive and higher at the base of the mesial aspect of the cusp. A minute tubercle on the most distal part of the tooth marks the junction between the distal crest and the cingulum.

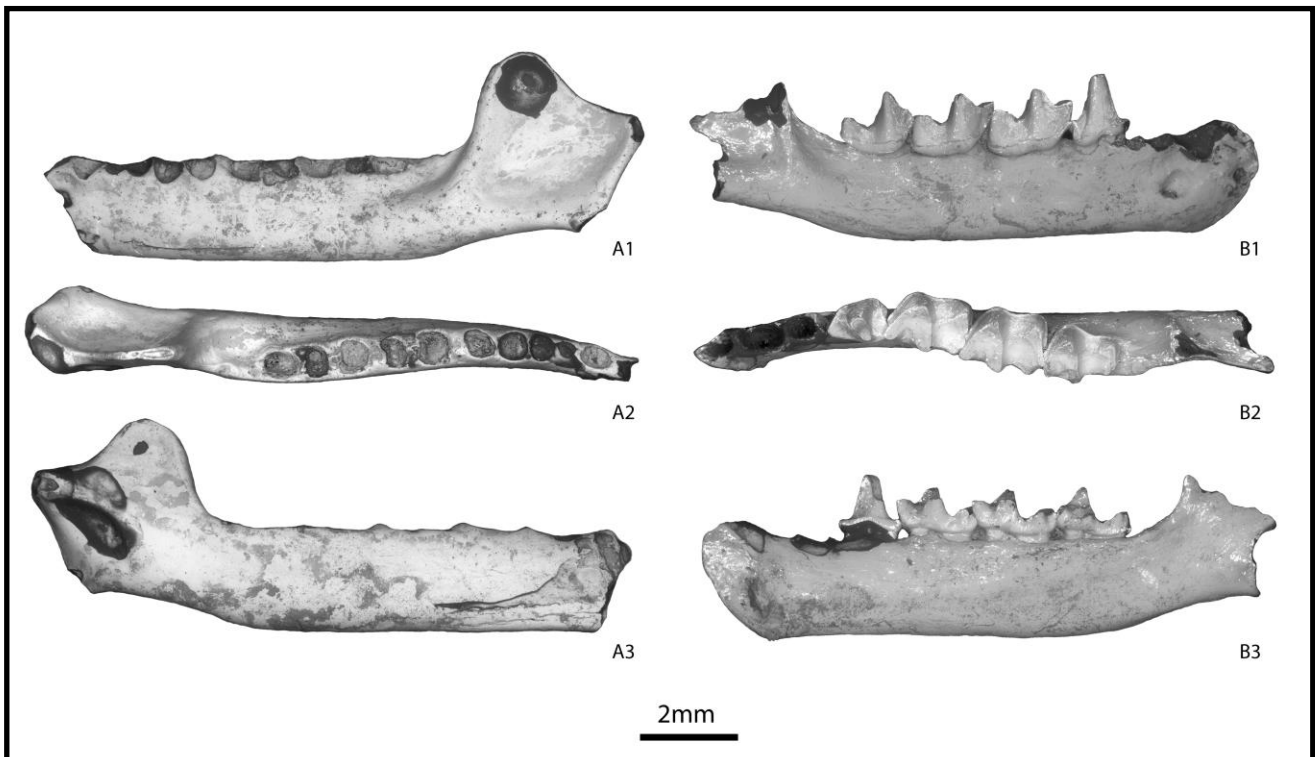


Figure II.4. *Bianfusia shanghuangensis* from fissures A, B, C, D and E of the Middle Eocene of Shanghuang, China. **A**, SH-A-51, left toothless mandible in buccal (**A1**), occlusal (**A2**) and lingual (**A3**) views; **B**, SH-A-47, right mandible with P₄-M₃ in buccal (**B1**), occlusal (**B2**) and lingual (**B3**) views.

P₄ is three rooted with two lingual roots and one buccal. The crown is slightly waisted mesiodistally. The paracone is the only cusp of the crown and it occupies a mesiobuccal position. This cusp is salient and bears a very high and cutting edge, which runs from the cusp tip to the distobuccal margin of the crown. The paracone and its postparacrista make a high and trenchant (blade-like) buccal margin, the lingual surface of which extends lingually to form a very broad basin. A prominent lingual cingulum surrounds the talon basin and makes a small tubercle in mesiolingual position.

M1 and M2 are roughly equal in size and show a rectangular outline, with a buccolingual long axis (i.e., transverse). M1 differs from M2 in being less wide and longer, but both teeth show a nearly similar occlusal pattern. Their crowns are slightly waisted mesiodistally and their buccal margin is wider than the lingual part of the trigon basin. In both teeth, the dilambdodont W-shaped ectoloph is particularly well-developed. It appears somewhat dissymmetric due to the position of the metacone, which is slightly more buccal than the paracone. The inflected parastylar shelf is more complex than the metastylar shelf. The ectoflexus is deeper on M2 than on M1, in which the labial side is nearly linear. The flexus on M1 is led by the metastyle, which is more projected buccally than the parastyle. On M2, there is a notch between the parastyle and the precingulum for the junction with the metastyle of the M1. On both teeth, the mesostyle is well developed but is set back from the labial edge of the crown. The pre- and postprotocristae close the protofossa and join the pre- and postcingulum, respectively. On most specimens, there is neither loph nor conule. However, some upper molars show a metaloph with a trace of metaconule (SH-C-07; Fig. II.3D) or a paraloph with a trace of paraconule (SH-A-60; Fig. II.3F), or both (SH-A-10 and SH-E-01; Fig. II.3C). The short paraloph joins both the preprotocrista and precingulum, while the metaloph joins both the postprotocrista and postcingulum. The protocone is larger but more salient than the two buccal cusps. It is canted mesially and nearly opposed to the paracone. The lingual surface of the protocone extends distolingually to make a talon. The lingual cingulum is not continuous and appears interrupted on the mesiolingual aspect of the protocone. Distally, it forms a thickened lobe on the distolingual margin of the crown with a sketch of hypocone. It is developed at the distolingual base of the protocone, but remains very short and thin. The third upper molars are twice smaller than M1-2. The M3 differs also from the other molars in lacking the metacone, metacrista, metastyle, and the lingual cingulum. There is a small mesostyle distolingually to the paracone, at the distal extremity of a short postparacrista. The preparacrista is well developed and extends buccally to join a parastylar shelf. The protocone is small and appears as a rounded enamel swelling lingual to the paracone. There is no lingual cingulum.

Comparison—The comparison between *Bianfuiia shanghuangensis* and the Paleochiropterigidae, *Lapichiropteryx xiei* is relevant because these two taxa are closely correlated temporally and geographically. *L. xiei* was found in the Zaihili Member of the Heti Formation, Yuanq County of

Shanxi Province in central China (approximately 800km more Northwest to Shanghuang). This locality is late Middle Eocene in age (i.e., Sharamurunian ALMA; (Beard et al. 1996; Guo et al. 2000; Tong et al. 1995; Berggren and Prothero 1992), and as such considered to be slightly more recent than the Shanghuang fissure fillings. *L. xiei* differs from *B. shanghuangensis* in having a mandible with a curved ramus, a short diastema between the premolars, the presence of a double-rooted p3 (seemingly more functional than in *B. shanghuangensis*), and in the size of its m3, which is similar to that of m1-2. In contrast to *Lapichiropteryx*, the lower molars of *B. shanghuangensis* have a relatively longer trigonid and the hypoconid is thinner and less buccally displaced. In addition, on the upper molars, the new Chinese bat is characterized by a deeper ectoflexus, a more opened ectoloph, a more developed and more projecting distolingual lobe, a discontinuous lingual cingulum, and by the absence of metacone and smaller protocone on M3. The P4 of *B. shanghuangensis* is more transversally developed and shows a well extensive talon basin.

The bat fauna from Vastan in India testifies to the diversity of primitive chiropterans (“Eochiroptera”) in South Asia during the Early Eocene (Smith et al. 2007). The Shanghuang bat differs substantially from *Icaronycteris sigei*, *Protonycteris gunnelli*, *Archaeonycteris storchi*, *Cambaya complexus* and *Jaegeria cambayensis* in having a reduced and single-rooted P₃, and in showing a mandible with a small coronoid process leaning backward, and a thin ramus, which is curved mesiolingually. The p4 of *B. shanghuangensis* has no paraconid, the talonid is sharply reduced and the metaconid is partially fused with the protoconid, a condition which contrasts with the molariform p4 observed in *I. sigei*, *P. gunnelli* and *A. storchi*. This tooth is more similar to that of *Hassianycteris kumari*, *Cambaya complexus* and *Jaegeria cambayensis*, which show a more advanced structure than in the Icaronycteridae and Archaeonycteridae. The lower molars of *B. shanghuangensis* differ also from all Vastan bats in having more opened trigonids with paraconids projected mesially, and in showing no significant difference in the elevation between trigonid and talonid. The position of the hypoconulid on the first and second lower molars of *B. shanghuangensis* is, however, similar to that seen on lower molars of “Eochiroptera”. The upper molars of the Indian bats are not described yet, that does not allow direct comparison. However, the upper dentition of *Bianfusia* shows some similarities with the upper dentition of Eocene European “Eochiroptera” from the Paris Basin and Messel (Icaronycteridae, Archaeonycteridae and Palaeochiropterygidae; Russell and Sigé 1970; Russell et al. 1973), notably in the transversal

development of the first and second upper molars, the crown shape of these teeth, which are waisted mesiodistally, the broad distolingual lobe, and the closure of the protofossa in the trigon. Some teeth of *B. shanghuangensis* display traces of paraconule and/or metaconule, which are connected to the paraloph and metaloph, respectively (SH-A-60, SH-A-10, SH-C-7 and SH-E-1). The presence of both the paraconule and metaconule is characteristic of the Eocene Chiroptera from Europe (Russell and Sigé 1970; Russell et al. 1973). In contrast, the upper molars of *B. shanghuangensis* differs from these archaic bats in showing an ectoloph well opened buccally, an ectoflexus less deep, a well-developed and salient mesostyle, the quasi absence of loph and conule, a slender protocone, a discontinuous lingual cingulum, and in a lingual lobe more projected distally. The M3 of *B. shanghuangensis* has a very simple structure, which is characterized by the absence of metacone, metacristae, metastyle and lingual cingulum. Furthermore, this tooth is reduced in breadth compared to M2. The morphology and relative size of the M3 in *B. shanghuangensis* is clearly distinct from the primitive condition characterizing the M3 observed in all “Eochiroptera”. In these latter, the M³ shows a well-developed metacone, has a premetacrista, and it develops a small lingual cingulum.

Chiropters from the Early-Middle Eocene of the Kuldana Formation (Kohat) of Pakistan are known by only one M3 and a fragment of a lower molar (Russell and Gingerich 1981). The M3 of *B. shanghuangensis* differs from the Pakistani specimen in lacking the metacone and premetacrista. Like in lower molars of *Bianfusia*, the talonid of the lower molar from Pakistan displays a nyctalodont structure, but the position of the hypoconulid is not specified, which limits the comparisons.

Extant families of microbats are unknown in Asia until the Pleistocene (Eiting and Gunnell 2009; Simmons 2005a). However, *Bianfusia* shows many dental characteristics of Rhinolophoidea. A slender ramus with a low coronoid process of the mandible, a reduced p3, lower molars with open trigonid, their talonid as wide as their trigonid, and the nyctalodont structure of the talonid are typical rhinolophoid features. On the upper dentition, *Bianfusia* shares with the Rhinolophoidea the presence of a transversal P4, an opened and W-shaped ectoloph on M1-2, the paracone and metacone near the buccal edge of the crown, the development of a talon, and a slender protocone.

Rhinolophoids include several modern bat families such as Hipposideridae, Rhinolophidae, Megadermatidae, and Nycteridae (Simmons 2005a; Simmons and Conway 2003;

Simmons and Geisler 1998). It is generally admitted that the Megadermatidae represent the sister group of the Hipposideridae-Rhinolophidae clade (Springer et al. 2001; Gunnell and Simmons 2005; Simmons and Geisler 1998). The morphology of the upper molars of *Bianfui*a differs from those of Megadermatidae (*Megaderma*, *Macroderma*, *Lavia* and *Cardioderma*) in several details. Indeed, megadermatids have upper molars showing a “distorted” W-shaped ectoloph, which includes a long postmetacrista that projects distobuccally, and a very short protocone that overhangs the talon basin, which is very extensive distobuccally. Furthermore, the upper canines of Megadermatidae display a large secondary cusp that contrasts with the simple morphology of the upper canines of *Bianfui*a. The phylogenetic position of the Nycteridae within or with the Rhinolophoidea is still in a state of flux. Some molecular phylogenies have, indeed, excluded the Nycteridae from the Rhinolophoidea (Simmons 2005a; Teeling et al. 2005; Eick et al. 2005). *Bianfui*a differs from the Nycteridae (i.e., *Nycteris*) in having a large p4, a small p3, lower molars with the entoconid well-developed and distal in position with respect to the hypoconid, the hypoconulid displaced buccally, and upper molars (M1-2) showing a less deep and single ectoflexus, the protofossa open, a larger protocone and broad lingual cingulum with a sketch of hypocone.

Living Hipposideridae and Rhinolophidae are very similar in terms of dental morphology. From the small size of the p3 alveolus observable on SH-A-47 and SH-A-51, it can be expected that the p3 of *Bianfui*a was very small, and perhaps not highly functional. In the Rhinolophidae, the p3 is vestigial (very reduced), while in Hipposideridae, the p3 is lost. *Bianfui*a displays a set of dental traits (such as: the presence of an external cingulum on the upper canine, the junction between the long postprotocrista and the postcingulum on upper molars, the well developed distolingual shelf, and the transverse development of the P4), which are features rather characterizing rhinolophids than hipposiderids. However, the small size and the reduction of the distal part of M3 in *Bianfui*a are rather hipposiderid features. This is correlated with the reduction of the talonid of m3 of SH-A-47, a condition observed in m3 of *Hipposideros*, *Asellia*, *Anthops* as well. *Bianfui*a shared also with Hipposideridae, upper molars with a broad lingual cingulum and a moderate development of the talon basin, which is more extensive in upper teeth of rhinolophids.

The Rhinolophidae are a monogeneric family. The only genus, *Rhinolophus*, is recorded in the Late Eocene and the Early Oligocene of the Quercy (Sigé 1978), and the Late Oligocene of

Carrascosa del Campo (Central Spain; Sevilla 1990). Basically, *Bianfuia* exhibits a more primitive dental pattern than *Rhinolophus*: the p3 of SH-A-47 is relatively more developed, the p4 bears a small metaconid, the upper canine is less curved, M1-2 are more transversally developed and waisted mesiodistally, the crown of these tooth have a small mesostyle retracted to the buccal edge of the crown, and have a broad lingual lobe bearing a hypocone shelf. Some upper molars of *Bianfuia* (SH-A-60, SH-A-10, SH-C-7 and SH-E-1) retained both the paraloph and metaloph, which bear minute paraconule and metaconule, respectively. This variability indicates a stage of conservation of these structures, which are lost on upper molars of *Rhinolophus*. Contrary to the Rhinolophidae, the Hipposideridae are well-diversified in Europe, Africa and Arabia since the Middle Eocene. Hipposiderids from the Middle Eocene to Late Oligocene karstic infillings of the Quercy (France) include three genera: *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*), *Palaeophyllophora* and *Vaylatsia* (Sigé and Legendre 1983; Sigé 1978, 1990, 1997). *Hipposideros* (*Brachhipposideros*) is also documented in the Early Oligocene of Taqah in the Sultanate of Oman (Sigé et al. 1994). Like *Bianfuia* and *Rhinolophus*, *Palaeophyllophora* and *Vaylatsia* retain p3, their p4 display a metaconid, which is partially merged with the protoconid, and the m1-2 show their hypoconulid located far distobuccally from the entoconid. However, the lower dentition of the *Bianfuia* differs from *Palaeophyllophora* in having a p3 more developed, a p4 more elongated, and m1-2 showing a longer talonid. In addition, the upper molars of *Palaeophyllophora* have an unusual morphology, which differs substantially from that of *Bianfuia*. This is particularly shown in the structure of the ectoloph, which displays a small mesostyle that occupies a very buccal position and connected to a very short centrocristae, and the inner surface of the paracone and metacone, which appears in continuity with the buccal extension of the protofossa. In contrast, the dental morphology of *Vaylatsia* is reminiscent to that of *Bianfuia*. The main distinction are observed on the upper molar: the M1-2 of *Bianfuia* differs from those of *Vaylatsia* in being more transversally developed, in having a smaller mesostyle retracted from the buccal edge, a more developed talon with a robust cingulum that bears a sketch of hypocone, and in the absence of both metacone and metacrista on the very small M3. The distal edge of upper canines of *Vaylatsia* are also strongly curved, a condition which clearly contrasts with the less curved cusp of the canine of *Bianfuia*.

? Rhinolophidae Bell 1836

Gen. et sp. indet.

Fig. II.4

Referred specimens—**SH-B-03** (right M2; Fig. II.4C); **SH-B-04** (left M2; Fig. II.4D); **SH-B-10** (left M3; Fig. II.4E).

Locality and Age— Fissure-filling B located in the Shanghuang Limestone Quarry, near the village of Shanghuang, Liyang County, southern Jiangsu Province, central coastal China.

Description—These small upper molars [SH-B-3 (1.40 x 1, 75) and SH-B-4 (1.46 x 1.79)] are larger than long (i.e., transverse) and exhibit a short talon that suggest a M2 morphology. The crown of these molars is waisted distally. The ectoloph is open but compressed distally. The pre- and post-paracristae form a more open V-shaped than pre- and post-metacristae. The parastyle is hook-like and projects mesially (more on SH-B-4 than on SH-B-3; Fig. II.4C and 4D). The position of the parastylar shelf is as buccal as the metastylar shelf, which is straight. The mesostyle is less buccal in position than the two other styles, and does not exceed the labial edge of the crown. The precingulum is longer and larger than the postcingulum. The protocone is compressed buccolingually. The lingual cusp is mesially canted but remains slightly more distal than the paracone. The pre- and postcinguli join pre- and postprotocristae, respectively, closing the protofossa laterally. A thin lingual cingulum surrounds the distal base of the protocone, thereby forming a very short talon. The size and the morphology of SH-B-10 (Fig. II.4E) correspond with this taxon. This molar differs from the other in lacking metacone and metastyle. The mesostyle is well developed buccally, which involves a flexion on the buccal edge. A short crest extends linguodistally from the mesostyle making a distal lobe of the crown. The extensive protofossa is opened distally. The protocone, small, constitutes the principal structure of the lingual part of the tooth. There is no lingual cingulum.

Comparison—These specimens are significantly smaller than *Bianfuiia shanghuangensis* but more nearly similar in size to SH-C-3 from fissure C. Like *Bianfuiia*, the two teeth from the fissure B have rhinolophoid affinities, which are characterized by the ectoloph open buccally, a

slender protocone, and the development of a talon. SH-B-3 and SH-B-4 are buccolingually elongated like the upper molars of *Bianfui*a. They share also the junction of the pre- and postprotocristae with pre- and postcinguli, respectively. The small projection of the talon is rhinolophid-like. The M3 of this taxon differs from those of *Bianfui*a in having very short premetacrista that extends distally from a well-developed mesostyle. As mentioned above, the dental distinctions between Hipposideridae and Rhinolophidae are tenuous, especially for primitive taxa. However, some features depicted on these two M2 and the M3 from the fissure B better match the dental pattern of extant Rhinolophidae. However, the precise systematic attribution of these fossils requires further morphological support than current data allow.

Rhinolophoidea Bell 1836 (Weber, 1928)

Fam., gen. et sp. indet.

Fig. II.4

Referred specimen—**SH-C-03** (left M1/2; Fig. II.4B), only known specimen.

Locality and Age— Fissure-filling C located in the Shanghuang Limestone Quarry, near the village of Shanghuang, Liyang County, southern Jiangsu Province, central coastal China. The locality is correlated to the Sharamuronian Asian Land Mammal Age (ALMA), Middle Eocene.

Description—This nearly square upper molar is relatively small (1.27 x 1.48) compared to the other bat specimens from Shanghuang. The dilambdodont ectoloph is well opened and constitutes the main part of the tooth. It is also strongly invaginated due to a deep double ectoflexus. The mesostylar shelf is narrow and curved, and distal to the parastyle. This latter makes a small mesial bend. In contrast, the metastyle is straight and much buccally displaced than the mesostyle and parastyle. The paracone and metacone are very spaced by a long protofossa, which extends to the mesostylar shelf. The paracone is slightly more lingual than the metacone but both have the same size. The protocrista joins the thin pre- and postcinguli, which both close and isolate a very deep and large protofossa. The protocone is canted mesially and is very lingual in position. This cusp is compressed buccolingually and less voluminous than the paracone and metacone. The

distal surface of the protocone extends to a short talon that extends distally but not lingually. The talon basin is distally bounded by a moderately developed distolingual cingulum.

Comparison—This tooth belonged to a smaller species than *Bianfuia shanghuangensis*. Despite the clear difference in size, the SH-C-3 molar displays the same rhinolophoid characteristics than *Bianfuia*. This is particularly shown in the development of the talon, the buccolingually compressed protocone and the presence of a well-opened ectoloph. However, although the connections of the pre- and postprotocristae with the pre- and postcinguli, respectively, are found in upper molars of *Bianfuia*, this structure is also found in molars of some extinct Hipposideridae (*Vaylatsia*), extant Rhinolophidae (*Rhinolophus*), and in primitive bats (i.e., “Echiroptera”). Despite this primitive arrangement, the overall morphology of this tooth (SH-C-3) appears somewhat more evolutionarily advanced over that characterizing “Echiroptera” and some extant Rhinolophoidea. In occlusal view, the square outline of the crown of SH-C-3 is similar to that seen on upper molars of some Hipposideridae and some species of Nycteridae, notably on the Hipposideridae *Triaenops furculus*, *Aselliscus wheeleri*, and *Nycteris nana*. The shape of this upper molar is related to the long and wide protofossa that extends to the buccal edge, between the paracone and metacone, which are strongly spaced. The moderate extension of the talon basin is more hipposiderid-like than nycterid-like. However, the precise systematic attribution of this specimen remains unclear given the very limited documentation of this species, which will require further morphological support than current data allow.

? Rhinopomatoidea Bell 1836

? Rhinopomatidae Bonaparte 1838

Gen. and sp. indet.

Fig. II.4

Referred specimen—**SH-A-07** (left M2; Fig. II.4A), only known specimen.

Locality and Age—Fissure-filling A located in the Shanghuang Limestone Quarry, near the village of Shanghuang, Liyang County, southern Jiangsu Province, central coastal China. The locality is correlated to the Sharamuronian Asian Land Mammal Age (ALMA), Middle Eocene.

Description—Given the transverse aspect of SH-A-7, this upper tooth is here identified as a M². The crown is strongly waisted distally. The ectoflexus is situated above the paraconid. The dilambdodont ectoloph is well-developed (W-shaped, well-opened) and occupies the main part of the tooth. The paracristae are more inclined and long than the metacristae, thereby rendering the ectoloph asymmetric. The preparacrista joins a parastyle mesially inflected. The metastylar shelf is distinct from the parastyle in being thinner and not curved. The junction point of the two centrocristae corresponds to a small mesostyle, which occupies a very buccal position. The paracone is bended mesially. This cusp is longer and more buccal than the metacone. A short paraloph extends lingually from the base of the paracone but it does not join the preprotocrista or the precingulum. The protocone is small, and occupies a very mesiolingual position (lingually opposed to the paracone). The postprotocrista is very short and does not close distally the protofossa. In contrast, the preprotocrista is long and joins a strong precingulum, thereby closing the protofossa mesially. The talon basin is moderately extended, and appears disjoint to the protofossa, thereby forming a distolingual lobe. The thick lingual cingulum surrounds the distal part of the talon basin and joins a small hypocone, which is situated linguodistally to the protocone. A very short crest extends from the mesial base of the hypocone towards the distal wall of the protocone.

Comparison—Extant rhinopomatids are poorly diversified, including only one genus *Rhinopoma*. SH-A-7 (1,7 x 1,9) is medium-sizes compared to of its counterparts in *Rhinopoma*: *R. hardwickei* (1,42 x 2,03), *R. macinnesi* (1,28 x 1,84), and *R. microphyllum* (1,99 x 2,34) (measures from Gunnell et al., 2008). This M² from Shanghuang is referred to the Rhinopomatidae on the basis of its rectangular crown outline, the development of the flat talon basin that forms a distolingual lobe, the small protocone with an open protofossa, and the presence of a minute hypocone. However, SH-A-7 shows distinctive features from the rhinopomatid condition, which consists of an ectoflexus over the paracone, a large precingulum, a metacone distally inclined, and the crown waisted distally under the metacone. Interestingly, these structures occur also on upper molars of some extant Emballonuridae.

In the fossil record, rhinopomatids are very poorly documented. Gunnell et al. (2008) have described one upper molar from the earliest Late Eocene of the Fayum deposits, Egypt

(Quarry BQ-2) that could belong to a rhinopomatid (*Qarunycteris moerisae*). SH-A-7 from Shanghuang differs from *Qarunycteris* in having its ectoloph more open, a mesostyle more buccal, a larger precingulum, the crown strongly waisted distally, a shorter postprotocrista, a small hypocone (but well marked), and in showing its talon basin more extensive (lobe). The morphology of *Q. moerisae* is rather similar to some Emballonuridae from the Quercy as the genus *Vespertiliavus*, but this unique tooth is not sufficient to clarify the systematic attribution. The fossils of *Rhinopoma* come from the Upper Miocene site Elaiochoria 2 in Chalkidiki, Greece (Hulva et al. 2007). The dental morphology of this taxon is closely reminiscent to that of the extant genus *Rhinopoma*, except for the hypocone, which is missing in M^{1-2} of *Rhinopoma*.

Microchiroptera Dobson 1875

Fam., gen and sp. indet.

Fig. II.4

Referred specimens—**SH-E-5** (fragment of dentary bearing p4; Figs. II.4E and F).

Locality and Age— Fissure-filling E located in the Shanghuang Limestone Quarry, near the village of Shanghuang, Liyang County, southern Jiangsu Province, central coastal China.

Description—The fragment of mandible has kept the fourth lower premolar (p4). This tooth is short and is oval-shaped. The protoconid is the main cusp of the crown. A low enamel swelling located mesiolingually to the protoconid indicates the presence of a vestigial paraconid. The metaconid is well-developed and is lingually opposed to the protoconid. A short and rounded talonid, without cuspid and cristid, extends from the base of the trigonid wall. A moderate but continuous cingulid surrounds the crown buccally. In addition to the preserved p4, the dentary displays five sockets: two large alveoli behind the p4, which correspond to the m1, two others large alveoli in front of the p4, which correspond to a double-rooted p3, and one minute alveolus in front of the mesial p3 alveolus. This last one suggests the presence of a minute p2, which is generally well-developed in Chiroptera.

Comparison—A dental formula including three premolars indicates a primitive condition for this taxon. The primitive bats from the Early Eocene of Vastan in India (Smith et al., 2007) have three premolars with a double rooted p3 and a single rooted p2. SH-E-5 displays these characteristics, except the apparent strong reduction of the p2. Furthermore, the morphology of p4 is more advanced than in primitive bats. Indeed, the absence of strong paraconid, the position of the metaconid and the vestigial talonid contrast with the primitive condition observed on Icaronycteridae and Archaeonycteridae. The p4 of SH-E-5 is more similar to the p4 of *Jaegeria cambayensis* from Vastan. This new fragment of mandible from Shanghuang differs from the dentary fragments of *J. cambayensis* in being smaller in size and in having a strong reduced p2. *Lapichiropteryx xiei* have also a p3 double rooted and a p2 slightly reduced. Compared to the Paleochiropterygidae from central China, SH-E-5 is smaller and has no diastema between the premolars and a more reduced p2. Only few families of extant bats retain three premolars: the Rhinolophidae, some extinct Hiposideridae, the Phyllostomidae, the Thyropteridae, and some Vespertilionidae. The Rhinolophidae and extinct Hipposideridae have a minute vestigial p3, which is single rooted and offset buccally from the toothrow. This configuration is seen on *Bianfusia shanghuangensis* but not on SH-E-5, which has its p3 double rooted and that seems as large as p4. Some Phyllostomidae have three premolars, but like in Rhinolophidae and Hipposideridae, it is the p3 that tends to be reduced. The Recent Thyropteridae retain the third premolar. However, contrary to SH-E-5, the three premolars are single rooted, and nearly similar both in size and morphology. The Vespertilionidae is a family particularly well-diversified with some species displaying three premolars. In this case, the second and third premolars are single rooted and p2 is slightly larger than p3.

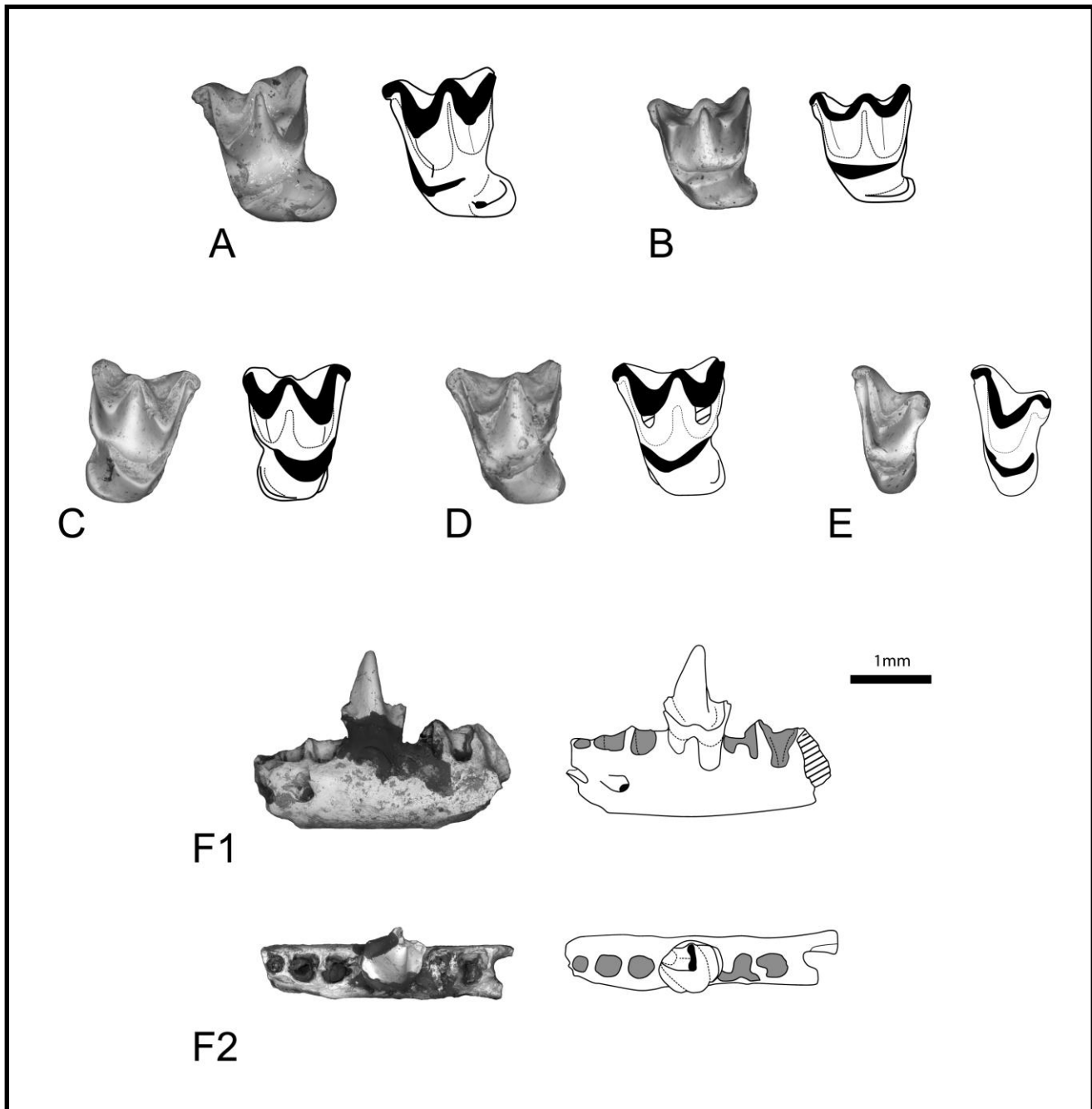


Figure II.4. ? Rhinopomatidae gen. et sp. indet. A, SH-A-07, left M2 in occlusal view. Rhinolophoidea, family, gen. et sp. indet. B, SH-C-03, left M1/2 in occlusal view. ? Rhinolophidae gen. et sp. indet. C, SH-B-03, right M2 in occlusal view; D, SH-B-04, left M2 in occlusal view; E, SH-B-10, left M3 in occlusal view. Microchiroptera indet. F, SH-E-05, left dentary fragment with p4 in buccal view (F1) and occlusal (F2) views. SEM pictures are at left and sketches of specimens at right. Scale bare = 1mm.

B – Cladistic analysis

B.1 Material and Method

As *Bianfuia shanghuangensis* is only known by isolated teeth and fragments of mandibles, a total of 54 dental characters plus 5 mandibular characters were scored across a set of extinct and extant Chiroptera (see below). Twenty four characters were selected on lower teeth and thirty two on upper teeth. The selected characters and character states were established from direct observations and comparisons, or from the available literature. All characters were equally weighted and unordered (Annexe 3, Part. 1).

The selected taxa include the rhinolophoid fossils from Shanghuang and Quercy fissure fillings: *Bianfuia shanghuangensis* from the middle Middle Eocene of Shanghuang (China; this study), *Vaylatsia prisca* from the early Late Eocene (MP17a) to the Early Oligocene (MP23) of the Quercy fissure fillings (France; Revilliod 1920; Legendre et al. 1995; Sigé et al. 1998b; Sigé and Crochet 2006; Maitre 2008 [Unpublished PhD]), *Palaeophyllophora oltina* from the middle late Eocene (MP18) of the Quercy fissure fillings (France; Delfortrie, 1872), and *Pseudorhinolophus schlosseri* from the late Middle Eocene (MP13) to the Early Oligocene (MP22) of the Quercy fissure fillings (France; Revilliod, 1917). The other rhinolophid from Shanghuang were not included in the analysis because of their very limited documentation, which consists only of three teeth. The in-group includes also some modern species of the Rhinolophidae (*Rhinolophus ferrumequinum* and *Rhinolophus hipposideros*) and Hipposideridae (*Hipposideros lankadiva* and *Hipposideros speroris*) as a means to assess the position of the fossils within the Hipposideridae+Rhinolophidae clade, and especially that of *B. shanghuangensis*. Characters were polarized via the out-group comparison method (Watrous and Wheeler, 1981), using three members of the archaic Chiroptera (i.e., “Eochiroptera”): *Icaronycteris menui* and *Archaeonycteris brailloni* from the Early Eocene of the “Basin de Paris” (Russell et al. 1973), and *Palaeochiropteryx tupaiaodon* from the Middle Eocene of Messel (Russell & Sigé 1970).

The data matrix (Annexe 3, Part. 1, Tab. A3.1) was managed using NDE (Nexus Data Editor v. 0.5.0; Page 2001). The phylogenetic reconstruction was performed with PAUP* v.4.0 beta 10 Win (Swofford 2002), with an exact search for the most parsimonious tree (“Branch and

Bound” option [BandB]). The clade robustness was measured with the Bremer Index (Bremer 1988).

B.2 Results

The Branch and Bound analysis yielded four equally most parsimonious trees of 118 steps each, with a consistency index (CI) of 0.534, and a retention index (RI) of 0.621. A strict consensus tree is presented on the figure II.5A. In this phylogenetic context, *Bianfua shanghuangensis* appears as the basalmost member of the Rhinolophidae. The group includes also *Vaylatsia prisca*, which gets position at the base of the two extant rhinolophids (i.e. *Rhinolophus ferumequinum* and *R. hipposideros*). The monophyly of the Rhinolophidae is supported by one non-ambiguous and non-homoplastic synapomorphy: the presence of a discontinuous lingual cingulum of M^{1-2} (Ch 51¹; RI= 100). The Hipposideridae form a second major clade characterized by the loss of p3 (Ch 10¹; RI= 100). This monophyletic group is composed by the two species of *Hipposideros* and *Pseudorhinolophus schlosseri*. The position of *Palaeophyllophora oltina* is not well-defined in the strict consensus tree, appearing as a *Rhinolophoidea incertae sedis*. *P. oltina* is either placed as a stem Rhinolophoidea in two trees, or as the basalmost Hipposideridae in the two other trees (Fig. II.5B). According to this latter arrangement, Hipposideridae are characterized by two synapomorphies: the absence of the distolingual lobe on P4 (Ch 34¹; RI= 50), and the shortening of the postprotocrista, which does not connect the postcingulum (CH 47¹; RI= 100).

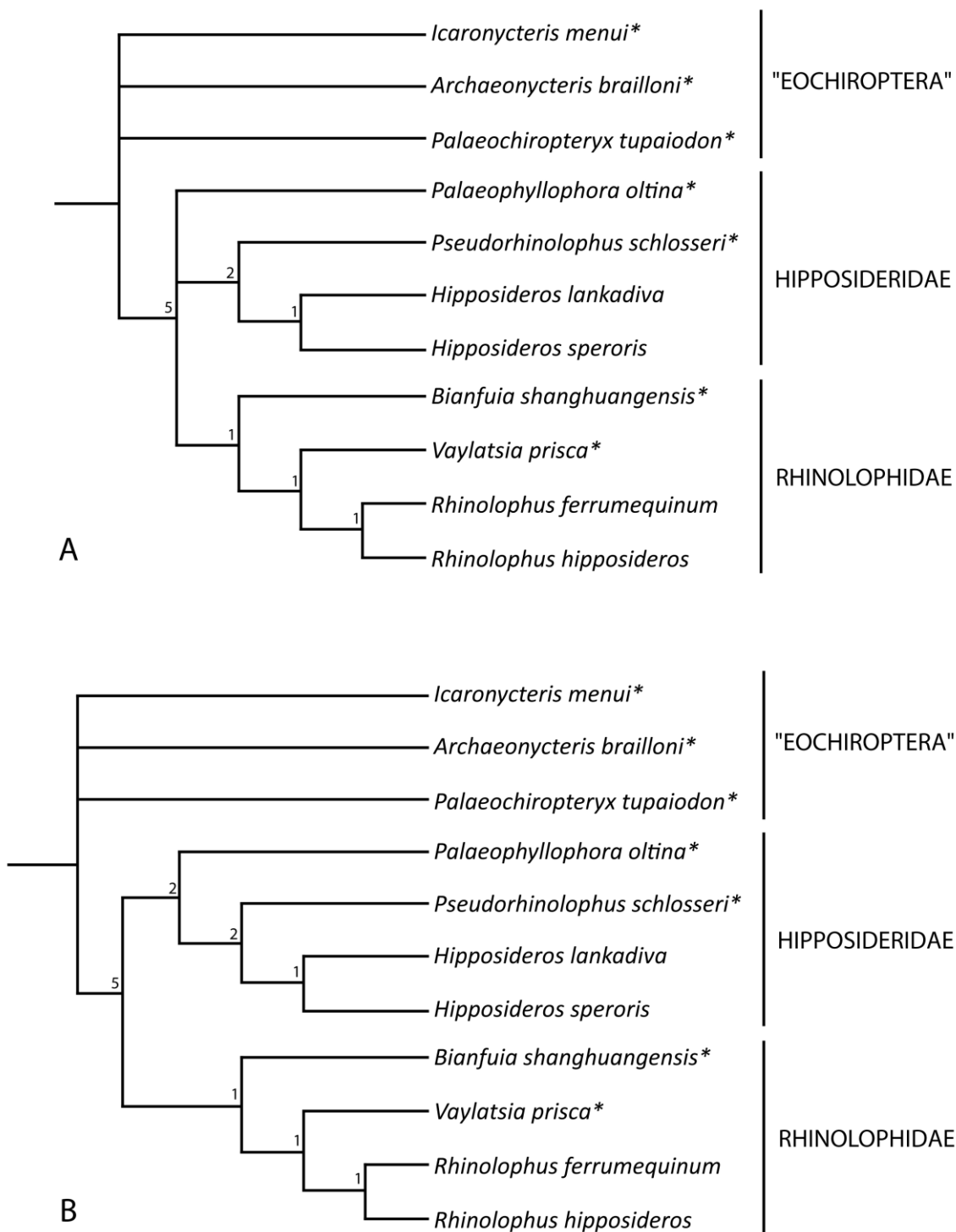


Figure II.5. Phylogenetic hypotheses of rhinolophoid relationship resulting from Branch and Bound analysis conducted on 59 dental characters. **A**, strict consensus of 4 trees of 118 steps with CI of 0.534 and RI of 0.621; **B**, alternative phylogenetic tree scored in 2 of the 4 most-parsimonious trees. Phylogenetic analysis was performed with PAUP* v.4.0 beta 10 Win (Swofford 2002). Numbers above the branches are Bremer values.

C – Hipposideridae and Rhinolophidae, the twin families

Within the superfamily Rhinolophoidea, the Hipposideridae-Rhinolophidae clade is particularly well supported by a body of morphological and molecular evidence (e.g. Lapointe et al., 1999; Levasseur et al. 2003; Teeling et al. 2005; Simmons, 2005a&b; Gunnell and Simmons 2005; Agnarsson et al. 2011). Extant Rhinolophidae (horseshoe bats) include only one genus *Rhinolophus*, which is the second most speciose genus of Chiroptera encompassing at least 77 species (Simmons and Conway 2003). In contrast, the Hipposideridae (leaf-nosed, roundleaf, and trident bats) display a more important morphological disparity, which is characterized by nine genera including a total of 65 species (e.g. Koopman 1994; Simmons and Conway 2003). Due to a global resemblance, the Hipposideridae and Rhinolophidae have long been considered as a unique family (e.g. Miller 1907; Simmons and Geisler 1998). Only few postcranial and dental characteristics, the latter being tenuous, have been tentatively addressed for distinguishing the two families. Miller (1907) distinguished the Hipposideridae from the Rhinolophidae essentially on the base of postcranial characteristics. Indeed, hipposiderids differ from rhinolophids in having “pectoral and pelvic girdles, more highly modified, toes with two phalanges each, and lumbar vertebrae showing a marked tendency to become into a solid rod” (Miller 1907: pp109). In addition, rhinolophids are also characterized by the distal articulation of the humerus, which allows for a more specialized flight (Sigé 1978, 1990). Regarding the dentition, extinct and extant rhinolophids have a vestigial P₃, which is lost in all extant hipposiderids. Furthermore, some hipposiderids (*Hipposideros*, *Anthops* and *Asellia*) have their M3 and m3 strongly reduced compared to rhinolophids. More recently, molecular and morphological phylogenetic investigations have brought strong support for considering the Hipposideridae and Rhinolophidae as two distinct natural groups (e.g. Hand and Kirsch 1998; Bogdanowicz and Owen 1998; Wang et al. 2003; Simmons 2005a, Eick et al. 2005; Eiting and Gunnell 2009), which seems to have diverged during the Middle Eocene (c.a. 39 Mya) from an Asian common ancestor (Teeling et al. 2005). Concerning the fossil record of the two families, surprisingly rhinolophids are less known in the early Tertiary than hipposiderids. *Rhinolophus priscus*, which is recorded from the Late Eocene to the Oligocene in the Quercy of France (Sigé 1978), represents the oldest occurrence of the Rhinolophidae. Several other indeterminate species of *Rhinolophus* are found in the Paleogene of Europe, notably in the Late Oligocene of Carrascosa in Central Spain (Sevilla

1990). Fossils of hipposiderids are more abundant and have a more widespread distribution. Eighteen species distributed at least in three genera including *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*), *Palaeophyllophora* and *Vaylatsia* (Rhinolophidae), are present in the fissure fillings of Western Europe (France) from the end of the middle Eocene to the end of Oligocene (e.g. Sigé and Legendre 1983; Sigé 1978, 1997, 1990). Hipposiderids are also documented in the early Oligocene of the Sultanate of Oman with *Hipposideros* (*Brachhipposideros*) *omani* and another indeterminate species (Sigé et al. 1994). Like extant and extinct rhinolophids (i.e. *Rhinolophus*), among early hipposiderids, *Palaeophyllophora* and *Vaylatsia* retain primitive dental structures, which are lost in *Hipposideros*. Furthermore, the dentition of *Vaylatsia* does not differ substantially from that of *Rhinolophus*. Although, the dental morphology of *Vaylatsia* is strongly reminiscent to that of Rhinolophidae, this fossil bat was considered as a stem Hipposideridae based primarily on referred humeri, which exhibit a typical hipposiderid morphology. Despite this, the strong dental and mandibular similarities between *Vaylatsia* and *Rhinolophus* led Sigé (1990) to suggest that these two stem taxa could have been closely related. However, the fissure filling (Garouillas, MP25, Middle Oligocene: Sigé 1990) from which *Vaylatsia garouillasensis* is abundantly reported (dental material and humeri), has also yielded several specimens of *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*) *zbrjdi*. Given that *Vaylatsia* and *Hipposideros* are nearly similar in body size, the possibility exists that the hipposiderid-humeri attributed to *Vaylatsia* actually belongs to *Hipposideros*. As such, since the hipposiderid status of *Vaylatsia* relied essentially on these attributed humeri, based only on its dental morphology this fossil bat could be considered primarily as a basal Rhinolophidae. From our phylogenetic results, *Vaylatsia* is indeed clearly nested within the Rhinolophidae (Fig. II.5).

With the presence of a vestigial p3, a hypoconulid displaced buccally on lower molars, and upper molars with closed protofossa and talon well-developed, *Bianfuia shanghuangensis* from Shanghuang exhibits strong affinities with *Vaylatsia*. However, in some dental traits, *Bianfuia* may appear less evolutionarily advanced over *Vaylatsia*. This is particularly shown on the upper molars (M1-2), which have a mesostyle still very buccal in position and a strong projection of the distolingual shelf in *Bianfuia* teeth. The p3 in *Bianfuia* is also less reduced than in *Vaylatsia*. However, given the greater antiquity of *Bianfuia* (Middle Eocene) over *Vaylatsia* (Late Middle Eocene to basal early Oligocene), the primitive condition characterizing the dentition of *Bianfuia* is somewhat not surprising. Interestingly, as we have discussed above, the

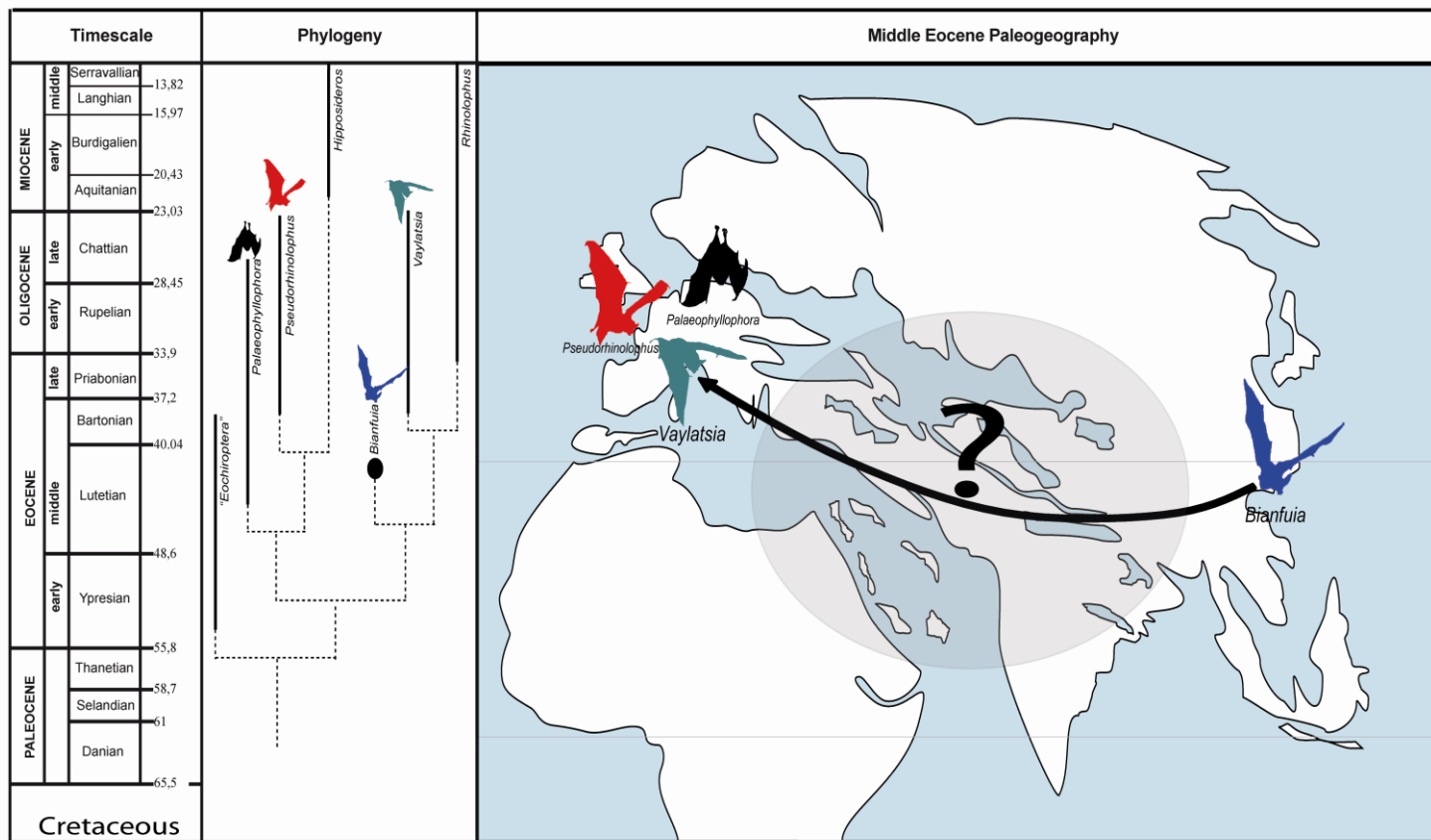


Figure II.6. Phylogeographic hypothesis of the firsts Rhinolophidae during the Middle Eocene. Timescale is placed at the left of the figure. The phylogeny hypothesis is taken from the alternative tree scored after Branch and Bound analysis (Fig. 5B). The dispersal event is figured on the right part. The arrow shows the probably dispersion of the ancient Rhinolophidae. The question mark points out the gap of fossil record between the two area and during the Paleogene.

dental pattern of *Bianfuia* shows a mosaic of primitive and derived features (“Eochiroptera” vs Rhinolophidae dental characteristics), which rather indicates a basal phylogenetic position of this taxon within the Rhinolophidae (Fig. II.5). If we consider that *Bianfuia* is a stem rhinolophid and the most ancient representative of the family, therefore the presence of this taxon in Shanghuang testifies to the great antiquity of the Rhinolophidae clade in Asia, thereby suggesting a possible Asian origin of the clade. Given that *Rhinolophus* is recorded only from the middle Late Eocene in Europe (i.e. *Rhinolophus priscus*: Sigé, 1978) and that *Vaylatsia* is recorded as early as the late Middle Eocene (i.e. *V. astruci* and *V. cregolensis*; Maitre 2008 [Unpublished PhD]), the arrival of Rhinolophidae in this Western Province is certainly the result of a dispersal event from Asia during the late Middle Eocene (Fig. II.6). However, this case of dispersal contrasts with the provincialism effect of Shanghuang during the Middle Eocene advocated by Métais et al. (2008).

This isolation is marked by a warm and dry climate that contrasts with the tropical climate of the inner continent. But bats are exception because their flight ability is an obvious advantage to perform great distances in few times and cross geographic barriers.

D – The early evolutionary history of Rhinopomatidae

Because of the great similarity in dental morphology between Rhinopomatidae and Emballonuridae, in the absence of a more comprehensive fossil record, the systematic attribution of the upper molar SH-A-07 remains uncertain. The lingual part of this tooth is very compressed buccolingually, as it does in upper teeth of rhinopomatids (i.e. *Rhinopoma*). With such a lingual structure, SH-A-07 diverges substantially from upper molars of the Emballonuridae, which have a more developed protocone and a more extensive talon basin that is directly connected to the protofossa. However, the deeply mesially indented buccal edge structure observed in SH-A-07 is not found in upper teeth of rhinopomatids, but in contrast this structure is reminiscent to that found in molars of emballonurids, notably *Vespertiliavus* from the Middle Eocene to Late Oligocene of Europe.

The Rhinopomatidae (mouse-tailed bats) are generally viewed as one of the most ancient family of modern Chiroptera (Simmons 2005a&b; Hulva et al. 2007; Valen 1979). This family is today limited to one single genus (*Rhinopoma*) with only four species (*R. hardwickii*, *R. microphyllum*, *R. muscatellum*, and *R. hadramauticum*), which have a widespread distribution over the Old World, especially in northern Africa, peninsular Arabia, the eastern Mediterranean, and the Indo-Pakistan Province. Despite its early emergence, this modern bat group is extremely poorly documented in the fossil record. *Qarunycteris moerisae*, documented by only one tooth from the earliest Late Eocene of Egypt (Fayum, BQ2; Gunnell et al. 2008), was so far considered as the oldest representative of the family. The other record of the family is from the upper Miocene Elaiochoria site in Greece (Chalkidiki; Hulva et al. 2007), which has yielded dental remains of a taxon showing strong affinities with the extant species *R. hardwickii* (*R. aff. Hardwickii*). If SH-A-7 proves to be a Rhinopomatidae, this taxon from Shanghuang would be then the first and oldest occurrence of the family, thereby extending back to the middle Middle Eocene the record of the group.

E – Modern bat radiation

The new Shanghuang bats described here reveal a prevalence of modern families that contrasts with the primitive bat fauna from the Early Eocene of India. Contrary to the other continents such as Europe, Africa and North America, Asia had formerly no representative of modern microchiropteran superfamilies or families during the Paleogene, with the possible exception of *Jaegeria cambayensis* (Smith et al. 2007). In the absence of “Eochiroptera”, this Shanghuang bat fauna emphasizes the existence of a turnover in the Asian bat communities that seems to have occurred during the middle Eocene on that continent. Rhinolophoids appear dominant and show a combination of plesiomorphies and apomorphies that marks a transition between “Eochiroptera” and modern families. The modern bat radiation remains an enigmatic and complex event that seems to have occurred in various ways on each continent. The modern bat families appeared in the fossil record as soon as the late Early Eocene in several continents (North America, Europe and Africa) and radiate during the Middle Eocene, while primitive bats (“Eochiroptera”) become progressively rare (e.g. Eiting and Gunnell 2009; Simmons and Geisler 1998; Gunnell and Simmons 2005; Simmons 2005b). To date, among the oldest microchiropteran faunas, Europe has yielded one of the oldest assemblages of modern forms, notably from the Middle Eocene French karstic infillings (Quercy). The fossils include members of the extant families Rhinolophidae, Hipposideridae and Emballonuridae (Sigé and Legendre 1983; Sigé 1978, 1997, 1990). The Mioxpterygidae are also included in the modern European radiation of bats but the phylogenetic position of this extinct group remains unclear (Maitre et al. 2008). In addition, Europe documents one of the oldest representatives of microchiropteran extant family: *Eppsinycteris anglica* from the earliest Eocene of England (Abbey Wood, London), which is described as a primitive Emballonuridae (Hooker 1996). Given the apparent great antiquity of this modern bat family, Hooker (1996) proposed that most of modern Chiroptera originated during the Paleocene despite the absence of paleontological evidence documenting chiropterans for this period. Africa is known for including several modern bats during the Eocene. The locality of Chambi in Tunisia documents the late Early Eocene extinct Philisidae (*Dizzya exsultans*), which is considered as a primitive Vespertilionoidea (Sigé 1991), as well as modern group such as Emballonuroidea (Emballonuridae), Rhinolophoidea (Hipposideridae) and other Vespertilionoidea (Ravel et al. 2011b, 2012; Ravel 2012 [Unpublished PhD]). In addition, the

abundant dental remains from the late Eocene of the Fayum deposits in Egypt document exclusively modern taxa including Vespertilionidae, Rhinopomatidae, Philisidae and Emballonuridae. The early diversity of microbats in Africa during the Eocene could support an African origin for some modern families as it was suggested by Sigé (1991). A member of the modern family Natalidae, *Honrovits tsuwape*, is reported from the late Early Eocene (Lostcabinien, Late Wasatchian; Beard, 1992) of central Wyoming in North America, and could represent the oldest representative of this family. This taxon was recently reconsidered and placed among the Onychonycteridae owing to its similar dental morphology with the most primitive bat *Onychonycteris finneyi* (Smith et al. 2012). With the occurrence of Vespertilionoidea (Philisidae), Emballonuridae and Hipposideridae in the late Early Eocene of North Africa (Chambi), Emballonuridae in the earliest Eocene of England (Abbey Wood), Natalidae in the late Early Eocene of North America (Wyoming), Rhinolophidae and a possible Rhinopomatidae in the middle Middle Eocene of China (Shanghuang), it is clear that modern bats were already well-diversified as early as the early Eocene with a widespread distribution.

Conclusion

The new bat assemblage from the Middle Eocene of Shanghuang documents a stem Rhinolophidae, two indeterminate rhinolophoids, and a possible Rhinopomatidae, which represent the oldest occurrences of these modern families in Asia. *Bianfuia shanghuangensis* gen. and sp. nov. shows great affinities with *Vaylatsia* from France that testifies to the dispersion of the first rhinolophids from Asia to Western Europe during the Middle Eocene. These discoveries contribute to a better understanding of the modern bat radiation in Asia, although the temporal and spatial gaps of the bat fossil record in this continent impede to clarify the modalities of the bat dispersion toward Europe.

Among the bat species from Shanghuang, one is well represented (*B. shanghuangensis*) by approximately 80% of the specimens, which strongly suggests the possibility of a kind of cave habits for this taxon. In contrast, the three other species are represented by one or two specimens. The biased documentation is surprising for a karstic locality that usually includes well-preserved, diversified and abundant bat fauna (Kowalski 1995). This fragmentary documentation could be explained by a biased sampling of the fossils and/or by none cave behavior of the

underrepresented species. The taphonomy is a good indication about the palaeoecology and particularly about the type of roost of bat fossils. The primitive bats (“Eochiroptera”) are often found in the fluvio-lacustrine deposits, while the modern forms appear essentially in karstic deposits (e.g., Sigé and Legendre 1983). The new bat fauna from Shanghuang is essentially composed of modern taxa, which exemplify this tendency. The Shanghuang bat fauna could therefore testify to the early appearance of the cave behavior of modern bats in Asia.

**Chapitre III – LE PLUS ANCIEN CHIROPTÈRE
D’AFRIQUE PROVENANT DE L’ÉOCÈNE
INFÉRIEUR D’EL KOHOL**

Chapitre III – LE PLUS ANCIEN CHIROPTÈRE D’AFRIQUE PROVENANT DE L’ÉOCÈNE INFÉRIEUR D’EL KOHOL

Ce chapitre correspond à l’article suivant :

Ravel A, Marivaux L, Tabuce R, Adaci M, Mahboubi M, Mebrouk F, Bensalah M.

THE OLDEST AFRICAN BAT FROM THE EARLY EOCENE OF EL KOHOL (ALGERIA).

Naturwissenschaften (2011) 98:397-405.

Abstract

The Afro-Arabian Paleogene fossil record of Chiroptera is very poor. In North Africa and Arabia, this record is limited, thus far, to a few localities mainly in Tunisia (Chambi, late early Eocene), Egypt (Fayum, late Eocene to early Oligocene), and Sultanate of Oman (Taqah, early Oligocene). It consists primarily of isolated teeth or mandible fragments. Interestingly, these African fossil bats document two modern groups (Vespertilionoidea and Rhinolophoidea) from the early Eocene, while the bat fossil record of the same epoch of North America, Eurasia and Australia principally includes members of the “Eochiroptera”. This paraphyletic group contains all primitive microbats excluding modern families. In Algeria, the region of Brezina, southeast of the Atlas Mountains, is famous for the early Eocene El Kohol Formation, which has yielded one of the earliest mammalian faunas of the African landmass. Recent fieldwork in the same area has led to the discovery of a new vertebrate locality, including isolated teeth of Chiroptera. These fossils represent the oldest occurrence of Chiroptera in Africa, thus extending back to the middle early Eocene (Ypresian) the record of the group on that continent. The material consists of an upper molar and two fragments of lower molars. The dental character association matches that of “Eochiroptera”. As such, although very fragmentary, the material testifies to the first occurrence of “Eochiroptera” in Algeria, and by extension in Africa. This discovery demonstrates that this basal group of Chiroptera had a worldwide distribution during the early Paleogene.

Introduction

Chiroptera is today one of the most diversified orders of placental mammals (representing 20% of mammalian species). Bats have a worldwide distribution and occupy many ecological niches (Hill and Smith 1984; Harrison and Hooker 2010; Maitre et al. 2008; Marandat 1991). This worldwide distribution was established by the early Eocene. They are found in every continent during the early Eocene except Antarctica (Gunnell and Simmons 2005; Simmons 2005). The well preserved specimens of the Green River Formation (early Eocene, Wyoming), Messel (middle Eocene, Germany), and Mahenge (middle Eocene, Tanzania) all demonstrate the early acquisition of flight (Gunnell et al. 2003; Simmons et al. 2008) and possibly also laryngeal echolocation (Veselka et al. 2010). These two capabilities are characteristic of Chiroptera. Flight is an effective pattern of locomotion to cover long distances in a short space of time, and echolocation is an advantage for both night-locomotion and night-predation. These abilities allowed bat to colonize new ecological niches quickly and at a global scale. The first radiation of bats almost certainly started as soon as earliest Eocene (e.g. Tabuce et al 2009), and widely during the early Eocene, a period that is also characterized by a significant global rise in temperature (Teeling et al 2005). This pattern of adaptive radiation just after the “Paleocene-Eocene Thermal Maximum” (PETM) is similar to that observed in several other groups of modern mammalian order (e.g. Gingerich 2006).

The first radiation involves primitive bats, commonly called “Eochiroptera” (Van Valen 1979). This paraphyletic group comprises all archaic microbats excluding modern groups. Six families are considered as “Eochiroptera”: Onychonycteridae, Icaronycteridae, Palaeochiropterygidae, Archaeonycteridae, Hassianycteridae and Tanzanycteridae (Gunnell and Simmons 2005; Simmons and Geisler 1998; Van Valen 1979). The first four families are documented in North America, Europe and Asia while Tanzanycteridae is only recorded in Tanzania. Primitive bats are also documented in the early Eocene of Tingamarra Local Fauna (Southeastern Queensland, Australia) with *Australonycteris clarkae* belonging to an indeterminate family (Hand, 1994). Except for few well preserved specimens (Gunnell et al. 2003; Gunnell and Simmons 2005; Habersetzer and Storch 1992; Sigé et al. 1998a; Simmons and Geisler 1998; Simmons et al. 2008; Storch et al. 2002), fossil remains are limited to isolated teeth

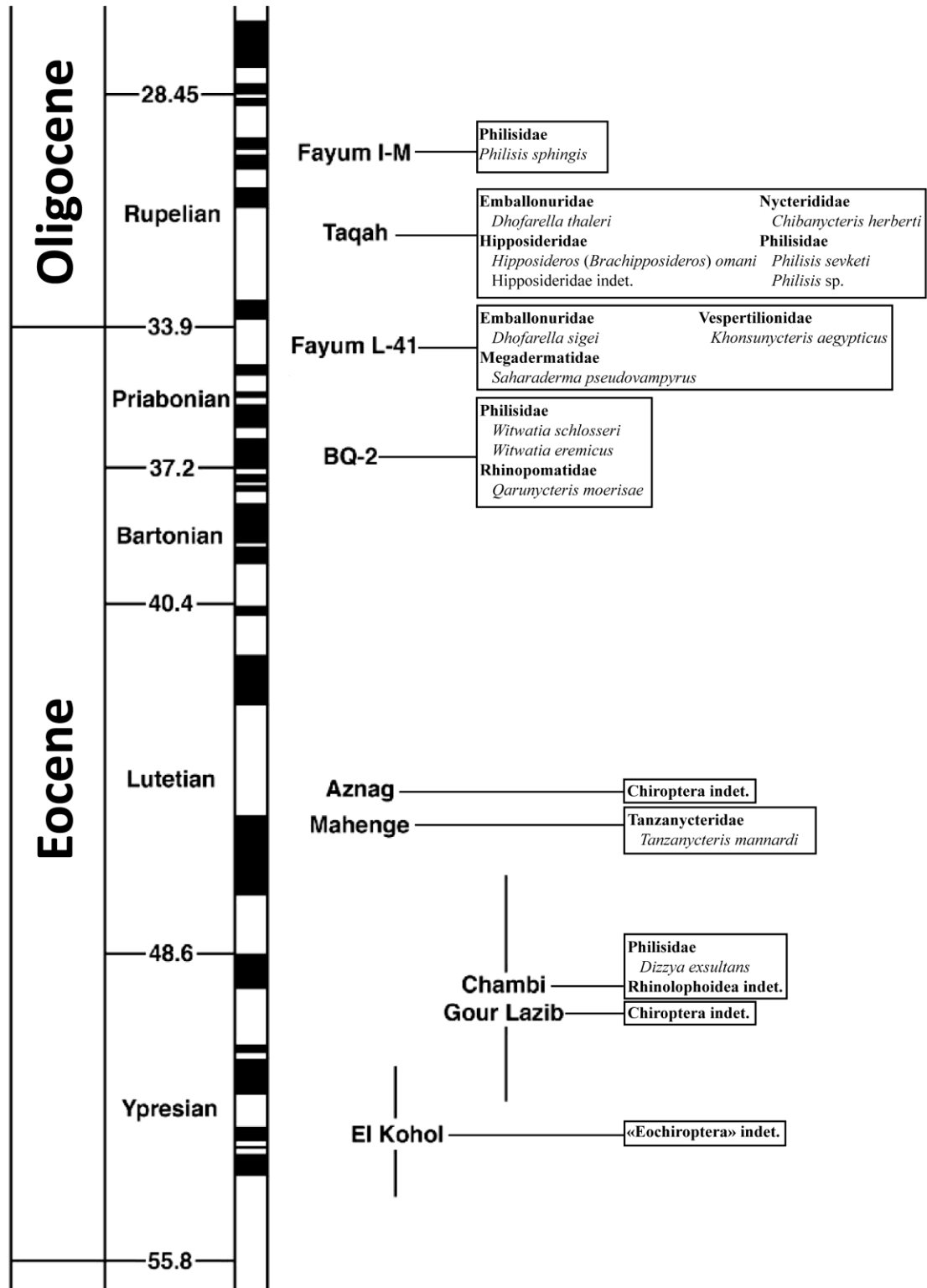


Figure III.1. Correlation of the Afro-Arabian Paleogene mammalian localities having yielded bat fossils. Vertical bars indicate approximate ranges of temporal uncertainty. Modified from Seiffert 2010.

and sometimes to jaw fragments. “Eochiropteran” teeth are all typically insectivorous and possess several characters, which distinguish them from the modern insectivorous bats.

In the framework of the paleontological program PALASIAFRICA in the early Tertiary of North Africa, since 2003 yearly field research in the Southeast of the Atlas Mountains, region of Brezina, central north Algeria. This region includes several continental Paleogene localities. On Southeast, the El Kohol Formation has produced many invertebrate fossils, which are dated to the early Eocene (*Ampullaria assermoensis*, *Potamides brezinaensis*) to middle Eocene (*Romanella boriesi*) by Jodot (1953) and Mahboubi et al. (1986). Fossiliferous levels are composed by unrefined marl limestone. The sedimentological interpretations and preservation of fossils suggest rather fast deposition during a flooding event (Mahboubi et al. 1984; Nouhbani et al. 2008). Many charophytes were found at El Kohol, such as *Nitellopsis (Tectochara) dutempleii* and *Peckichara* aff. *disermas* (Mebrouk et al. 1997). These charophytes have allowed Mebrouk et al. (1997) to date this formation as early mid-Ypresian (early Eocene). Furthermore, the two former loci KA and KB (Fig. III.1) are famous for producing a very important mammalian fauna, including one of the oldest proboscideans, *Numidotherium koholense* (Nouhbani et al. 2008), the most basal hyracoid *Seggeurius* (Court and Mahboubi 1993), and the adapisoriculid insectivore *Garatherium* (Mahboubi et al. 1986). *N. koholense* appears slightly more advanced morphologically over *Phosphaterium* from Ouled Abdoun (Morocco) dating from the earliest Eocene (Gheerbrant et al 2002, 2005). In addition, *Seggeurius* and ?*Garatherium* occur also in older localities in Morocco (early Ypresian of Ouled Abdoun and Thanetian of Ouarzazate Basin, respectively [Gheerbrant et al 1992, 2003]). As such, El Kohol (Fig. III.2) appears to be younger than the early Ypresian sites from Morocco (Ouled Abdoun, N’Tagourt 2), but also, based on the hyracoid assemblages, seemingly older than the localities from the Gour Lazib (late early to early middle Eocene, Algeria) and Chambi (late early Eocene, Tunisia).

A new sub-locality of El Kohol, named KD (Fig. III.1), has yielded few micromammal remains including isolated teeth of Chiroptera. This new locality occurs in the same stratigraphical member than KA and KB, but 1km farther south and about 10 to 15 meters under the other sites in the stratigraphic sequence (Fig. III.1). The level is thinner and the material seems to have been reworked inasmuch as it includes several fragments of microfossils, notably ganoid fish scales, and reptilian postcranial elements.

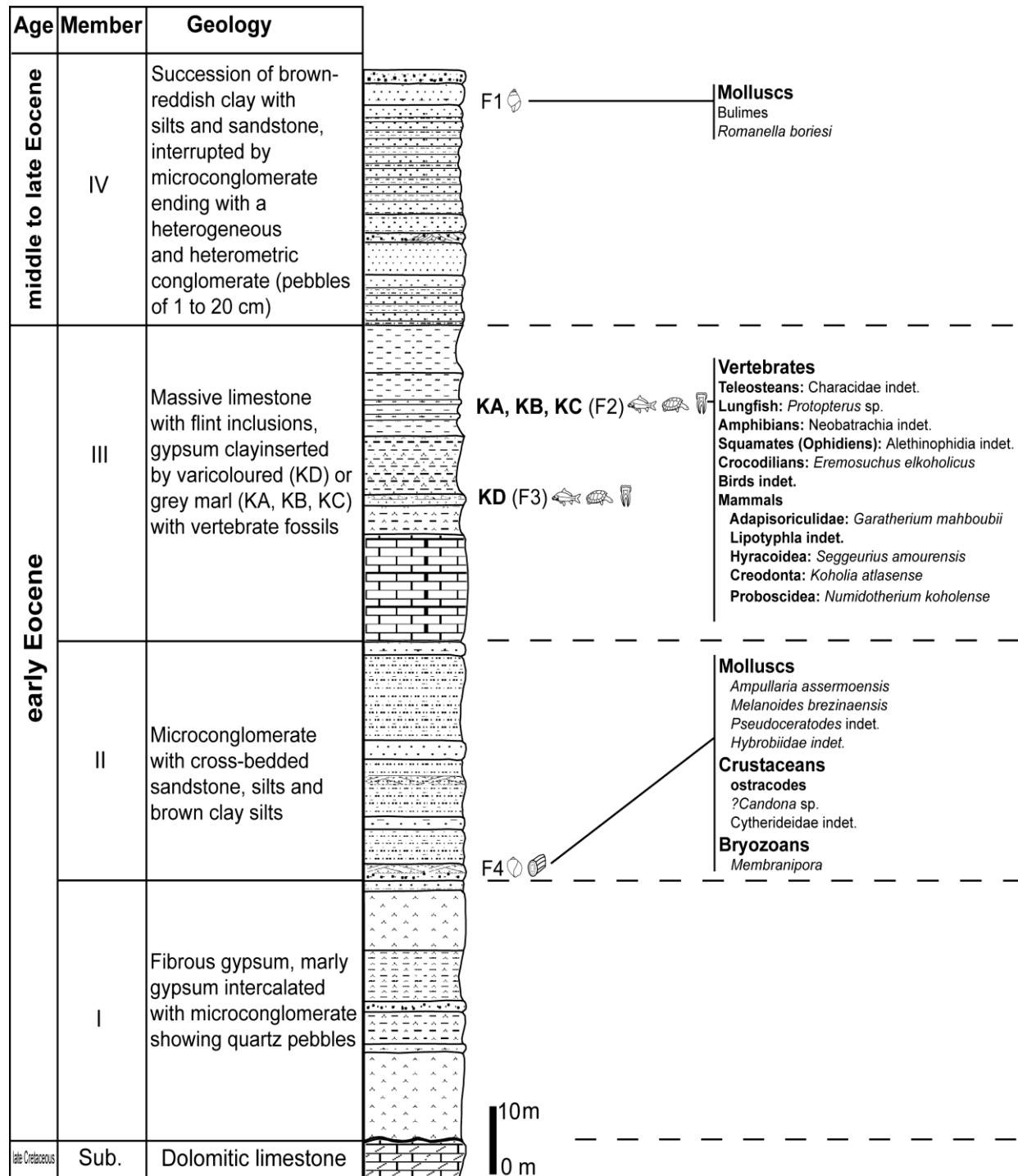


Figure III.2. Lithostratigraphic column of the El Kohol Formation, KD profile with stratigraphic position of KA, KB and KC. **Sub.:** Late Cretaceous substratum; **I:** Transition member; **II:** Lower detritic member; **III:** Marly and calcareous intermediate member; **IV:** Upper detritic member. **F1:** continental gastropod fragments (*Bulimes*, *Romanella boriesi*); **F2:** Mammal teeth (Chiroptera), fish scales and fragmentary rests of tortoises in varicoloured marl (KD); **F3:** Fossils of vertebrate fauna including mammals, fishes and reptiles in grey marl (KA, KB, KC) **F4:** Continental gastropods (*Ampullaria* cf. *assermoensis* and *Potamides brezinaensis*) and silicified wood.

The new material from El Kohol includes bat teeth, which exhibit many plesiomorphic characters primarily found in “Eochiroptera”. Until now, North Africa and Arabia faunas were known to include only modern bats during the Paleogene. Chambi (Tunisia) documents the late early Eocene Philisidae (*Dizzya exultans*), considered to be an archaic vespertilionoid, and a rhinolophoid (Sigé 1991). The Fayum deposits (late Eocene-early Oligocene) reveals many modern bat families, which include Rhinopomatidae, Megadermatidae, Emballonuridae and Philisidae (Gunnell et al. 2008; Sigé 1985). The early Oligocene of Oman (Taqah) documents many modern families, which include members of the Nycteridae, Hipposideridae, Emballonuridae and Philisidae (Sigé et al. 1994). Therefore, these early Eocene Algerian bats represent the first occurrence of “Eochiroptera” in North Africa, and the oldest bats from that continent. In this paper, we describe and discuss these new fossils with special emphasis on their paleobiogeographic implication.

A. Systematic palaeontology

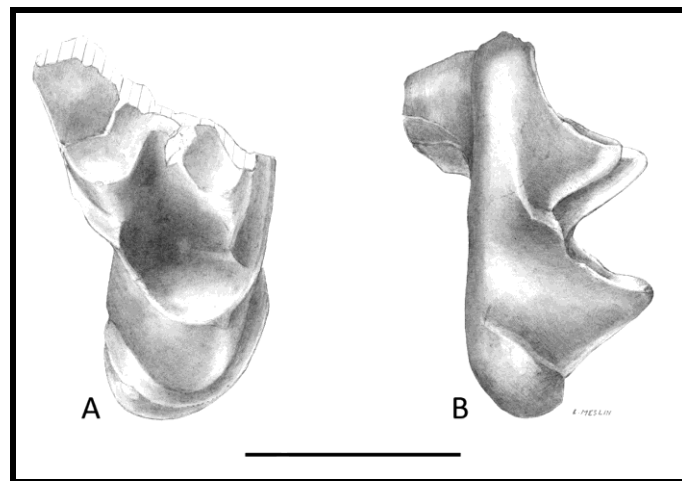


Figure III.3. Right upper molar of the “Eochiroptera” UMC-KD-01 from the El Kohol Formation in occlusal (A) and distal (B) views. Scale bar = 1mm. Original art by Laurence Meslin. Copyright CNRS – Meslin.

Order **CHIROPTERA** Blumenbach, 1779

Sub-order **”EOCHIROPTERA”** Van Valen, 1973

Family **indet.**

Gen. et sp. **indet.**

Locality and stratigraphy: El Kohol, **KD**, Algeria; early-mid Ypresian (early Eocene).

Material: **UMC-KD-01:** M2, right (0,93 x 1,89 mm), Fig. III.3; **UMC-KD-02 :** m? trigonid, right (0,67 x 0,82), Fig. III.4; **UMC-KD-03:** m? talonid, right (0,60 x 0,86 mm), Fig. III.4. Material deposited in the collections of the University of Montpellier II (UMC), France.

A.1 Description of the upper molar (UMC-KD-01)

This is a small-sized right upper molar (<2mm; Fig. III.3). The rectangular shape of the crown, which is very elongated transversely and waisted mesio-distally, is more indicative of M2 rather than M1. The labial edge is missing, except in the metastylar region. The smooth surface on the lingual part indicates strong dental erosion, which has erased the ectoloph relief. However, the ectoloph is complete and dilambdodont. The disto-labial orientation of the postmetacrista seems divergent with the preparacrista, thus giving an open W-shaped ectoloph. The metacone and paracone are similar in size and are on the same mesio-distal axis. The lingual part of the tooth is dominated by a protocone, which is more voluminous and slightly higher than the two labial cusps. The protocone is canted mesially and nearly opposed to the paracone. The pre- and postprotocrista rise up labially to join the para- and metacingulum, respectively. A slender metaloph begins at the base of the metacone and turns disto-lingually to join both the postprotocrista and the metacingulum at the level of a metaconule, which is broken lingually. On the opposite side, the paraloph is shorter and less high than the metaloph and there is no paraconule. The protocristae close a protofossa, which is very wide and deep. A great space between the sides of the labial cusps enlarges the protofossa. The lingual surface of the protocone is convex and extends transversely. The lingual cingulum is continuous and thickened on the hypoconular region. This produces a lobe-shaped lingual edge of the crown.

A.2 Description of the trigonid (UMC-KD-02)

The trigonid described here is a fragment of a small sized right lower molar (<2mm; Fig. III.4). It is as long as wide. The paraconid, which projects mesio-labially, is slightly more

reduced than the protoconid and metaconid (which was unfortunately broken during the study of the specimen). The conical protoconid is higher and more voluminous than the metaconid was. Both lingual cuspids are nearly equidistant to the protoconid. The protocristid and paracristid are slender and form the mesial and distal wall of the trigonid, respectively. The precingulid begins at the base of the paraconid and extends labially toward the protoconid. This cingulid becomes thinner near the protoconid. Distally, the mesial extremities of the preentocristid and cristid obliqua were present on the undamaged specimen. The end of the cristid obliqua is situated at the base of the distal trigonid wall, just between the notch separating the protoconid from the metaconid. The low position of the preentocristid and the cristid obliqua compared with that of the trigonid, suggests that the talonid was much less high than the trigonid.

A.3 Description of the talonid (UMC-KD-03):

The talonid is a fragment of a small sized right lower molar (<2mm; Fig. III.4). This talonid is moderately worn. The summits of the crests and cuspids are damaged and show wear facets. The talonid basin is wide but short. The hypoconid is the dominant cusp of the talonid. It is very labial and is slightly more distal than the entoconid. The wide cristid obliqua projects lingually from the hypoconid. The hypoconulid is more reduced than the two other cuspids and it is located close to the entoconid, but being more disto-labial in position. The postcristid joins the hypoconulid to the hypoconid. A short but slender cristid joins the hypoconulid to the entoconid. The postcingulid begins at the base of the hypoconulid and it joins the labial cingulid. This pattern (=subnyctalodonty; Fig. III.5B) is more similar to the necromantodonty (Fig. III.5A) described by Maitre (2008) than to the submyotodonty (Fig. III.5D) described by Legendre (1984) for the Molossidae. Necromantodonty is characterized by having hypoconulid, centrally positioned between the entoconid and hypoconid. The three cuspids are connected by a postcristid. This pattern occurs in primitive bats like *Necromantis*, *Palaeophyllophora*, *Honrovits*, *Ageina*, *Protonycteris*, or *Australonycteris*, but also in *Eppsinycteris* and some specimens of *Icaronycteris* and *Archaeonycteris*. However, in these three latter genera, the hypoconulid is somewhat more lingual (Hooker, 1996; Russell et al. 1973). The submyotodont structure occurs in few individuals within a nyctalodont population (Legendre 1984). This dental pattern shows a connection between the three cuspids like in the necromantodonty condition but

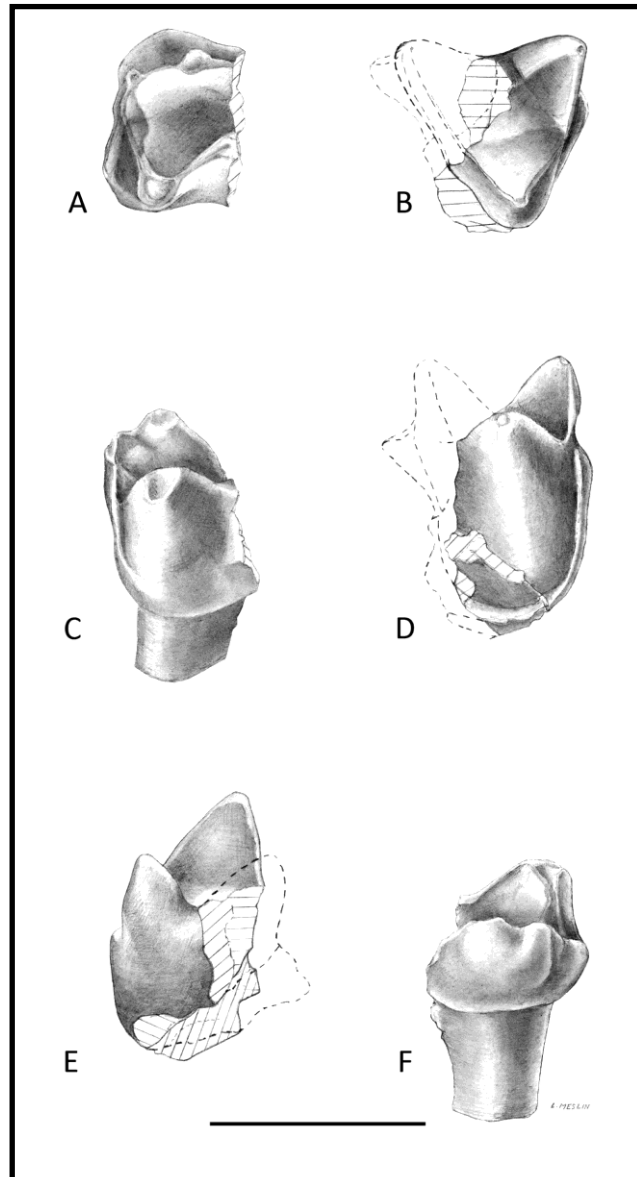


Figure III.4. Right lower molar fragments of the “Eochiroptera” from El Kohol Formation. Right trigonid UMC-KD-02 in occlusal (B), labial (D) and lingual (E) views. The dotted lines represent the broken metaconid. Right talonid UMC-KD-03 in occlusal (A), labial (C) and lingual (D) views. Scale bar = 1mm. Original art by Laurence Meslin. Copyright CNRS – Meslin.

the hypoconulid is extremely disto-lingual like in nyctalodont taxa, and is connected to the other cuspids by a small extension of the postcristid (Fig. III.5D). UMC-KD-01, UMC-KD-02 and UMC-KD-03 are attributed to a same species due to both compatible size and occlusal morphology; UMC-KD-02 and UMC-KD-03 could represent the same lower molar but the very different state of wear between the two fragments does not support this hypothesis.

B – Comparison and discussion

The small size of the upper molar, its sub-rectangular outline, the W-shaped ectoloph, and the presence of a lingual cingulum are usual features of chiropteran molars. Furthermore, the three conical and straight cuspids of the trigonid, the subnyctalodont talonid and the well developed labial cingulid, attest to its chiropteran status.

The Paleogene record of bats from the Afro-Arabian continent included thus far primarily modern families and the Philisidae, which are considered to be stem Vespertilionoidea. Philisids first occur in the late early Eocene of Chambi (Sigé 1991), in the late Eocene - early Oligocene of Fayum (Gunnell et al. 2008; Sigé 1985) and in the early Oligocene of the Sultanate of Oman (Sigé et al. 1994). They are characterized by relatively large teeth which are clearly much larger than those of El Kohol. The Philisidae have rectangular shaped upper molars, a double mesostyle, no conules, lateral crests of the ectoloph sub parallel, and exhibit a myotodont structure on lower molars with a very distal hypoconulid. The new Algerian molars lack these characteristics. Furthermore, by comparison with the Philisidae, the protocone of UMC-KD-01 is more centrally situated, the lingual cingulum is wider, and the paraconid of UMC-KD-02 is relatively more developed and straight.

Dizzya exsultans from the late early Eocene of Chambi is considered to be a primitive Philisidae. This taxon is represented by an upper molar and a mandible fragment (Sigé 1991). The small size of this bat is closer to the size of the El Kohol species than the other Philisidae. *Dizzya* differs from the other Philisidae in showing a nyctalodont structure. Nyctalodontology is characterized by a postcrisid that connects the hypoconid to the hypoconulid (Fig. III.5C). This structure implies a very disto-lingual hypoconulid, which remains isolated from the entoconid. The subnyctalodontology of the El Kohol species, particularly the sub-lingual position of the hypoconulid, evokes the nyctalodontology of *Dizzya*. Other similarities, on upper molars, concern the closure of the protofossa (the pre- and postprotocrista join the pre- and postcingulum, respectively), the slender lophes, and a tiny metaconule. These affinities could support an African endemic radiation of modern Vespertilionoidea, considering the stem position of *Dizzya* within the superfamily.

Other vespertilionoid are present in the latest Eocene of Egypt (Fayum L-41; Gunnell et al. 2008; Gunnell 2010). The sub-rectangular outline of the El Kohol upper molar without a

well-developed talon is similar to the upper molar of vespertilionoids. On the lower molar, the paraconid of UMC-KD-02 is well-developed like in this modern group. However, the lingual cingulum of UMC-KD-01 is distally enlarged, making a disto-lingual lobe, which is a structure not found on upper molars of vespertilionoids. The protofossa is closed by the pre- and postprotocristae, which join the para- and metacingula, respectively. In contrast, in vespertilionoids, the postprotocrista does not connect to the metacingulum, and the protofossa remains open distally. Considering the currently available material, the lower molar of El Kohol seems to have a much higher trigonid with respect to the talonid but their widths are equivalent. Most of the vespertilionoid lower molars have a talonid wider than the trigonid, but both are at the same elevation.

The Emballonuroidea are represented in North Africa and in Arabia during the late Eocene (Fayum; Gunnell et al. 2008) and the early Oligocene (Sultanate of Oman; Sigé et al. 1994) by only one genus, *Dhofarella*. Emballonuroids differ from the new Algerian bat in showing sub-quadrangular upper molars with a wide talon projected distally, a reduced paracone, a more mesial protocone, and lower molars with wider than long trigonid contrary to UMC-KD-02, in which the trigonid is nearly as long as wide.

The Rhinolophoidea occur also during the late early Eocene in North Africa and the early Oligocene in Arabia. The El Kohol bat differs from rhinolophoids in being characterized by a transverse extension of the upper molar, the absence of a well developed talon, a wide lingual cingulum, and in showing a lower molar with a trigonid clearly higher than the talonid.

The “Eochiroptera” (*sensu* Van Valen 1973, but see Simmons and Geisler 1998) is a paraphyletic group including all stem microbats (Onychonycteridae, Icaronycteridae, Archaeonycteridae, Palaeochiropterygidae, Hassianycteridae, Tanzanycteridae). These families are represented by skeletons in North America, Africa and Europe. The definition of the first bats relies primarily on post-cranial and cranial features because systematic studies limited to teeth produce uncertain results (e.g. Geisler and Simmons 2005). Teeth of early “Eochiropterans” are, however, critical for our understanding of the basal radiation of Chiroptera as they show a suite of features otherwise lost in modern bats. Until now, the first record of “Eochiroptera” in Africa was *Tanzanycteris mannardi*; this species is documented by an almost complete skeleton discovered in the middle Eocene of Tanzania (Gunnell et al. 2003b). The phylogenetic position of this taxon is still uncertain due to its poor state of preservation, although it shows many

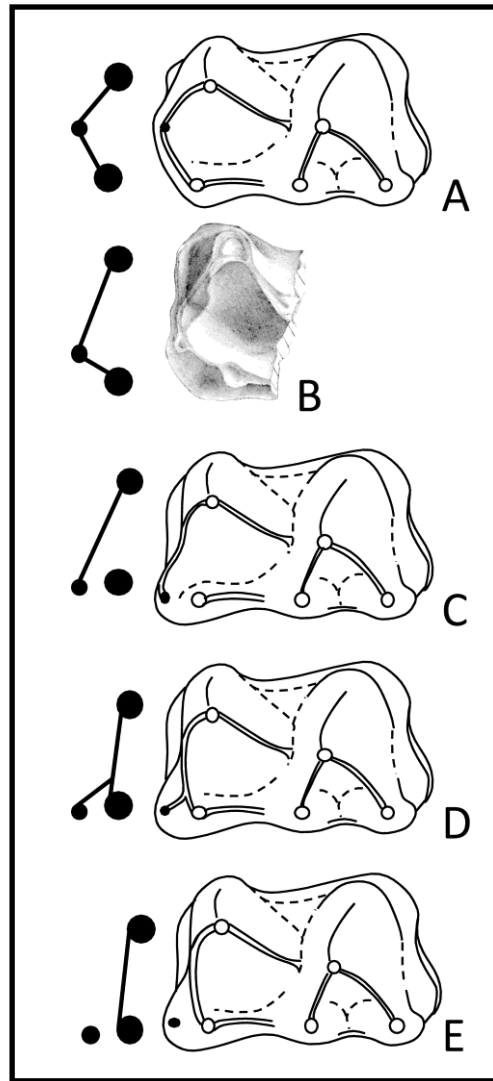


Figure III.5. Morphotypes observed on the lower molars of bats (Sigé et al. 2007 adapted to the thesis of Maître 2008) with the new structure of the El Kohol specimen (KD-03) described in this work. The schematic lower molars (A, C, D, E) do not represent real taxa. The El Kohol specimen KD-03 (B) is original art by Laurence Meslin. Copyright CNRS – Meslin. A: necromantodonty; B: subnyctalodonty (KD-03); C: nyctalodonty; D: submytodonty; E: mytodonty.

similarities with the Hassianycteridae. Moreover, the lack of data regarding the dentition of *Tanzanycteris* does not allow comparison with the Algerian material.

The outline of the upper molar of the El Kohol species (UMC-KD-01) is very elongated transversely and waisted mesio-distally. This condition is characteristic of the Eocene Chiroptera of the Paris Basin and Messel (Icaronycteridae, Archaeonycteridae, Hassianycteridae and Palaeochiropterygidae; Russell et al. 1973; Russell and Sigé 1970). Furthermore, the presence of a tiny metaconule and the central protocone encircled by a continuous wide lingual cingulum, are

features of archaic bats. On lower molars share a well developed and straight paraconid, the hypoconulid close to the entoconid, and the poscristid joining both the hypoconid and hypoconulid (see also Smith et al. 2007). Several teeth found from Mutigny and Avenay of the early Eocene of the Paris Basin (“Sparnacian”) show great variability and are doubtfully attributed to a single taxon, *Icaronycteris? menui* (Russell et al. 1973). The El Kohol bat has a few features in common with upper molars of *Icaronycteris? menui*: transversely elongated outline, absence of metastylar inflexion, paracone and metacone labially concave and near the lingual border, and presence of a disto-lingual lobe. The lower molars UMC-KD-02 and UMC-KD-03 also share with *Icaronycteris? menui* many characters, such as three conical and straight trigonid, and the position of the hypoconulid. Some lower molars of *Icaronycteris? menui* are myotodont, a condition which is unexpected for this primitive group.

The El Kohol taxon differs from Archaeonycteridae in having a metaconule and no paraconule. The cuspids of the talonid are more reduced and the trigonid is mesiodistally narrower than the talonid. It is more similar to the Paleochiropterigidae in having a metaconule, a well developed disto-lingual lobe, and in showing conical and well-individualized cuspids on the trigonid. However, this family differs from the El Kohol bat in having upper teeth showing a more open ectoloph, a more distal metastyle, a more lingual mesostylar region, the protocone more labial and less voluminous, and their lingual cingulum not continuous but interrupted at the extreme lingual part of the crown.

Other primitive bats are found on the Southern hemisphere during the early Eocene. From Queensland, in Australia, *Australonycteris clarkae* differs from the other “Eochiroptera” in having a wider than long P⁴ and a less thick lingual lobe (Hand et al. 1994). The lower molars of the Australian bat have many features in common with those of El Kohol, but it differs in having a more labial hypoconulid positioned medially between the entoconid and the hypoconid, a wider postcingulid, which is not connected to the hypoconulid. Another chiropteran occurs in the early Eocene of South America, which is documented by only two poorly preserved lower molars (Tejedor et al. 2005). Although any comprehensive comparison remains limited, these South American teeth show nyctalodonty with the hypoconulid very distal. This talonid structure is distinct from that of UMC-KD-03, in which the hypoconulid appears closer to the entoconid.

The “Eochiroptera” differs from modern bats in many primitive dental features. The upper molars are characterized by a sub-rectangular outline waisted mesio-distally, a strong and central

protocone, a complete and isolated lingual cingulum, a disto-lingual lobe, and well marked conules. The lower molars show a trigonid higher than the talonid and the hypoconulid in labial position relative to the entoconid, except in some specimens of Hassianycteridae and Paleochiropterygidae in which the hypoconulid is more lingual than the entoconid (Russel and Sigé 1970; Smith et al. 2007). All these features observed on the El Kohol specimens emphasize the “eochiropteran” status of the Algerian bat.

C – Paleobiogeography: diversity and expansion of ancient bats

The oldest known early Eocene microbats are recorded by many complete specimens discovered in the late Ypresian (Wasatchian 7) of the Green River Formation, Wyoming (Jepsen 1966; Simmons and Geisler 1998; Simmons et al. 2008). These species, namely *Icaronycteris index* and *Onychonycteris finneyi*, have a basal position within Microchiroptera (Gunnell and Simmons 2005). Given the antiquity (Ypresian) and the primitive morphology of these taxa, Teeling et al. (2005) have suggested a North American origin for microbats. However, several other localities over the Holarctic Province attest to a more widespread distribution of Eocene microbats. “Eochiropterans” have been found in the late “Sparnacian” and “Cuisian” levels (middle to late Ypresian) of the Paris Basin (Russell et al. 1973). These faunas include *Archaeonycteris*, *Palaeochiropteryx*, *Icaronycteris?* and *Ageina*. The two latter genera also occur in North America during the same period. Dental fragments are also attributed to “Eochiroptera” in the early Ypresian of Fordones and Fournes (“Ilerdian” of southern France; Marandat, 1991). The oldest bat record in Europe is possibly *Archaeonycteris? praecursor*, which was found in the early Ypresian of Silveirinha, Portugal (Tabuce et al. 2009). Primitive bats are also documented in Asia, notably in the early Eocene of the Vastan Lignite Mine in western India. Only lower jaws are currently described from this locality (Smith et al. 2007) including seven new species: *Icaronycteris sigei*, *Protonycteris gunnelli*, *Archaeonycteris storchi*, *Jaegeria cambayensis*, *Hassianycteris kumari*, *Cambaya complexus*, and *Microchiropteryx folieae*. Among these Vastan taxa, *Jaegeria* appears more advanced, that has led Smith et al. (2007) to suggest that this genus could belong to an extant family. The astonishing resemblance between the Indian and European bat fauna testifies to the widespread distribution of this group in Eurasia, thereby suggesting faunal exchanges during Ypresian. The Southern hemisphere is poorly documented. Only two

primitive bats are known during the early Eocene so far: *Australonycteris clarkae* from Queensland, Australia, and the unnamed species from Argentina (Tejedor et al. 2005).

The few dental specimens from El Kohol document another primitive Chiroptera. It represents the oldest bat of Africa and the first occurrence of “Eochiroptera” on that continent. Despite a poor fossil record in North Africa during the Paleogene, the material from El Kohol and Chambi exemplifies an early diversity of bats in Africa. Previously this diversity included only modern microbats. The occurrence of an “eochiropteran” at El Kohol reveals that this paraphyletic basal group of Chiroptera occurred in virtually all continents (North America, South America?, Europe, South Asia, Australia and thus Africa) as early as the early Eocene. Such a widespread distribution implies earliest Eocene worldwide dispersal, which was probably facilitated by their powered flight adaptation. However, the geographic origin of the order as well as the pathway and timing of dispersal remain unknown given the current fossil record. After this initial radiation, primitive bats seem to disappear during the late Eocene, while the modern families become progressively dominant during the middle to late Eocene (Eiting and Gunnell 2009). The currently available fossil record of bats in North Africa suggest that this turnover occurred during the late early Eocene (El Kohol vs Chambi faunas), while it seems to have occurred in Eurasia during the middle Eocene. In Asia, a primitive bat fauna including the genus *Lapichiropteryx* (Palaeochiropterygidae) and many other indeterminate genera of Icaronycteridae and Archaeonycteridae were found in the middle Eocene of Central China (Liguanqiao and Yuanq Basin; Tong 1997). In Europe, Harrison and Hooker (2010) recently described in the late middle Eocene Creechbarrow Limestone Formation (Southern England) one of the last survivors of these archaic bats. This new species of *Archaeonycteris* was found in association with four other chiropterans of modern aspect (three rhinolophoids and one vespertilionoid). In North America, the archaic bats persisted until the late Eocene with the genus *Chadronycteris* (Gunnell and Simmons 2005). At the end of the Eocene, there are no more “Eochiroptera” in the bat fossil record. This extinction co-occurs with the radiation of the extant families. Indeed, the modern chiropteran faunas, recorded by eleven extant families, are already well diversified at the end of the Eocene (Simmons 2005).

Chapitre IV - LES PHILISIDAE ET L'ENDÉMISME NORD AFRICAIN

Chapitre IV - LES PHILISIDAE ET L'ENDÉMISME NORD AFRICAINE

Partie 1 : Le nouveau grand Philisidae de l'Eocène inférieur-moyen de Chambi, Tunisie

Cette section correspond à l'article :

Ravel A, Marivaux L, Tabuce R, Ben Haj Ali M, Essid M, Vianey-Liaud M.

A NEW LARGE PHILISID (MAMMALIA, CHIROPTERA, VESPERTILIONOIDEA) FROM THE LATE EARLY EOCENE OF CHAMBI, TUNISIA. *Palaeontology* (2012) 5:1035-1041.

Abstract

Among the new dental remains from the late Early Eocene of Chambi (Kasserine area, Tunisia), is a large-sized upper molar of a new bat species, *Witwatia sigei* nov. sp. (Chiroptera, Vespertilionoidea, Philisidae), described herein. The locality of Chambi has revealed evidence of an early appearance of two modern microchiropteran super-families in Africa: *Dizyia exsultans*, a Philisidae, which is considered to be an archaic Vespertilionoidea, and an indeterminate Rhinolophoidea. In addition to *D. exsultans*, the new species, *W. sigei*, is the second representative of the Philisidae in this locality. *W. sigei* extends back to the late Early Eocene the occurrence of the genus *Witwatia*, which was previously only reported from the early Late Eocene of the Fayum (BQ-2, Egypt). By analogy with the largest extant microbats, the large size of *Witwatia* suggests a tendency to the opportunistic diet of this taxon, thereby contrasting with the strict insectivory characterizing primitive bats found in other continents in the same epoch.

Key words: Early Eocene, Chambi, *Witwatia*, Chiroptera, Vespertilionoidea Philisidae, Africa.

Introduction

FROM the Afro-Arabian Paleogene, nearly all African bat fossils are limited to the northern regions of the continent and are essentially documented by dental remains and jaw fragments (Sigé 1985, 1991; Gunnell *et al.* 2003, 2008; Tabuce *et al.* 2005; Eiting and Gunnell 2009). A notable exception is the Middle Eocene bat *Tanzanycteris mannardi* (Gunnell *et al.* 2003) from Mahenge, Tanzania, known by a partial skeleton. Despite the fragmentary nature of the African fossils, the bat record reveals that chiropterans were already well diversified in these regions by the early Paleogene. The oldest occurrence of the order Chiroptera in Africa is an “eochiropteran” (or archaic bat) recently discovered from the middle Early Eocene of El Kohol, Algeria (Ravel *et al.* 2011a). Beyond this archaic bat, the other Paleogene localities in North Africa and Arabia yield only microchiropteran families of modern aspect as early as the Early Eocene. The late Early Eocene locality of Chambi (Fig. IV.1; Tunisia) documents an indeterminate rhinolophoid and a Philisidae (*Dizya exultans*), which is considered to be an archaic vespertilionoid (Sigé 1991). The Early Oligocene of Taqah, Oman, documents also Philisidae and modern families, including members of Nycteridae, Hipposideridae and Emballonuridae (Sigé *et al.* 1994). The Fayum deposits (Late Eocene-Early Oligocene; Egypt) have yielded Philisidae as well and modern bat families, including Rhinopomatidae, Megadermatidae, Emballonuridae and Vespertilionidae (Sigé 1985; Gunnell *et al.* 2008). More precisely, from the Quarry BQ-2 of the Fayum, Gunnell *et al.* (2008) described the philisid genus *Witwatia*, the largest African Paleogene bat; this genus is represented in the Egyptian deposits by two species, *W. schlosseri* and *W. eremicus*.

In the course of our paleontological fieldwork in Tunisia, and after careful acid etching of freshwater limestone from Chambi, numerous new bat remains have been discovered. Among this material was the particularly remarkable recovery of a large upper molar attributable to the genus *Witwatia*. This specimen, particularly well-preserved, represents a new species (*W. sigei* nov. sp.), which exhibits distinctive philisid characteristics. The tooth is similar in size and morphology to *W. schlosseri* and *W. eremicus*. *W. sigei* represents the oldest representative of *Witwatia* in the African fossil record, thereby suggesting an early appearance of the large-sized philisids.

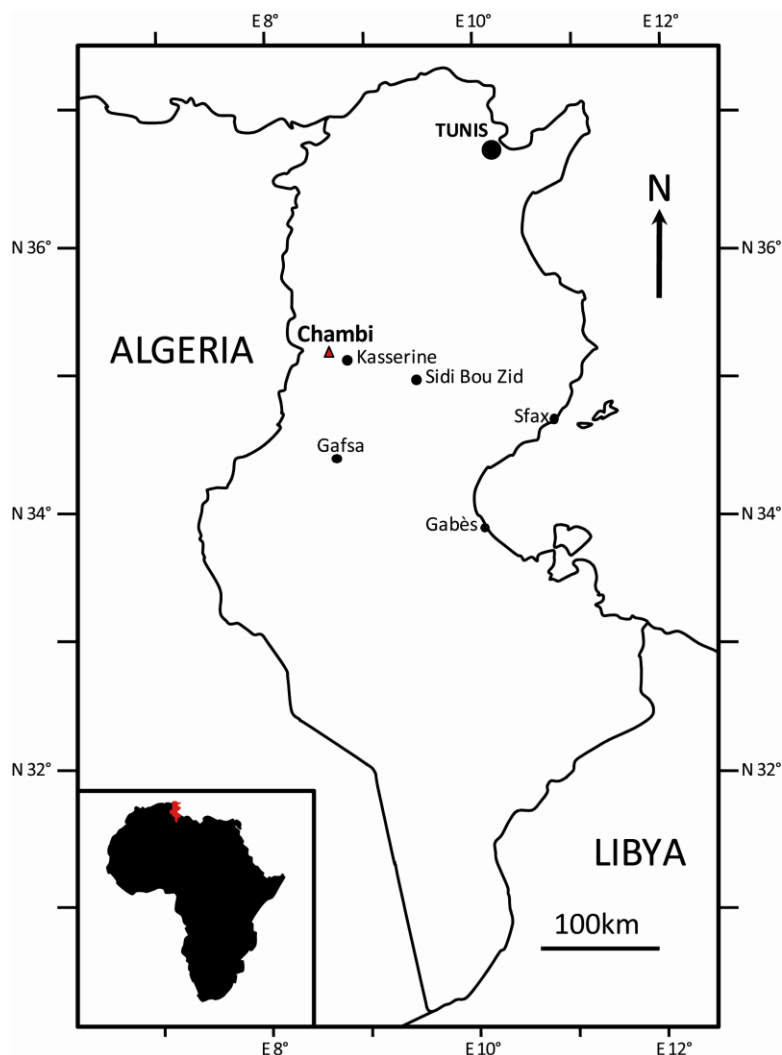


Figure IV.1. Location map of the Chambi locality in Tunisia, situated in the Djebel Chambi National Park approximately 15 km, West to Kasserine.

Beyond Chiroptera, the locality of Chambi has yielded a very diversified faunal and floral assemblage including indeterminate amphibians and squamates, a possible peradectid marsupial (*Kasserinothierium tunisiensis*; Crochet 1986), and several eutherians such as a putative erinaceomorph (*Chambilestes foussanensis*; Gheerbrant and Hartenberger 1999), a strepsirhine primate (*Djebelemur martinezi*; Hartenberger and Marandat 1992), a zegdoumyid rodent (*Zegdoumys sbetlai*; Vianey-Liaud *et al.* 1994), a stem macroscelidid (*Chambius kasserinensis*; Hartenberger 1986), a hyracoid (*Titanohyrax tantulus*; Court and Hartenberger 1992), and charophytes (*Raskyella* cf. *sahariana*; Mebrouk *et al.* 1997). The charophytes and some mammals including *Zegdoumys sbetlai*, *Titanohyrax tantulus*, and *Chambius kasserinensis* are

very similar to those from the middle member of Glib Zegdou (Gour Lazib) in Algeria dating from the late Early to early Middle Eocene (Adaci *et al.* 2007). In the Chambi sedimentary sequence, the fossiliferous lacustrine limestone represents a distinct layer, situated at the base of the continental formation. The stratigraphic position of the fossiliferous level and the comparison of the charophytes and mammalian fauna of Chambi with that of the other Paleogene localities of Algeria (El Kohol and Gour Lazib) and Morocco (Ouarzazate Basin and Ouled Abdoun) suggest that Chambi dates probably from the late Early Eocene (Hartenberger *et al.* 2001; Seiffert 2010).

A – Systematic palaeontology

Order CHIROPTERA Blumenbach, 1779

Superfamily VESPERTILIONOIDEA Van Valen, 1973

Family PHILISIDAE Sigé, 1985

Genus *WITWATIA* Gunnell, 2008

WITWATIA SIGEI, sp. nov.

Fig. IV.2

Diagnosis. Differs from the other species of *Witwatia* in having a protofossa distally closed by the junction of the postprotocrista, the postcingulum and the lingual cingulum, no talon basin, and a deeper ectoflexus. Upper molar smaller than *W. schlosseri* but slightly larger than *W. eremicus*.

Derivation of name. Dedicated to Bernard Sigé, who first extensively described Paleogene bat remains including those from Chambi.

Type locality and Age. Chambi, late Early Eocene, Kasserine area, Tunisia (Fig. IV.1).

Holotype. Left upper molar M2, Fig. IV.2; specimen CB1-230. Material housed in the Museum of the Office National des Mines (ONM), in Tunis, Tunisia.

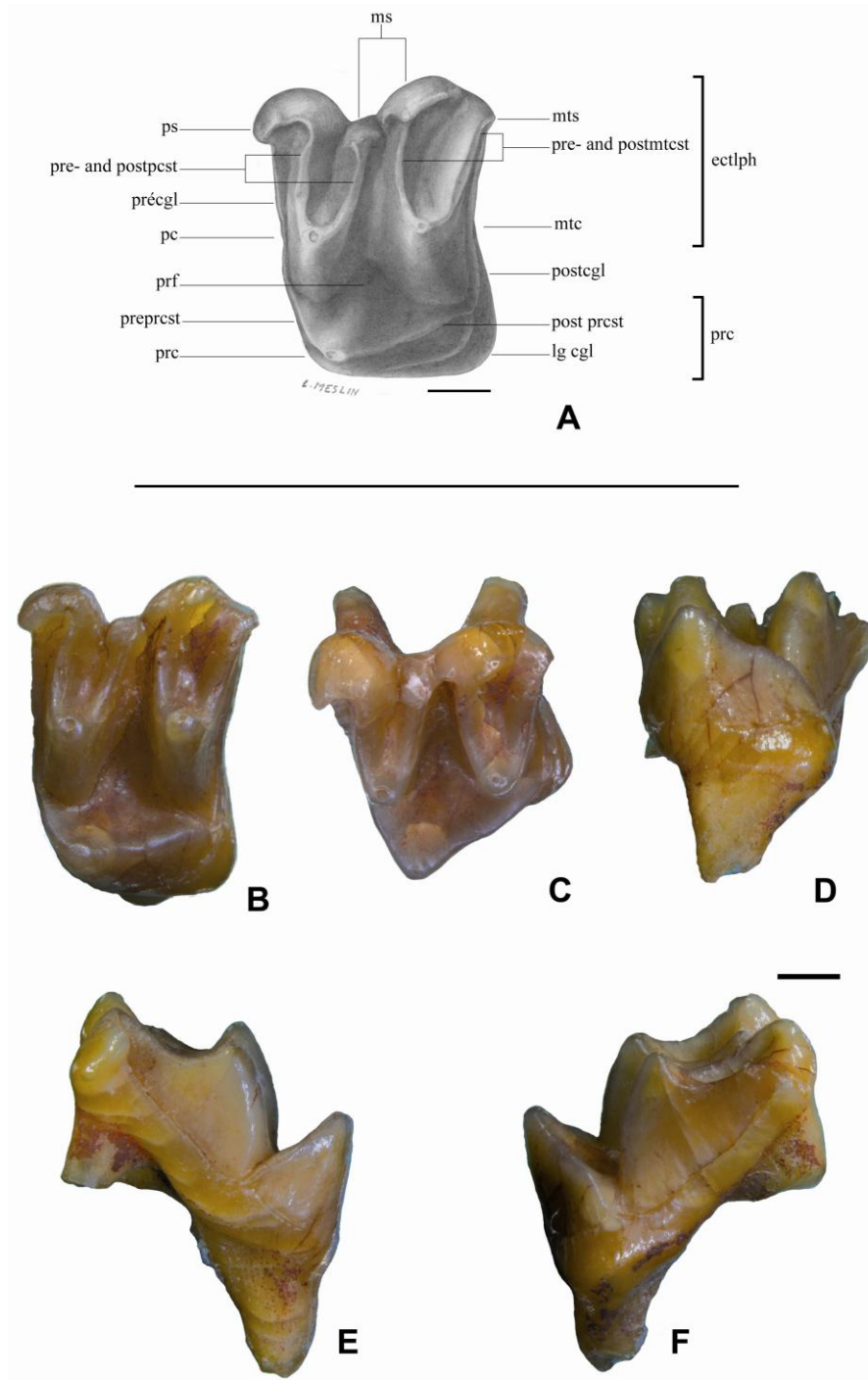


Figure IV.2. Left upper molar *Witwatia sigei* CB1-230 from Djebel Chambi (Early Eocene). The upper part is an annotated drawing of the upper molar in occlusal view A, by ^a Laurence Meslin CNRS – 2010. Abbreviations: ectlph, ectoloph; cgl, cingulum; lg, lingual; ms, mesostyle; mtc, metacone; mts, metastyle; mtcst, metacrista; pc, paracone; pcst, paracrista; prc, protocone; prcst, protocrista; prf, protofossa; ps, parastyle. On the lower part, pictures of the upper molar of *Witwatia sigei* in B, occlusal, C, buccal, D, lingual, E, mesial, and F, distal views. The different tooth views B–F, are the results of the fusion of multi-focus images obtained with an optical stereomicroscope Leica M205C. Scale bar = 1 mm.

Description. The specimen is a large-sized left upper molar (3.8 x 4.3 mm; Fig. IV.2). The rectangular outline of the crown, which is relatively elongated transversely, suggests a M2 rather than a M1. The development of the ectoloph occupies the main part of the buccal crown margin and is twice as wide as the lingual part. The crests of the ectoloph are subparallel. Buccally, the preparacrista makes a mesial flexion and joins a well developed parastyle. The mesostyle is as buccally situated as the parastyle, and is connected to the long postparacrista. A deep notch, in distobuccal position to the mesostyle, makes a buccal opening to the wide protofossa. A second minute mesostyle, occurs distobuccally to the notch but remains isolated to the premetacrista. This latter is the longest crest of the ectoloph and has a quite similar orientation to the others but it is curved distally at its buccal extremity. The postmetacrista is slightly shorter than the premetacrista, and extends to the metastyle, which is less developed than the parastyle. Deep para- and metafossa overhang buccally the paracone and the metacone, respectively. The paracone is thinner and slightly more lingual than the metacone. The two lingual cusps are inclined buccally. The protocone is strongly developed mesiodistally and compressed buccolingually. It is slightly higher and narrower than both paracone and metacone. The preprotocrista, shorter than the posprotocrista, joins a wide precingulum. The postprotocrista is slightly curved buccally and extends to the postcingulum, which is narrower than the opposite lateral cingulum. A thick lingual cingulum, situated at the disto-lingual edge of the protocone, ends near the most lingual part of the cusp. Another short and thin part of the lingual cingulum extends on the mesiolingual edge of the protocone.

Comparison. Philisid chiropterans are characterized by their great size, upper molars exceeding generally 2mm wide, with a rectangular outline, the buccal opening of the protofossa separating the postparacrista and premetacrista, the absence of both conules and lophs, the lateral crests of the ectoloph subparallel, the absence of hypocone, and an undeveloped talon. The new specimen from Chambi displays all of these features, and allows us to refer this tooth to the Philisidae.

The oldest representative of this family is *Dizzya exsultans* (Fig. IV.3), which was also discovered from Chambi (Sigé 1991). This species is the smallest philisid known thus far. Compared with *D. exsultans*, *Witwatia sigei* shares a protofossa distally closed, a broad distolingual cingulum, and the absence of development of the talon basin. Beyond the strong difference of size, the new species from Chambi differs also from *D. exsultans* in having the

ectoloph more transversely developed, the crests of the ectoloph subparallel, the postmetacrista and the metastyle more projected buccally, a lingual cingulum interrupted but stronger on the distolingual part of the crown. Furthermore, in contrast to *Dizya*, *W. sigei* has neither conules nor lophs at the base of the lingual cusps.

The Philisidae are well diversified in the Fayum deposits of Egypt. *Philisis sphingis* is the most representative species of this group (Sigé 1985; Fig. IV.3). This species occurs in the late Early Oligocene of the Fayum (Quarry I). The upper molar of *Witwatia sigei* is wider and slightly longer than the second upper molar of *P. sphingis*. It differs also in having a broad discontinuous lingual cingulum, a protofossa distally closed, premetacrista and styles more developed, and a deeper ectoflexus. The genus *Philisis* is also present in the Early Oligocene of Taqah (Sultanate of Oman; Sigé *et al.* 1994). *P. sevketi* and other indeterminate species are only documented by fragments, without well preserved upper molars. Only half of a worn upper molar was illustrated in Sigé (1994) but without detailed description. This specimen seems to have a continuous lingual cingulum and an opened protofossa contrary to *W. sigei*.

The genus *Witwatia* was first described in the Fayum deposits from the earliest Late Eocene (BQ-2), by two species: *W. eremicus* and *W. schlosseri* (Gunnell *et al.* 2008; Fig. IV.3). These two Egyptian species of *Witwatia* are relatively large (> 3mm) as is *W. sigei*, show long and curved premetacrista, a parastylar inflexion, a protofossa open buccally, the mesostyle more developed on the postparacrista than on the premetacrista, a wide para- and metafossa, and mesiodistally extended protocone. The upper molar of *W. sigei* is slightly wider and more elongated than the upper molar of *W. eremicus*, but it is smaller than *W. schlosseri*, which is the largest species among the Philisidae. Furthermore, the Chambi species differs from *W. eremicus* and *W. schlosseri* in lacking the development of a talon basin, the protofossa closed by protocrests, deeper ectoflexus and a wider notch between mesostyles.

Vampyravus orientalis is an enigmatic microbat, known only by a right humerus that was discovered in the Jebel Qatrani Formation of the Fayum (late Eocene or Oligocene; Sigé 1985). Unfortunately, this specimen has no type locality as its provenance remains uncertain. Sigé (1985) did not exclude the possibility that *Vampyravus orientalis* and *Philisis sphingis* belong to the same taxon, estimating their size to be nearly the same. In addition, Gunnell *et al.* (2008) classified *V. orientalis* with uncertainty among Philisidae. The genus *Vampyravus* was recently discussed by Gunnell (2010), who considers this taxon to be a primitive stem Emballonuridae or

Rhinopomatidae. The body mass estimated from the humerus of *V. orientalis* is the highest among the bat species from the Fayum (higher than the body mass estimated from the large specimens of *Witwatia*). Unfortunately, the lack of associated dental material does not allow for a better familial attribution.

The latest representative of the Philisidae occurs in the Early Miocene of Jebel Zelten (Libya; Horáček *et al.* 2006). This taxon, *Scotophilis libycus* (Fig. IV.3), is documented by fragments of a dentary bearing two molars. The lower dentition is more similar to *Philis sphingis* than to the other philisids in having the strong protoconid complex, a high lingual crown wall and a shallow protofossid. The upper molars of this species are unknown.

B – Discussion

If the Philisidae are considered to be archaic Vespertilionoidea, the phylogenetic position of this extinct family within this superfamily remains uncertain. Sigé (1985) noticed several dental features of *Philis sphingis* that are shared with the Vespertilionidae and the Molossidae. He concluded that the Philisidae could have originated from a generalized vespertilionoid after the split between the Molossidae and Vespertilionidae, probably during the Late or Middle Eocene in North Africa. Unfortunately, there is not enough fossil documentation to properly assess this hypothesis. After the discovery of *Dizya exsultans*, Sigé (1991) argued for an early differentiation of the philisid lineage, probably during the Early Eocene. *Witwatia sigei* greatly strengthens this hypothesis (Fig. IV.3).

Although *Witwatia sigei* appears as the oldest member of *Witwatia*, the specimen exhibits very advanced, somewhat highly specialized features that characterize more recent philisid from the Fayum deposits: development of the crests and styles of the ectoloph, absence of conules and lophs, buccal opening of the protofossa separating the postparacrista and premetacrista, and large size. These features are associated with the closed protofossa and a broad buccodistal cingulum, plesiomorphies found in primitive bats and also *Dizya exsultans*. This suggests the basal position of this species within the *Witwatia* radiation, but also that philisids have rapidly acquired, probably as early as the Early Eocene, a very autapomorphic morphology (Fig. IV.3). The two philisids in Chambi are clearly distinct. The strongly marked dental differences reflect a more ancient diversification of the group. The upper molars of *Philis* from the Fayum are more

similar to the upper molar of *D. exsultans* from Chambi than those of *W. sigei* in having a more rectangular outline, crests and styles of the ectoloph less developed, labial cusps more buccally displaced, the postcingulum less wide and a continuous lingual cingulum. As such, *Philisis* could be more closely related to *Dizya* than to *Witwatia*.

The genus *Witwatia* includes some of the largest Paleogene bat fossils. Gunnell *et al.* (2009) estimated the weight of the Fayum bats based on tooth areas ranging from 57 to 116g for *W. schlosseri*, and 40 to 89g for *W. eremicus*. *W. sigei* is medium-sized, appearing to be between the two other species, which allows us to estimate its body size to around 100g. The body size of these bats is comparable to one of the largest extant microbats *Macroderma gigas* (Gunnell *et al.* 2008), the body mass of which is 150g. These large-bodied taxa contrast substantially with the small-sized primitive Eocene bats (“Eochiroptera”). Among the latter, *Icaronycteris index*, *Archaeonycteris trigonodon*, *Palaeochiropteryx tupaiaodon* and *Palaeochiropteryx spiegelii* have a weight estimated by several body measurements ranging from 6 to 58g (Simmons and Geisler 1998; Simmons and Conway 2003). Only *Hassianycteris magna*, the largest “eochiropteran” bat from Messel (early Middle Eocene, Germany) could have a body mass that exceeded 90g (Smith and Storch 1981; Simmons and Geisler 1998; Simmons and Conway 2003). The size, the effective echolocation, and the stomach contents indicate that these archaic bats were essentially insectivorous (Habersetzer and Storch 1992; Simmons and Geisler 1998).

Like the largest modern microbats, which are small vertebrate hunters, *Witwatia* could have been more opportunistic than the strictly insectivorous primitive bats. Vertebrate predation (amphibians, fishes, reptiles, birds, small mammals) is practiced notably in the largest extant forms of phyllostomids, megadermatids, nycterids, noctilionids and vespertilionids (Freeman 1984, 2000; Norberg and Fenton 1988). The dental morphology does not seem to change radically with the type of predation (Freeman 1984; Swartz *et al.* 2003). Freeman (1984, 1988) attempted to delineate some dental morphological characteristics that would discriminate between strict insectivorous bats vs. flesh-eating bats. On the upper molars, the length and more anteroposterior orientation of the postmetacrista appears to be associated with vertebrate carnivory because of the resultant increase in shearing potential. However, the buccolingually elongated postmetacrista is not exclusive to the carnivorous bat. The insectivorous Megadermatidae and the Nycteridae have a generally distorted W-shaped ectoloph by the anteroposterior orientation of the postmetacrista. The postmetacrista of the species of *Witwatia* is

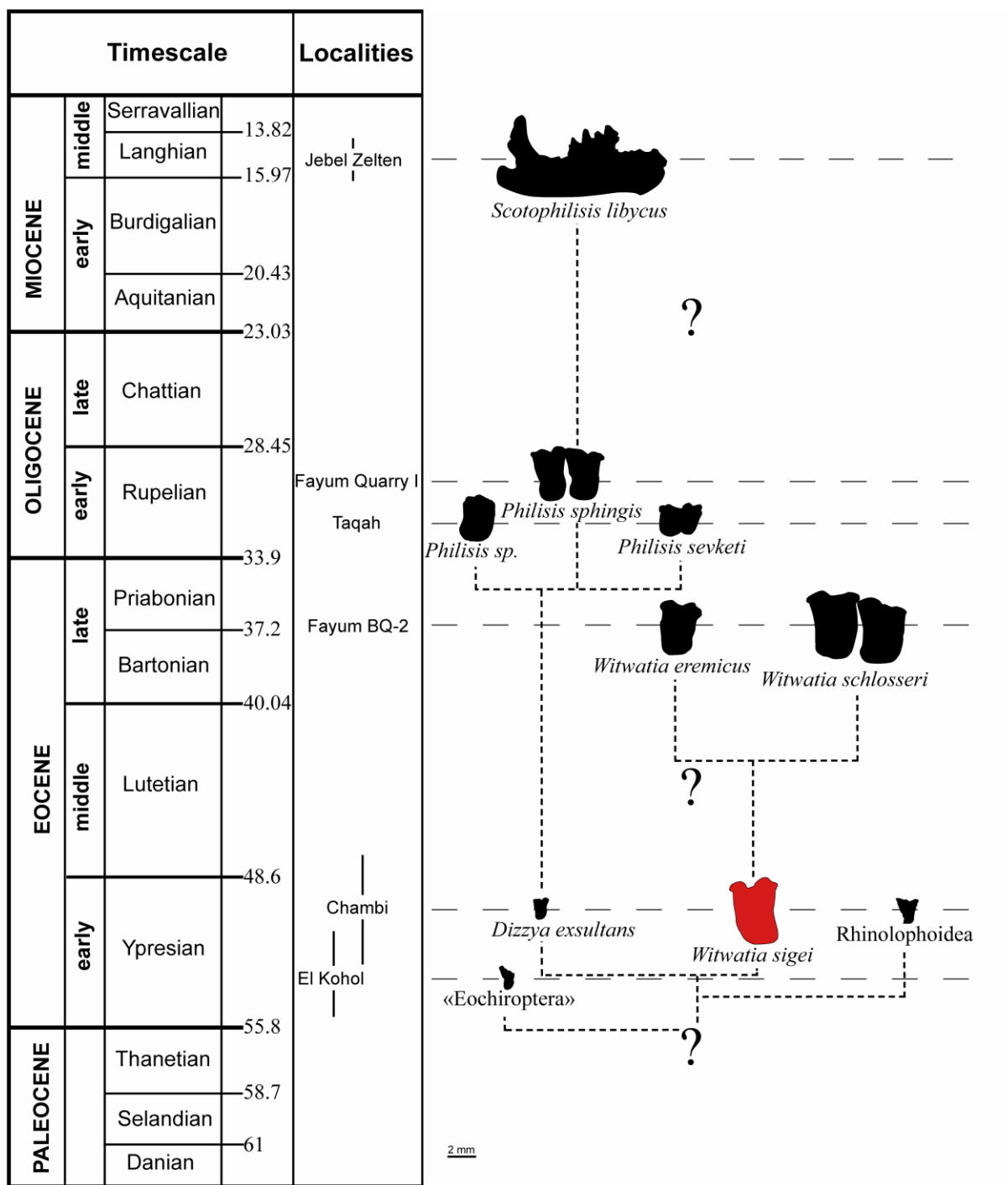


Figure IV.3. Occurrence and relationship hypothesis for Philisidae. *Vampyravus orientalis* is not considered here due to the ambiguity of its family attribution and the lack of provenance. The 'eochiropteran' from the El Kohol Formation and the Rhinolophoidea from Chambi are included, to emphasize the large difference of body size in the Early Eocene African bats. The short dashed lines correspond to the uncertain relationships. The long dashed lines represent the uncertain stratigraphic position of the localities. The question marks point out the gap in the fossil record during the beginning of the Eocene, the Middle Eocene and the Late Oligocene to the Early Miocene. Scale bar = 2 mm.

subparallel to the other crests of the ectoloph, and it is more buccolingually elongated. The orientation of the postmetacrista, the broad crests of the ectoloph, the wide cusps, and the large fossae, which characterize the upper molars of *Witwatia*, are more efficient for crushing than cutting. However, a crushing function of the molars does not exclude carnivory. For instance, the large, extant vespertilionid *Scotophilus gigas*, which exhibits molars presumably adapted for crushing (crests of the ectoloph subparallel, broad cuspids and large fossae), can hunt vertebrates including other bats (Freeman, 1984). Additionally, Freeman (1984) has established a relation between the interloph (ridge between upper molar in contact with protoconid) and the intraloph (internal ridge in contact with hypoconid) to discriminate among carnivorous taxa. The vertebrate predators have principally a low intraloph/interloph ratio on the upper tooth row (except for *Phyllostomus hastatus* and *Scotophilus gigas*). This ratio is also low for the upper tooth row of *W. schlosseri* (M1-2 ratio < 1). On the lower molars, the carnivorous bats generally have a smaller talonid than trigonid, and a strong reduction of the talonid of the m3, which is associated with the absence of the metacone and metacrista on the M3 (Freeman 1984). The lower molars of *W. schlosseri* have the talonid as large as the trigonid, the talonid of the m3 slightly reduced, and the M3 with a minute metacone and a reduced premetacrista. This suite of dental features does not support the hypothesis of a carnivorous diet. But the strength of the mandible (approximately 145 % of the height of the m1), the strong lower canine (twice as high as the lower molar), and the high and broad buccal cusps of the lower molars, are features well adapted to flesh-eating diet. In sum, the large size of the Philisidae, most notably *Witwatia*, is not alone sufficient to support the notion that these bats were obligate vertebrate predators, but some dental features seem to favor an opportunistic diet, which may have included some small vertebrates.

Partie 2 : Révision de la famille des Philisidae

Cette section correspond à l'article :

Ravel A, Marivaux L, Tabuce R, Adaci A, Mahboubi M, Mebrouk F, Bensalah M, ben Haj Al M, Essid M, Charruault A-L, Lebrun R et Vianey-Liaud M.

NEW PHILISIDS (MAMMALIA, CHIROPTERA) FROM THE EARLY-MIDDLE EOCENE OF ALGERIA AND TUNISIA: NEW INSIGHT INTO THE PHYLOGENY, PALEOBIOGEOGRAPHY AND PALEOECOLOGY OF THE PHILISIDAE. *Journal of Systematic Palaeontology*, soumis.

Abstract

Among the Afro-Arabian Paleogene chiropterans, philisids were among the most common and diversified members. The Philisidae are considered as an extinct primitive group of Vespertilionoidea, a well-diversified superfamily that today includes the Natalidae, Molossidae and Vespertilionidae. However, the position of the Philisidae within this superfamily has never been clearly established. These bats are characterized by a very distinctive dental morphology, and included some representatives that were among the largest bat to be known. Here we describe new dental remains attributable to philisids from the Early-Middle Eocene of Chambi, Tunisia and Gour Lazib area, Algeria. These fossils allow us to reconsider the dental morphology of the oldest philisids: *Dizzya exsultans* Sigé, 1991 and *Witwatia sigei* Ravel, 2012. We propose a cladistic assessment of the dental evidence (47 dental and mandible characters) to clarify the phylogenetic relationships among the Philisidae, and their position within the Vespertilionoidea, in order to highlight the origin, historical biogeography and patterns of dispersion of the most diversified extant bat group. The specialized dental morphology of philisids implies particular occlusion seen in the three dimensional reconstructions of teeth of *Witwatia sigei* and *Dizzya exsultans*. The peculiar morpho-functional anatomy of teeth and the large size of these bats were well adapted to the flesh-eating diet, and have probably contributed to the early success of the family in North Africa.

Key words: Philisidae, phylogeny, Paleogene, North Africa, Vespertilionoidea.

Introduction

The Paleogene fossil record of Chiroptera on the Afro-Arabian continent is still very scarce compared to that of North America or Europe (e.g., Simmons & Geisler 1998; Gunnell & Simmons 2005), and the early evolutionary history of this mammal group from that huge continent is still poorly known as a result. Until very recently, the only documentation for early Tertiary African bats has come from a handful of localities primarily distributed in North Africa (Morocco, Tunisia, Egypt, Oman; Sigé 1985, 1991b; Tabuce *et al.* 2005; Gunnell *et al.* 2008; Eiting & Gunnell 2009) but also from one locality situated in sub-Saharan Africa (Tanzania; Gunnell *et al.* 2003). The first and oldest occurrence of the order in Africa is a primitive bat ('Eochiroptera') recently discovered from the middle Early Eocene of Algeria (El Kohol; Ravel *et al.* 2011a). Except for this archaic taxon, the other fossil bats from North Africa and Arabia are particularly interesting inasmuch as they indicate that this continent has played a critical role in the origin and early diversification of some microchiropteran families of modern aspect as early as the Early Eocene (Sigé 1985, 1991b; Sigé *et al.* 1994; Tabuce *et al.* 2005; Gunnell *et al.* 2008; Eiting & Gunnell 2009; Ravel *et al.* 2011b, Ravel *et al.* 2012). Among these families, the Philisidae are considered as an extinct primitive group of Vespertilionoidea (Sigé 1985, 1991b; Simmons & Geisler 1998; Gunnell *et al.* 2008; Gunnell *et al.* 2012; Ravel *et al.* 2012), a well-diversified superfamily today including the Natalidae, Molossidae and Vespertilionidae (more than 400 species with 300 species for the only Vespertilionidae; Simmons & Conway 2003). Philisids were among the most common members of African bats during the Paleogene. The late Early or earliest Middle Eocene locality of Chambi in Tunisia documents two species of Philisidae (*Dizzya exultans* and *Witwatia sigei*; (Sigé 1991b; Ravel *et al.* 2012), and a set of taxa, which documents several modern superfamilies such as Emballonuroidea, Rhinolophoidea and Vespertilionoidea (Ravel *et al.* 2011b). Philisids occur also in the Late Eocene-Early Oligocene deposits of the Fayum Depression in Egypt, together with extant bat families, among which Rhinopomatidae, Megadermatidae and Emballonuridae (Sigé 1985; Gunnell *et al.* 2008). In the Fayum sequence, philisids are recorded from the lowermost locality BQ2, dating from the earliest Late Eocene to the Quarry I locality, which is late Early Oligocene in age (Seiffert 2006; Seiffert *et al.* 2008; Gunnell *et al.* 2008). This latter locality has yielded the type genus of the family, *Philisis sphingis* Sigé 1985, while BQ2 has yielded two species of the large philisid *Witwatia*

(*W. schlosseri* and *W. eremicus*; Gunnell *et al.* 2008), which are both the largest and the most abundant bats from the Fayum deposits. The Early Oligocene of Taqah in Oman has also yielded *Philisis* as well as members of modern families, such as Nycteridae, Hipposideridae and Emballonuridae (Sigé *et al.* 1994).

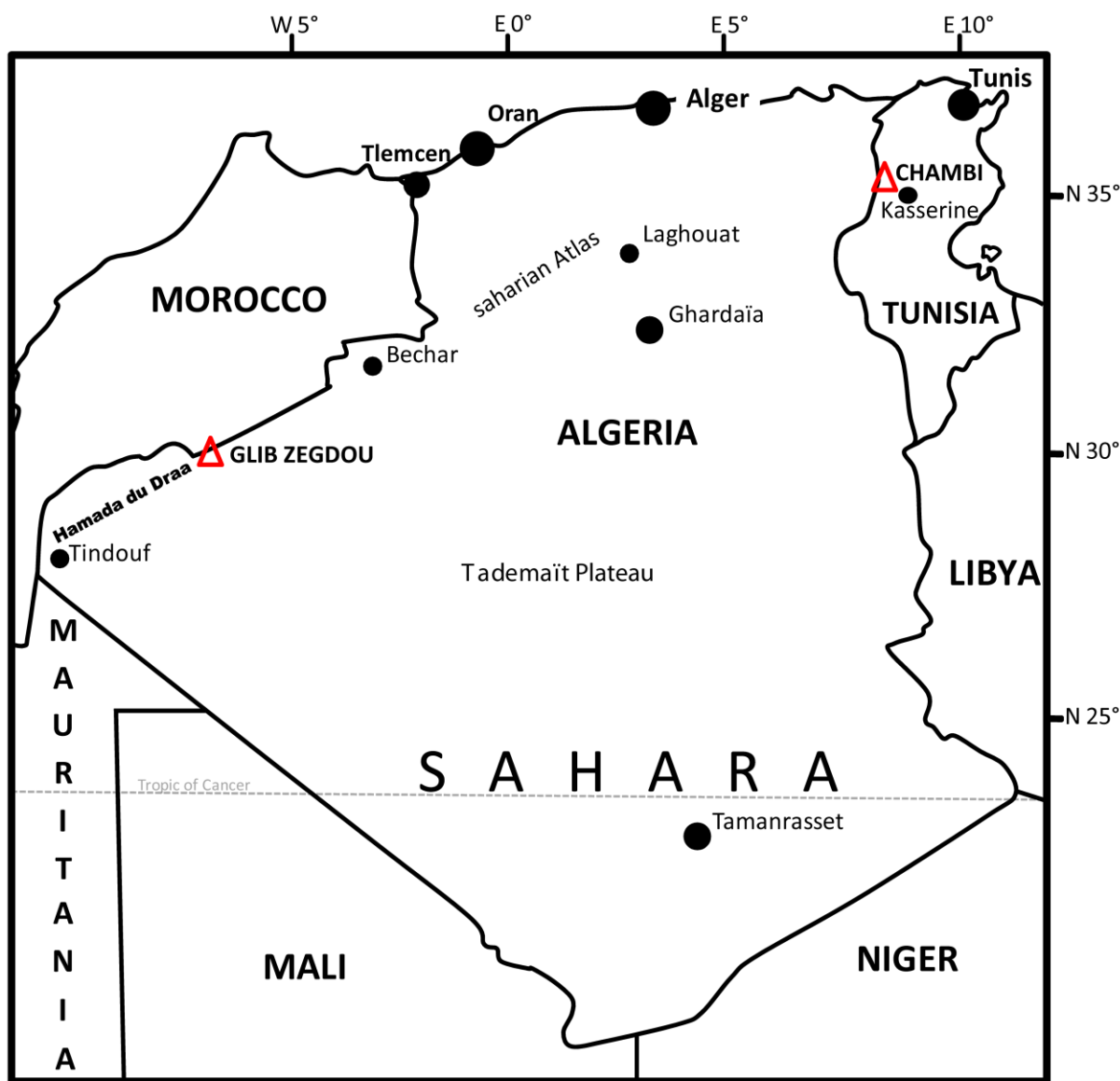


Figure IV.4. Location map of the Chambi locality in Tunisia and the Glib Zegdou in Algeria. Chambi is situated in the Djebel Chambi National Park approximately 15km West to Kasserine. The Glib Zegdou outlier is situated about 15km East to the Gour Lazib area in the Hammada du Draa (Sahara of western Algeria).

Situated in the Sahara of Western Algeria, the region of the Gour Lazib (Fig. IV.4) is famous for having yielded several fossiliferous localities dating from the late early to the early middle Eocene (Sudre 1979; Adaci *et al.* 2007; Mebrouk 2011; Coster *et al.* 2012). This Tertiary continental rock unit has provided a diverse assemblage of aquatic and terrestrial vertebrates (fishes, turtles, crocodiles, squamates), together with terrestrial mammals (such as rodents, bats, primates, creodonts, elephant-shrews, hyracoids, possible “condylarths” and birds; (Adaci *et al.* 2007; Tabuce *et al.* 2007, Tabuce *et al.* 2009; Marivaux *et al.* 2011a; Marivaux *et al.* 2011b; Mourer-Chauviré *et al.* 2011). Interestingly, some charophytes as well as mammals from the Gour Lazib have proven to be very similar to those recorded in the Chambi locality of Tunisia (Fig. IV.4), thereby suggesting the temporal proximity of these two North African fossiliferous sites. Indeed, *Raskyella sahariana* (Charophytes; Mebrouk *et al.* 1997), *Titanohyrax* cf. *tantulus* and *Microhyrax lavocati* (Hyracoidea; Adaci *et al.* 2007; Tabuce *et al.* 2011), ?*Chambius* sp. (Macroscelidea; Adaci *et al.* 2007), *Algeripithecus* (Primates; Tabuce *et al.* 2009), and *Zegdoumys* (Rodentia; Vianey-Liaud *et al.* 1994; Marivaux *et al.* 2011a) from the Gour Lazib are also found in Chambi.

The continuing field efforts in the regions of the Gour Lazib (Algeria) and of Kasserine-Chambi (Tunisia) have led to the recovery of new well-preserved dental remains of two species of Philisidae. These fossils were recovered after acid processing and screen-washings of the indurated sediments of the HGL-50 locality of Glib Zegdou (Gour Lazib) and of the Chambi localities (CBI, loci 1 & 2). The specimens from Glib Zegdou can be attributed to a large Philisidae, which shows clear affinities with *Witwatia sigei* from Chambi (Ravel *et al.* 2012). This discovery adds to the evidence of the suggested sub-contemporaneity of the mammal localities from the Gour Lazib area with those of Chambi. From Chambi, additional dental material referable to *Dizya exsultans* allows us to better describe the morphology of this taxon, and its phylogenetic affinities. These new bat fossils are here discussed with a special emphasis on phylogenetic, paleobiogeographic and paleoecologic implications.

A – Systematic palaeontology

Order **Chiroptera** Blumenbach, 1779

Superfamily **Vespertilionoidea** Van Valen, 1973

Family **Philisidae** Sigé, 1985

Genus **Dyzzya** Sigé, 1991

Dizzya exsultans Sigé, 1991

(Fig. IV.5)

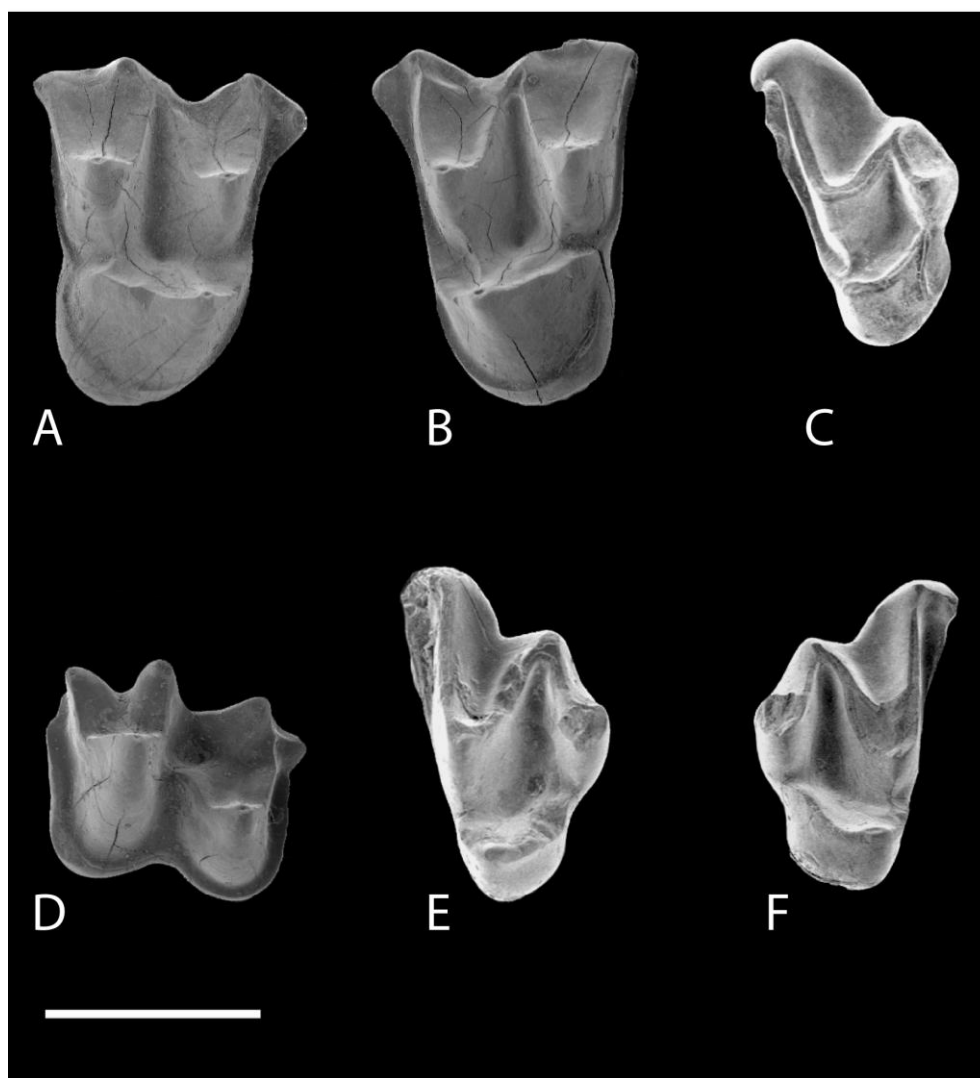


Figure IV.5. *Dizzya exsultans* from locality 1 and 2 of Djebel Chambi, Tunisia. **A**, CBI-1-236, right M1 in occlusal view; **B**, CBI-1-235, left M2 in occlusal view; **C**, CBI-2-003, left M3 in occlusal view; **D**, CBI-1-241, left m1 in occlusal view; **E**, CBI-2-004, left M3 in occlusal view; **F**, CBI-2-002, right M3 in occlusal view. Scale bare = 1mm.

Revised diagnosis. Small philisid with M1-2 transversally developed, short space between buccal extremities of centrocristae, parastyle mesially developed, thin continuous lingual cingulum, lower molar submyotodont with short crest connecting hypoconulid and entocristid, trigonid well-opened lingually without reduction of the paraconid, hypoconid as buccal as protoconid, and deep flexus of the buccal edge between trigonid and talonid.

Locality and Age. localities 1 and 2 of Chambi (CBI-1 and CBI-2), late Early or earliest Middle Eocene, Kasserine area, Tunisia (Fig. IV.5).

Holotype. CBI-1-17, right M2; (Sigé, 1991b; Fig.2, p. 359).

Referred material. CBI-1-235 (Fig. IV.5A), CBI-1-237 and CBI-1-238 right M1s; CBI-2-001, left M1; CBI-1-239, right M2; CBI-1-236, left M2 (Fig. IV.5B); CBI-1-240, CBI-1-242 and CBI-2-002 (Fig. IV.5F), right M3s; CBI-2-003 (Fig. IV.5C), CBI-2-004 (Fig. IV.5E), CBI-2-005 and CBI-2-006, left M3s; CBI-1-15, left mandible fragment bearing m1 and m2 (Sigé, 1991b; Fig. 3, p. 360); CBI-1-241, left m1 (Fig. IV.5D); CBI-1-18, left distal humerus (Sigé, 1991b; Fig.5, p. 363).

Description. The upper molars have a rectangular shape in occlusal view with a long buccolingual axis (i.e., transverse). M1 is quite different from M2 in being slightly longer and a little more compressed buccolingually, but both teeth share a similar occlusal pattern. The deep ectoflexus is mesial to the mesostyle. The crests of the ectoloph are sub-parallel. The transversely oriented preparacrista, makes a small tubercle on the buccal margin, and joins a strong parastyle linguomesially, which is faintly more projected mesially on M1 than on M2. The postparacrista does not join the premetacrista buccally, and it ends lingually to the mesostyle. The premetacrista is the longest crest of the ectoloph and has a roughly similar orientation to the others. The premetacrista is curved distally at its buccal extremity, and it connects a strong mesostyle. This latter cusp is significantly more buccal than the parastyle on M1, while it is situated on the same level as the parastyle on M2. The metacone is higher and somewhat buccally displaced compared to the paracone. Lingually, the protocone is more voluminous but less high than the two buccal cusps. It is canted mesially and nearly opposed to the paracone. The pre- and postprotocrista join

directly the pre- and postcingulum, respectively. The deep protofossa is long and large. Sigé (1991b) observed on the holotype (CBI-1-17, right M2), the presence of a paraloph and a metaloph at the base of the paracone and metacone, respectively. These two structures are variable in their presence/absence within the species. Indeed, some upper molars show either a paraloph (CBI-1-236 [Fig. IV.5B] and CBI-1-239) or a metaloph (CBI-1-235; Fig. IV.5A), or neither paraloph nor metaloph (CBI-2-001). In the case of development of a paraloph, this crest is generally short and extends from the lingual base of the paracone toward the protocone tip. In contrast, when present, the metaloph extends from the lingual base of the metacone toward the junction between the postcingulum and the postprotocrista. The lingual edge of the crown is rounded and encircled by a continuous and moderately wide cingulum.

The M3 has a sub-triangular outline. The ectoloph is limited and does not develop distally (absence of postmetacrista and metastyle). The buccal margin of the crown is inclined distolingually. Two stylocones of the parastylar shelf are visible on CBI-1-240, CBI-1-242 and CBI-2-002 (Fig. IV.5F). The postparacrista and premetacrista connect a strong and unique mesostyle, which is well-projected buccally. The metacone is considerably smaller than the paracone but it is positioned on the same level. The lingual part of the crown is essentially constituted by a small protocone. This cusp is strongly reduced compared to the paracone, and is more similar in size to the metacone. The preprotocrista joins a thin precingulum (e.g., CBI-2-003; Fig. IV.5C) or the lingual base of the paracone (e.g., CBI-2-002 and CBI-2-004; Fig. IV.5E and F). The postprotocrista extends from the tip of the protocone to the lingual base of the metacone, thereby forming a distal wall. The lingual edge of the tooth is rounded and without cingulum.

One lower molar is attributable to *Dizzya* (CBI-1-241, a m1; Fig. IV.5D). This tooth has a rectangular outline in occlusal view. The crown makes a deep inflection on the buccal edge between the protoconid and hypoconid. The trigonid is higher but shorter than the talonid. The two lingual cuspids of the trigonid (i.e., paraconid and metaconid) are widely spaced each from the other, and they build with the protoconid a well opened triangle. The paraconid and metaconid are equally sized. The paraconid is slightly inclined mesially, while the metaconid is straight and conical. The protoconid is prominent and dominates both the metaconid and paraconid. On the talonid, the hypoconid is smaller and buccally displaced compared to the protoconid. The long and inflected cristid obliqua projects mesiolingually from the hypoconid

and ends at the base of the distal trigonid wall, near to the midline. The postcristid joins directly the high and sharp entoconid, which is slightly more distal than the hypoconid. The hypoconulid is well-developed and pointed distolingually to the entoconid. A short and low cristid makes the connection between the hypoconulid and the base of the entoconid. This structure defines a submyotodont pattern (Legendre 1984). The cingulid is broad and continuous from the mesial edge of the crown to the distal edge.

Comparison and discussion. *Dizzya exsultans* is the smallest and, along with *Witwatia sigei*, the oldest representative of the Philisidae. This taxon was previously described by Sigé (1991b) based on three specimens, which comprised a right M2 (CBI-1-17; Sigé, 1991b: Fig. 2), a fragment of left mandible bearing m1-2 (CBI-1-15; Sigé, 1991b: Fig. 3), and a humerus (CBI-1-18; Sigé, 1991b: Fig. 5, p. 363). The new lower molar CBI-1-241 (Fig. IV.5D) we describe here is characterized by a submyotodonty, which differs substantially from the nyctalodont structure visible on the preserved lower molars of the initially described CBI-1-15 mandible. The submyotodont structure seen on the new specimen is certainly closely related to the myotodonty, which occurs on other philisids (*Philisis sphingis*, *P. sevketi* Sigé, 1994, *Witwatia schlosseri*, *W. eremicus* and *Scotiphilisis lybicus* Horáček *et al.*, 2006) and most Vespertilionidae (Legendre 1984). Really, these two talonid patterns are similar in sharing the same connection between the hypoconid and entoconid by the postcristid, but they differ only in the presence (submyotodonty) or absence (myotodonty) of a short cristid (i.e., ramification of postcristid) between the hypoconulid and entoconid. As a result, we propose that the specimen CBI-1-15, initially attributed to *Dizzya exsultans*, represents another species (belonging to a distinct family), similar in size with *D. exsultans*. The lower molar of *Dizzya* differs from those of *Philisis* and *Witwatia* in having a trigonid well-opened lingually, a paraconid faintly reduced compared to the metaconid, the hypoconid less displaced buccally, a deep flexus on the buccal crown margin, and in having a long and curved cristid obliqua. A well-opened trigonid associated with a strong paraconid (not reduced) are features found in lower molars of *Scotophilisis libycus* from the early Miocene of Jebel Zelten, Libya (Horáček *et al.* 2006).

When Sigé (1991b) described the holotype CBI-1-17 (M2) of *Dizzya*, he noticed some morphological resemblances with the upper molars of *Philisis sphingis* from the Oligocene of the Fayum (Sigé 1985). This is particularly shown in the transverse development of M1-2, the

presence of a large ectoloph, the lingual position of the protocone, an ectoloph with sub-parallel crests, a mesostyle duplicated that occurs on the buccal extremity of the premetacrista, the presence of a stylocone differentiated from the parastyle, and the development of a thin and continuous lingual cingulum. However, *Dizya* differs from *Philisis* in having upper molars with narrower, somewhat constricted buccal extremities of the centrocristae, the protofossa closed buccally, and in showing the parastyle more developed mesially.

The M3 of *D. exsultans* show also philisid features such as the large size (more than half wide of M2), well-developed parastyle, reduction of the metacone and protocone, and absence of lingual cingulum. However, these teeth are characterized by a less inclined buccal edge with a well-projected and simple mesostyle. The protofossa is buccally enclosed by the central junction of the centrocristae (i.e., postparacrista and premetacrista merged buccally) as it does on M3 of *Philisis*. However, M3 of *Dizya* and *Philisis* differ substantially from those of *Witwatia* in the structure of the ectoloph and the protocone. In *Witwatia*, the postparacrista and premetacrista are not connected, and the protocone is clearly more prominent.

Genus ***Witwatia*** Gunnell, 2008

Witwatia sigei (Ravel et al., 2012)

(Fig. IV.6)

Emended diagnosis. Differs from the other species of *Witwatia* in having M1-3 with protofossa distally closed by the junction of the postprotocrista, the postcingulum and the lingual cingulum, no talon basin, and a deeper ectoflexus. Lower molars submyotodont, with short crest connecting buccally displaced hypoconulid to the strong and conical entoconid. Smaller than *W. schlosseri* but slightly larger than *W. eremicus*.

Locality and Age. Chambi (Locus 1) and Glib Zegdou (HGL-50), late Early - early Middle Eocene, Gour Lazib, Southwest Algeria (Fig. IV.1).

Holotype. CBI-1-230, left M2.

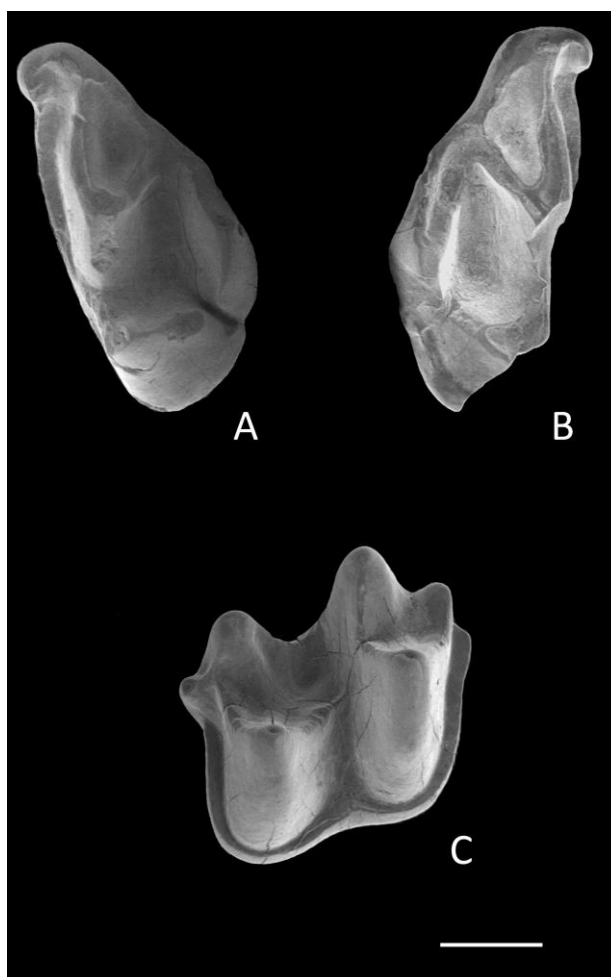


Figure IV.6. *Witwatia sigei* from the level HGL50 of the Glib Zegdou in Algeria. **A**, UM/HGL50-345, right M3 in occlusal view; **B**, UM/HGL50-346, left M3 in occlusal view; **C**, UM/HGL50-347, right m1-2 in occlusal view. Scale bare = 1mm.

Referred material. UM/HGL50-345, right M3 (Fig. IV.6A); UM/HGL50-346, left M3 (Fig. IV.6B); UM/HGL50-347, right m1/2 (Fig. IV.6C).

Description. UM/HGL50-345, UM/HGL50-346 and UM/HGL50-347 are attributed to the same species due to both compatible size and morphology. The two M3 have a sub-triangular outline in occlusal view (Fig. IV.6). On these two teeth, the ectoloph lacks both the postmetacrista and metastyle. Their buccal edge is strongly inclined distolingually. The paracone and protocone are well-developed and larger than the metacone. This small metacone is situated lingually with respect to the paracone. The preparacrista projects buccally and joins a well-distinct parastyle, which is very inflected mesially (hook-like). On both teeth, the mesostylar region is unfortunately

partially erased due to a strong dental wear. On UM/HGL50-345 (Fig. IV.6A), the postparacrista is distobuccally oriented and does not join the premetacrista, and the protofossa, which is long and large, remains open buccally as a result. In contrast, on UM/HGL50-346 (Fig. IV.6B), the postparacrista and premetacrista (i.e., centrocristae) are connected, thereby closing the protofossa buccally. The lingual part of the crown is restricted to the protocone. On UM/HGL50-346 (Fig. IV.6B), there is no lingual cingulum, while in UM/HGL50-345 (Fig. IV.6A), it is present but faintly visible. A low preprotocrista runs buccally and ends at the base of the lingual aspect of the paracone. The postprotocrista is strong and projects distobuccally. It ends abruptly before the lingual side of the metacone. A deep and narrow notch separates the postprotocrista from the metacone.

The unique lower molar (UM/HGL50-347; Fig. IV.6C) is particularly well-preserved. It is large-sized, with a length exceeding 2 mm (ANNEXE 2), and its crown is rectangular in occlusal view. The talonid is longer, wider and less high than the trigonid. The metaconid and protoconid are prominent, conical and equally sized, and represent the highest cusps of the tooth. The protoconid appears slightly more compressed mesiodistally than the metaconid. The paraconid is mesial to the metaconid, but well-inferior to it, appearing as a small and mesiolingual discrete cusp. On the talonid, the hypoconid and entoconid are similar in size and slightly smaller than the protoconid and metaconid. The hypoconid is slightly more mesial in position than the strong and straight entoconid, and it is more buccally positioned than the protoconid. A long, sharp cristid obliqua projects mesiolingually from the hypoconid to end at the base of the distal trigonid wall, near to the midline. Lingually, a strong preentocristid runs mesially to the metaconid and closes the talonid basin lingually. Distally, a strong and slightly curved postcristid connects the hypoconid to the distal aspect of the entoconid. The hypoconulid is a small discrete cusp, located buccodistally to the entoconid and connected to the postcristid by a short but high and mesiolingually oriented cristid. Following Legendre (1984), this distolingual talonid structural arrangement is defined as submyotodont pattern. The buccal cingulid is well-marked and mesiodistally continuous from the base of the paraconid to the base of the hypoconulid. It makes a weak inflection between the protoconid and hypoconid.

Comparison and discussion. The new specimens described here from Glib Zegdou are significantly larger than those of *Dizya* from Chambi (more than 200% larger) and *Philisis* from

the Fayum (nearly 20% larger). However, the size and morphology, notably the degree of specialization of the new specimens from Glib Zegdou are entirely compatible with those of the upper molar of *W. sigei* described from Chambi (Ravel *et al.* 2012). Indeed, the large size, broad and high cusps(-ids), trenchant and high crests(-ids), and large and deep basins characterizing the new dental specimens from Algeria, provide a compatible occlusal pattern with the dental remain of *W. sigei*. The M3 from HGL50 are slightly reduced in width compared to the upper molar of *W. sigei*, but such a difference in size between M2 and M3 is equivalent to the condition found in the other species of *Witwatia* from Egypt (i.e., *W. schlosseri* and *W. eremicus*).

The new lower molar referred here to *W. sigei* does not differ substantially from the lower molars of *W. schlosseri* and *W. eremicus* to the exception of the talonid structure. Indeed, UM/HGL50-347 differs from lower molar of *W. schlosseri* and *W. eremicus* in having the hypoconulid connected to the entoconid by a short but high ramification of the postcristid (submyotodonty), although the hypoconulid is completely isolated on the two other Fayum species (myotodonty). In UM/HGL50-347, the hypoconulid is more buccal than the entoconid, while in the Egyptian species of *Witwatia*, the hypoconulid is much lingual. In contrast, the two M3s of Glib Zegdou have a very similar morphology than the M3s of the Egyptian species. Only UM/HGL50-346 shows a variation in having a lingual cingulum, which is absent in all other specimens.

B – Phylogenetic analysis

B.1 Phylogenetic background

If the Philisidae (including *Philisis*, *Dizzya*, and *Witwatia*) are generally considered to be an archaic group of vespertilionoids (Sigé 1985, 1991b; Simmons & Geisler 1998; Gunnell *et al.* 2008; Gunnell *et al.* 2012; Ravel *et al.* 2012), their precise phylogenetic position within this superfamily, notably with respect to the Natalidae, the Molossidae, or the Vespertilionidae, has never been confidently established. Sigé (1985) reported several dental features of *Philisis sphingis* that could be indicative of possible relationships of this taxon with the Vespertilionidae and Molossidae. He concluded that the Philisidae could have originated from a generalized Vespertilionidae after the divergence between the Molossidae and the Vespertilionidae *sensu*

lato, probably during the Late or Middle Eocene in North Africa (Fig. IV.7A). *Vampyravus orientalis* is known by only one humerus (Schlosser 1910) from the Oligocene of the Fayum. In re-analyzing this humerus, Sigé (1985) figured out some morphological affinities of the Schlosser's bat with the Natalidae. He noticed also that this bone is appropriated in size to belong to *Philisis sphingis*. In this case, *V. orientalis* and *P. sphingis* were hypothesized to represent the same species (Sigé 1985), and as such, that the Philisidae were possibly more closely related to the Natalidae than to the Vespertilionidae and Molossidae as a result (Fig. IV.7B). The conspecificity of *V. orientalis* and *P. sphingis* was rejected by Gunnell *et al.* (2009) based on a significant mismatch between body mass estimates using the humerus and the *Philisis* molar areas. Besides, the morphology of the *Vampyravus* humerus has appeared to be more compatible with that of the Emballonuridae and the Rhinopomatidae (Gunnell *et al.* 2009) rather than to the Natalidae. More recently, Ravel *et al.* (2012) have discussed the intra-familial relationships of philisids on the basis of comparative anatomy and the stratigraphic position of each taxon. The authors suggested that *Dizzya* could be more closely related to *Philisis* than *Witwatia*, thereby implying an ancient divergence of two lineages of Philisidae probably during the Early Eocene. Because of the very fragmentary nature of their fossil record, philisids have so far never been included in high-level chiropteran phylogenetic analyses (Simmons & Geisler, 1998). From the new fossils gathered in recent years, we propose here a cladistic assessment of the dental evidence to clarify the phylogenetic relationships among the Philisidae, and their position within the Vespertilionoidea.

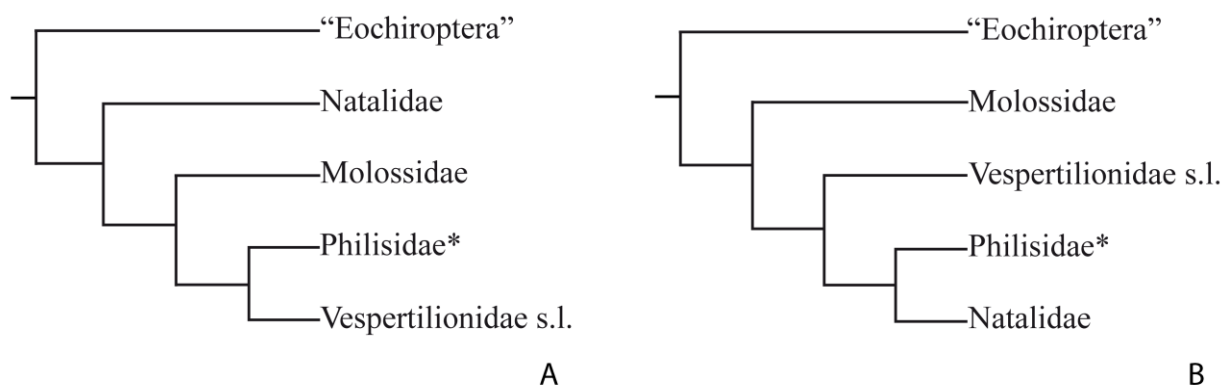


Figure IV.7. Phylogenetic hypotheses proposed by Sigé (1985). **A**, Philisidae are sister group of Vespertilionidae *sensu lato* (s.l.), from Fig. 8, p. 180 in Sigé (1985); **B**, Philisidae are sister group of Natalidae, from Fig. 9, p. 182 in Sigé (1985). Family name followed by an asterisk (*) are fossil groups.

B.2 Material and Method

Selected characters. The dentition of bats has never figured prominently on previous phylogenetic studies. Reconstructions of the bat phylogeny have been primarily based on cranial and skeletal features (Simmons & Geisler, 1998; Hand, 1998b; Hand and Kirsch, 2003; Czaplewski & al., 2003; Morgan & Czaplewski, 2003; Fracasso et al., 2011; Czaplewski & Morgan, 2012), and fossils documented only by teeth have often been neglected as a result. As Philisidae are only known by dental remains or mandible fragments, a total of 46 dental characters plus one mandibular character (i.e., character 1: position of the mental foramina) have been scored across a set of extinct and extant Chiroptera (see below). Twenty two characters were selected on lower teeth and 24 on upper teeth (Annexe 3, Part. 2). The selected characters (Ch) and character states were established from direct observations and comparisons, or from the available literature. In this study, the talonid structure was decomposed in three characters as follows: the orientation of the postcristid (Ch 18), the presence/absence of a short cristid connecting the hypoconulid to the entoconid (Ch 19), and the position of the hypoconulid with respect to the entoconid (Ch 20). All characters were equally weighted and unordered, except for Ch 20. This character was ordered inasmuch as it describes a supposed continuous lingual displacement of the hypoconulid on m1-2 (ordered transformation).

Selected taxa. The selected taxa include primarily members of the Philisidae: *Dizzya exsultans* from the Early Middle Eocene of Chambi (Tunisia; Sigé 1991), *Witwatia sigei* from the Early-Middle Eocene of Chambi (Tunisia; Ravel et al. 2012), *W. sigei* from the the late Early or earliest Middle of Glib Zegdou (this work), *W. schlosseri* and *W. eremicus* from the Late Eocene BQ-2 locality of the Fayum (Egypt; Gunnell et al. 2008), *Philisis sphingis* from the early Oligocene Quarry I locality of the Fayum (Egypt; Sigé 1991), and *P. sevketi* from the early Oligocene of Taqah (Sultanate of Oman; Sigé 1994). The two indeterminate species of *Philisis* (*P.* sp1 and *P.* sp2) from the Quarry I and Taqah localities (Sigé 1985; Sigé et al. 1994) were not included in the analysis because of their very limited documentation, which consists of fragments of worn teeth or specimens of indeterminate provenance (not available and not well-figured). *Scotophilisis libycus* from the Early Miocene of Jebel Zelten (Libya; Horáček 2006), known only by its lower dentition, has been originally regarded as a species closely related to the vespertilionid

Scotophilus, but subsequently as a possible Philisidae (Gunnell & Simmons 2005). This Miocene taxon was included in our analysis in order to clarify its systematics. The in-group included also some members of the modern Vespertilionidae, Molossidae, and Natalidae, all of which make-up the superfamily Vespertilionoidea (Simmons 2005a, 2005b; Teeling *et al.* 2002). Among the Vespertilionidae, *Pipistrellus* (*P. kuhli*) and *Myotis* (*M. capaccini* and *M. myotis*) were selected since they represent the most common and typical modern genera of the family. The living species *Scotophilus viridis* was also included because of its suspected affinities with the extinct *Scotophilis libycus* (Horáček *et al.* 2006). Among the Molossidae, *Molossus* (*M. molossus*) and *Tadarida* (*T. aegyptiaca*) were selected. Finally, *Natalus tumidirostris*, the unique undisputed genus among the Natalidae, was included in our analysis. It is worth noting that some morphological studies have excluded the Natalidae from the Vespertilionoidea, considering this family as a separate superfamily (Nataloidea; Simmons & Geisler 1998; Gunnell & Simmons 2005; Simmons 2005a). Characters were polarized via the out-group comparison method (Watrous & Wheeler 1981), using three members of the archaic Chiroptera (i.e., 'Eochiroptera'): *Icaronycteris menui* and *Archaeonycteris brailloni* from the Early Eocene (MP8+9) of the "Bassin de Paris" (Russell *et al.* 1973, Smith *et al.* 2012), and *Palaeochiropteryx tupaiodon* from the Middle Eocene of Messel (MP11; Russell & Sigé 1970).

Analysis. The data matrix (Annexe 3, Part. 1, Tab. A3.2) was managed using NDE (Nexus Data Editor v. 0.5.0; Page 2001). The phylogenetic reconstruction was performed with PAUP* v.4.0 beta 10 Win (Swofford 2002), with an exact search for the most parsimonious tree ("Branch and Bound" option [BandB]). The clade robustness was measured by the Bremer Index (Bremer 1994).

C – Results

The Branch and Bound analysis yielded only one most parsimonious tree of 101 steps, with a consistency index (CI) of 0.525, and a retention index (RI) of 0.694. This tree is presented on the figure IV.8. In this phylogenetic context, *Philis sevketi*, *Dizya exsultans*, *P. sphingis*, *Witwatia sigei*, *W. schlosseri*, and *W. eremicus* form a monophyletic group, which can be recognized here as the Philisidae clade. The other Vespertilionoidea (i.e., extant members of the

Molossidae, Vespertilionidae and Natalidae) form a second major clade, for which the Philisidae are the sister group. If we consider that both clades make up the Vespertilionoidea clade *sensu lato*, the Philisidae can be considered as stem Vespertilionoidea. Among the crown Vespertilionoidea, the Natalidae represent the earliest offshoot, while the Molossidae are nested within the Vespertilionidae, thereby making here the Vespertilionidae paraphyletic. *Scotophilis libycus*, which was regarded as a possible philisid (Gunnell & Simmons 2005) is clearly nested within the “Vespertilionidae”-Molossidae clade, a relationship supported by two synapomorphies: cristid obliqua connected buccally to the trigonid wall near the notch between the metaconid and protoconid on m1 (16¹; RI=100, unambiguous) and on m2 (17¹; RI=50, not shared with *Tadarida aegyptiaca*).

The main diagnostic dental characteristics of the Philisidae are the distobuccal extension of the premetacrista (31¹; RI= 1) and the presence of a double mesostyle (33¹; RI= 1). From our results, *D. exsultans* appears to be the basalmost member of the Philisidae. Except for *D. exsultans*, all other philisids have their m1 with a trigonid mesiodistally compressed (9¹; RI= 1). The clade including *P. sphingis* and all the species of *Witwatia* is supported by a reduction of the paraconid (14¹; RI= 1). *P. sphingis* is the sister taxa of *Witwatia* and differs from it in the orientation of the postprotocrista on upper molars, which joins neither the postcingulum and the lingual cingulum, nor the hypocone (character 40²; RI= 0.71, homoplastic character shared with Vespertilionidae). All the species of *Witwatia* (*W. eremicus*, *W. sigei*, and *W. schlosseri*) form a terminal clade among the Philisidae, which is supported by two non-ambiguous and non-homoplastic synapomorphies: the mesial mesostyle more developed (36¹; RI= 1), and the protofossa of M3, which is opened buccally (46¹; RI= 1). The *Witwatia* clade is also defined by two non-exclusive synapomorphies that are: the crown of upper molars not waisted mesiodistally (26¹; RI= 0.66, shared with extant Vespertilionidae and Natalidae), and discontinuous lingual cingulum (42¹; RI= 0.83, homoplastic character present also on extant Vespertilionidae and Molossidae). Within *Witwatia*, *W. schlosseri* and *W. eremicus* are more closely related. The lower molar of *W. sigei* differs in bearing a short cristid connecting the hypoconulid and entoconid (19⁰; RI= 0.33, shared with *I. menui*, *A. brailloni* and *D. exsultans*), and in having a hypoconulid buccally displaced with respect to the entoconid (20¹; RI= 0.60, reversion, also observed on *Palaeochiropteryx tupaiodon* and *S. viridis*). *W. schlosseri* and *W. eremicus* are closely related, in sharing notably two main dental features (but not exclusive): a postcristid

D – Discussion of the phylogenetic tree

D.1 The place of the Philisidae within the Vespertilionoidea and their evolutionary history

Our analysis clearly demonstrates that the Philisidae, which include *Dizya exsultans*, *Philis sevketi*, *P. sphingis*, *Witwatia sigei*, *W. schlosseri*, and *W. eremicus*, form a valid natural group. All these taxa are characterized by upper molars having a distobuccal extension of the premetacrista and a double mesostyle. This extinct family displays a set of derived dental features (absence of mesiolingual tubercle on p4, hypoconulid distolingual [the hypoconulid is buccally displaced on *W. sigei*], mesostyle projected buccally, and thin lingual cingulum [reversion occurs in *Witwatia*, which has broad lingual cingulum]), which are shared with the Vespertilionoidea of modern aspect (Natalidae, Vespertilionidae and Molossidae). The Philisidae clade represents the earliest offshoot of the Vespertilionoidea clade, and as such, can be considered as a stem group of this superfamily. This phylogenetic pattern challenges the relationships previously advocated by Sigé (1985), who envisaged close relationships between Philisidae and Vespertilionidae (Fig. IV.7A), to the exclusion of other crown Vespertilionoidea.

D.2 *Dizya* as a basal taxon of the Philisidae

In its original description of *Dizya exsultans*, Sigé (1991) considered this taxon as a Philisidae despite the nyctalodont pattern developed on the lower molars. Recently, Smith *et al.* (2012) and Gunnell *et al.* (2012) suggested the possibility of a mismatch between upper and lower molars originally referred to *Dizya*, and envisaged that this dental material could in fact represent two species. In sum, they rejected the hypothesis of a nyctalodont condition of lower molars characterizing the primitive pattern of the Philisidae. In addition to the indeterminate rhinolophoid (Sigé 1991), the locality of Chambé has recently yielded abundant and well-diversified bat fauna (Ravel *et al.* 2011b), which includes species belonging to several modern super-families. It is now clear that the nyctalodont lower molars originally referred to *Dizya* by Sigé (1991) belong to another species. The new m1 described here is nearly similar in size to the original one, but it is more philisid-like in displaying a submyotodont structure on the talonid.

Given the new paleontological evidence gathered and the results of our phylogenetic analysis, *Dizzya* is undoubtedly a Philisidae. This early Eocene bat displays an original combination of primitive and derived characters, and as such appears as the basalmost member of the family. The submyotodont structure of the lower molars of *Dizzya* could represent the primitive condition within the Vespertilionoidea (Fig. IV.9), a hypothesis that was also suggested by Gunnell *et al.* (2012).

D.3 The paraphyly of the genus *Philisis*

Philisis sphingis from the Early Oligocene Quarry I of the Fayum (Sigé 1985) is the type species of the genus, and furthermore the type genus of the family. In its original description, *Philisis* defined the diagnostic characters of the Philisidae, such as the strong reduction of the paraconid, the double mesostyle, and the extension of the premetacrista. *P. sevketi* is documented by fragmentary specimens to the exception of a complete lower molar found from the Early Oligocene of Taqah (Sigé *et al.* 1994). Surprisingly, this lower molar has a paraconid not reduced (as it does in *Dizzya*), and is characterized by two synapomorphies: cristid obliqua connected buccally to the trigonid wall near the notch between metaconid and protoconid on m1 (16¹; RI=100, unambiguous) and on m2 (17¹; RI=50, not shared with *Tadarida aegyptiaca*). As such it differs significantly from the strongly reduced paraconid characterizing lower molars of *P. sphingis* and *Witwatia*. In our phylogenetic analysis, we failed to recover the monophyly of the genus *Philisis*. *P. sevketi* and *P. sphingis* are pectinately arranged between *Dizzya* and the *Witwatia* clade. The two species of *Philisis* share with *Witwatia* a mesiodistal compression of the trigonid of m1. Interestingly, *P. sphingis* appears more closely related to *Witwatia* than to *Dizzya*. This result does not support the hypothesis of Ravel *et al.* (2012) who have suggested closer affinities between *Philisis* and *Dizzya* based on the morphology of the upper molars: crown of M1-2 transversally developed and waisted mesiodistally, development of the distal mesostyle, ectoloph less developed with labial cusps more buccally displaced and postcingulum less wide and continuous. *Philisis* is exclusively documented in deposits dating from the Early Oligocene, and *Witwatia* has a fossil record extending from the Latest Eocene back to the Early Eocene (Fig. IV.9). Therefore, the phylogenetic position of *Philisis* with respect to *Witwatia* and *Dizzya*,

implies a long ghost lineage for *Philisis* (about 19 million years), thereby indicating that the evolutionary history of the Philisidae is far from being well-documented.

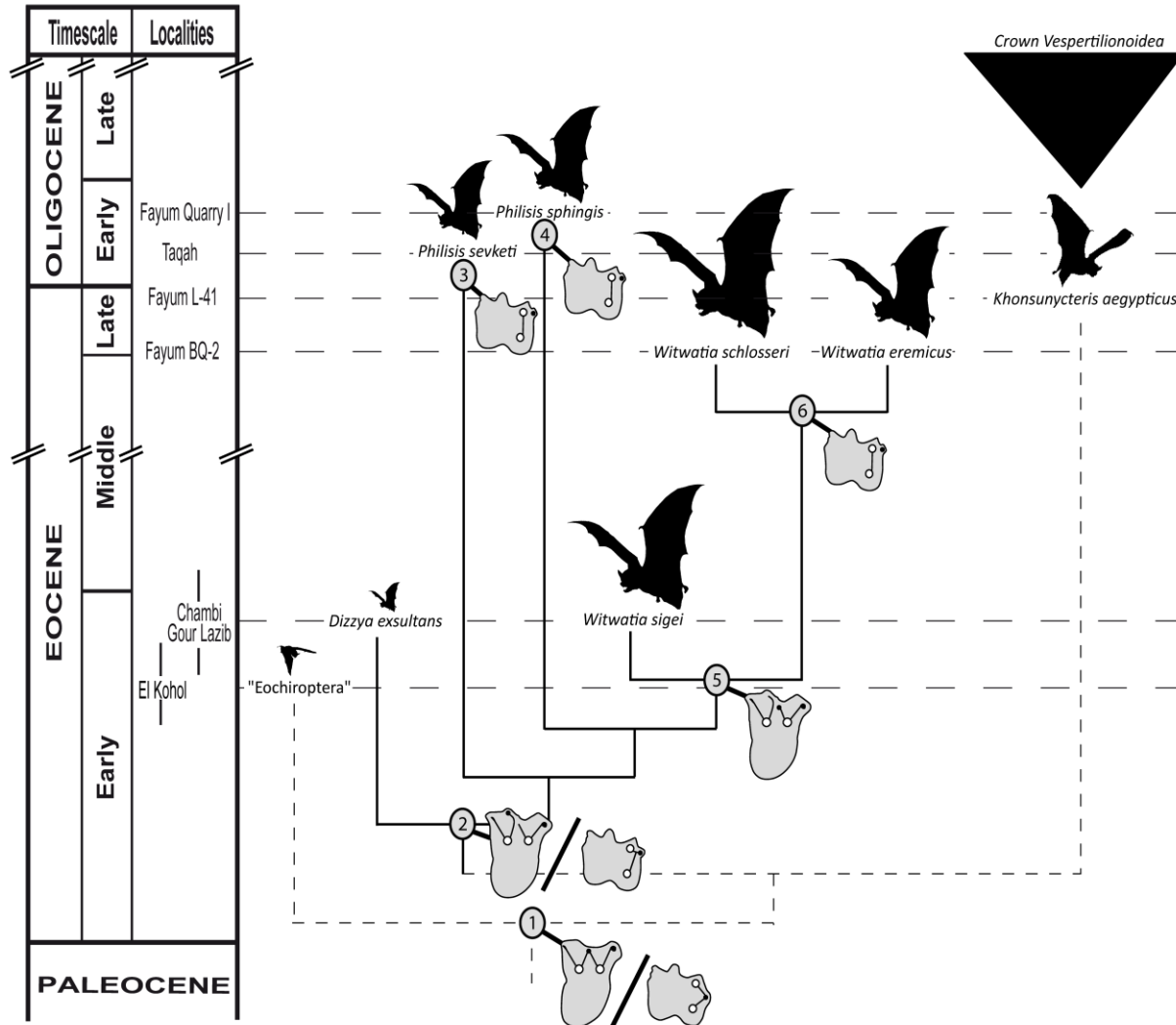


Figure IV.9. Occurrence and relationship hypothesis for Philisidae. The phylogeny is the result of the Branch and Bound analysis (Fig. IV.8). 'Eochiroptera' corresponds to the eochiropteran species from El Kohol, which is the oldest known African bat so far. Modern vespertilionoids are represented by *Khonsunysteris aegypticus* found in latest Eocene Quarry L-41 of the Fayum, Egypt. The size of the silhouettes corresponds to the body mass of each taxon. Numbers 1-6 correspond to the nodes of the Philisidae and are associated with dilambdodont pattern of the ectoloph and the talonid structure, which represent synapomorphies. **1**, primitive condition of bats with classical dilambdodonty and necromantodont pattern of the talonid (i.e., hypoconulid in median position and connected to the entoconid and the hypoconid by the postcrisid); **2**, Philisidae are characterized by the double mesostyle and the connection between the postcrisid and the mesostyle; **3** and **4**, *Philisis* appears paraphyletic and are both characterized by the absence of a short cristid relying hypoconulid to the entoconid; **5**, *Witwatia* are characterized by the mesial mesostyle more developed; **6**, *W. eremicus* and *W. schlosseri* form a clade, notably due to the isolation of the hypoconulid (also shared with *Philisis*).

D.4 *Witwatia* as a terminal taxon of the Philisidae

The monophyly of *Witwatia* is well supported by two non-ambiguous and non-homoplastic synapomorphies: the mesial mesostyle more developed and the protofossa buccally opened on M3. These very large bats were first described from the Late Eocene BQ-2 of the Fayum in Egypt (Gunnell *et al.* 2008). The evolutionary history of the genus has radically changed since the discovery of *W. sigei* in Tunisia (Ravel *et al.* 2012) and of *W. sigei* Algeria (this work), which extends back to the late Early Eocene (or early Middle Eocene) the first occurrence of *Witwatia* in the fossil record (Fig. IV.9). Our phylogenetic reconstruction confirms the intra-generic arrangement of *Witwatia* proposed by Ravel *et al.* (2012). Within the *Witwatia* clade, the basalmost position of *W. sigei* is explained by two plesiomorphies on lower teeth shared with *D. exultans* and primitive bats: the hypoconulid buccally displaced compare to the entoconid and the presence of a short cristid connecting the hypoconulid to the entoconid.

E – Paleobiogeography and Paleoecology

E.1 African origin of the Vespertilionoidea?

Among the African bat assemblages, vespertilionoids are particularly well represented, with notably philisids, which occur from the Early-Middle Eocene of Chambi to the Early Oligocene of the Fayum. In addition, *Khonsunonycteris aegypticus* found in the latest Eocene Quarry L-41 of the Fayum, shows affinities with the myotine tribe and could be considered as the oldest true Vespertilionidae (Figs. IV.9 and IV.10; Gunnell *et al.* 2012; Gunnell *et al.* 2008). Several other Eocene bats were allocated to the Vespertilionoidea, but their systematics remains speculative and highly debated. For instance, the genus *Stehlinia* from the early Middle Eocene of the Quercy (Southeast of France), was originally recognized as the oldest Vespertilionidae (Revilliod 1922; Sigé 1974). However, Sigé (1997) suggested that *Stehlinia* is not a Vespertilionidae but rather an 'Eochiroptera', close to the Paleochiropterigidae. This attribution was recently supported with more abundant material from the Quercy (Maitre 2008). *Stehlinia* retains many primitive dental characters, which are found in the Paleochiropterigidae (i.e., *Palaeochiropteryx*, *Cecilionycteris* and *Matthesia*). However, the teeth of *Stehlinia* exhibit also a

set of derived features, which are shared with modern vespertilionoids, and more specifically in the Natalidae. With such a mosaic of primitive and derived dental characters, *Stehlinia* would display, to some extent, an intermediate morphology between the archaic Palaeochiropterigidae and the Natalidae, which are considered as basal vespertilionoids (Sigé 1997). In North America, *Honrovits tsuwape* from the late Early Eocene was originally allocated to the Natalidae (Beard *et al.* 1992). This taxon was recently reconsidered and placed among the Onychonycteridae owing to its similar dental morphology with the most primitive bat *Onychonycteris finneyi* (Smith *et al.* 2012). Finally, the oldest and undoubted Natalidae occurs only as early as the Early Oligocene from Northern Florida, North America (Morgan & Czaplewski 2003). This unnamed natalid is only documented by a fragment of radius, which does not allow extensive comparison with Paleogene taxa. In contrast, *Primonatalus* from the Early Miocene of Florida is particularly well-documented. This taxon is undoubtedly a primitive Natalidae, thereby indicating the role of North America in the early adaptive radiation of this family as early as the Early Miocene (Morgan & Czaplewski 2003). *Wallia scalopidens* is a very enigmatic Eocene fossil mammal from the late Middle Eocene of North America (Storer 1984; Legendre 1985). This species was first described as a Lipotyphla on the basis of the morphology of its lower molars, which differs substantially from that of the chiropterans. Legendre (1985) suggested that this fossil could be a Molossidae according to the morphology of its upper molars, which bear a distinct hypocone and a preprotocrista connected to the precingulum. In contrast, Smith (1995) noted some similarities between *Wallia* and two nyctitheriid mammals (i.e., *Pontifactor* and *Wyonycteris*): long centrocrista extending to the buccal edge, strong mesostyle, and presence of a hypocone on upper molars. Without additional paleontological evidence, the systematic position of *Wallia* is therefore far from being well-established. True Molossidae are in contrast well identified since the Late Eocene of France (Quercy fissure fillings: Legendre & Sigé 1982; Maitre 2008). *Cuvierimops* and *Khonsunysteris* are the oldest molossids to be known thus far (Gunnell *et al.* 2012; Maitre 2008). In sum, from our current knowledge of the bat fossil record, the Philisidae appear to be the oldest representatives of the Vespertilionoidea. Furthermore, the basal position of the Philisidae among the superfamily indicates that vespertilionoids could have originated in Africa. With the discovery of *Dizzya* in Chambi, Sigé (1991b) previously discussed about a possible origin of vespertilionoid on that continent. He argued for an early differentiation of the philisid lineage in Africa from unknown generalized vespertilionoids.

Africa is known to have yielded primarily representatives of modern bat families as early as the early-Middle Eocene (Sigé 1985; 1991b; Gunnell & Simmons 2005; Gunnell *et al.* 2008; Eiting & Gunnell 2009; Gunnell 2010; Ravel *et al.* 2011b; Ravel *et al.* 2012). Given our current knowledge of the African fossil record, several authors have proposed Gondwana as the homeland of modern bats (Hershkovitz 1972; Sigé 1991a; Hand & Kirsch 1998; Teeling *et al.* 2005; Gunnell *et al.* 2008). The African origin of modern bats was recently advocated by the discovery of a new bat fauna from Chambi, which includes only primitive taxa of modern superfamilies such as Rhinolophoidea, Vespertilionoidea, and Emballonuroidea 2012 (Ravel *et al.* 2011b, Ravel 2012 [Unpublished PhD]; cf. Chap. V). In Europe, the modern bat assemblages appear only from the Middle Eocene (Messel, MP11 and later in the Quercy fissure fillings, MP13) with much diversified and well identified morphologies. This sudden apparition in the fossil record could be explained by a possible immigration from Africa (Sigé 1991b; Ravel *et al.* 2011b). However, this Middle Eocene intercontinental exchange does not concern the endemic Philisidae. Given their paleodistribution, which was restricted to North Africa and Arabia, it is supposed that philisids had a limited capacity of dispersion. There is so far no evidence of migration or dispersion toward another continent. Given that philisids are exclusively documented from Paleogene deposits of the Afro-Arabian continent, it is clear that this bat group originated on that landmass. They likely diverged very early from other vespertilionoids (as early as the Early Eocene), and their subsequent evolutionary history was characterized by a long period of endemism in Afro-Arabia. In a notable implication, the presence of *Dizzya* associated with the highly specialized *Witwatia* in Chambi, indicates that philisids diversified rapidly in acquiring a very high degree of specialization and large size as early as the Early-Middle Eocene transition. *Scotophilis libycus* from the Early Miocene of Jebel Zelten (Libya; Horáček 2006), which was recently regarded as a possible Philisidae (Gunnell & Simmons 2005), is clearly a crown not a stem vespertilionoid bat according to the results of our phylogenetic analysis. It is also clear now that philisids made their adaptive radiation only during the Paleogene, and became extinct during the Oligocene period. This apparent constrained dispersion and extinction is probably due to the high specialization of Philisidae, which allowed them to colonize original ecological niche (see discussion below) favored by paleoenvironmental parameters on North Africa during the Paleogene.

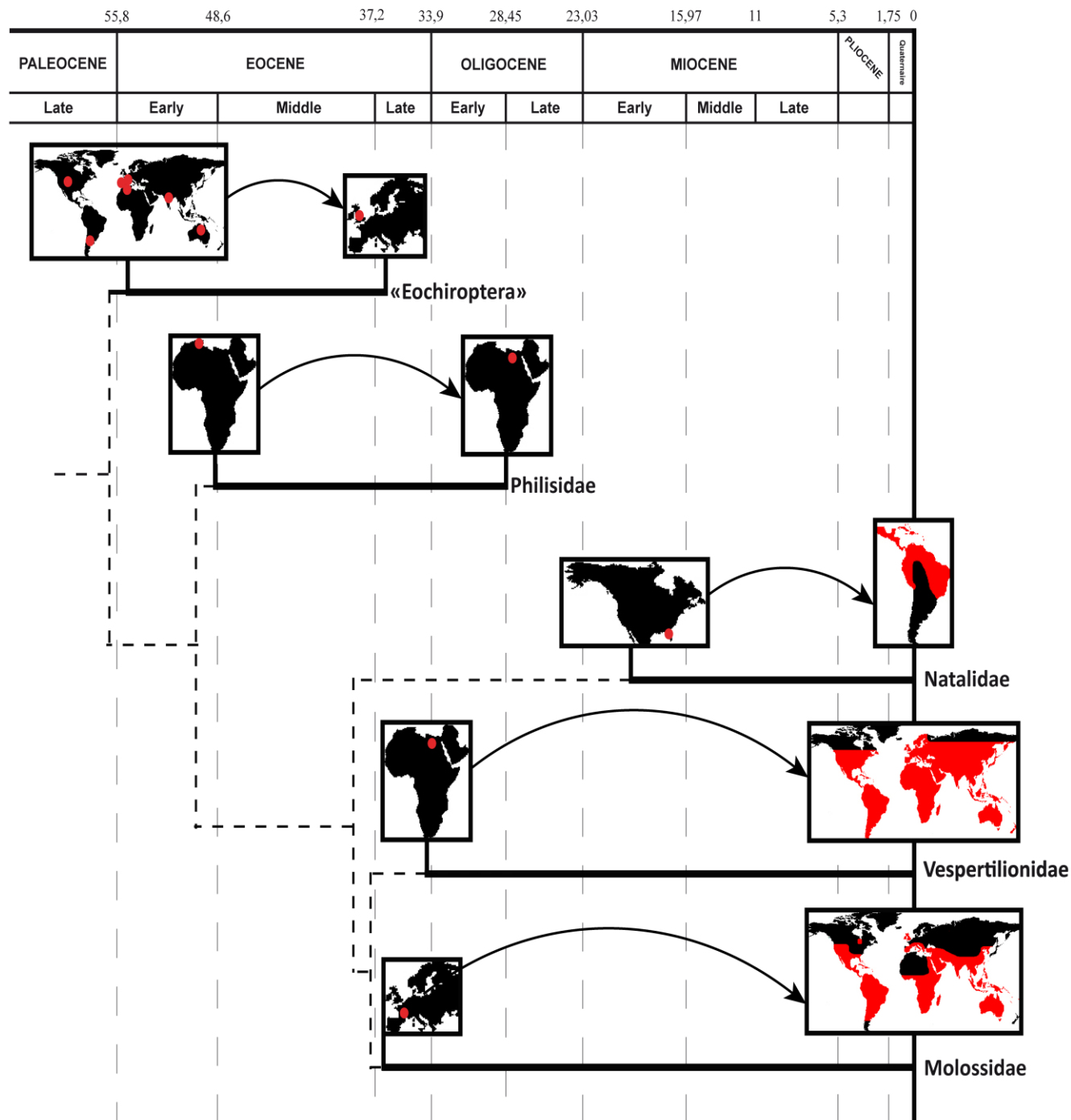


Figure IV.10. Phylogeographic hypothesis of Vespertilionoidea. The phylogeny hypothesis derives from the most parsimonious tree scored after Branch and Bound analysis (Fig. IV.8). The red points are the geographic occurrence of the fossils. The red areas are the repartition of the extant families.

E.2 Body mass of Philisidae

Except for *Dizzya*, philisids include some of the largest Paleogene bat fossils. Gunnell et al. (2009) used several allometric scaling variables to estimate the body mass of bat fossils. The regression line with M1 area is described by the equation $y = 1.0454x + 1.9738$ with $r^2 = 0.829$: $y = \ln(\text{Body Mass})$ and $x = \ln(\text{M1 area}) = \ln(L \times W)$. Large *Witwatia* had a body mass that ranged from 40 to 116g; about 100g for *W. sigei*, between 40 to 89g for *W. eremicus*, and between 57 to 116g for *W. schlosseri* (Gunnell et al. 2008; Gunnell et al. 2009; Ravel et al. 2012). *Philis sphingis* had a body mass ranging from 36 to 74g (Gunnell et al. 2009). The body mass of *Dizzya exsultans* is approximated at 16.5g based on the M1 area and 8.6g based on the midshaft breadth of the humerus. The body weight of *Dizzya* is an average among extant microbats but it strongly contrasts with that of the coeval *W. sigei*. *Witwatia schlosseri* and *W. eremicus*, which occurred in the same locality (BQ2, Fayum) are closely related, and differ only in their size (Gunnell 2008). However, it is worth noting that among extant vespertilionoids (Vespertilionidae and Molossidae), some species present a sexual dimorphism with females significantly larger than males (between 4% and 10% larger than males (Myers 1978; Williams & Findley 1979; Willig & Hollander 1995). This is specifically shown with *Lasiurus cinereus*, *Pipistrellus hesperus*, *Myotis austroriparius*, and *Antrozous pallidus*. Indeed, the females need more energetic resources during pregnancy and during parental care. Therefore, the possibility exists that the two species of *Witwatia* from BQ2, testify to a case of sexual dimorphism among the Philisidae as observed in some modern vespertilionoids. In that case, the two Egyptian species could be conspecific. *Witwatia schlosseri* could be viewed as the female and *W. eremicus* as the male. However, in the absence of a more comprehensive fossil record and without statistical approach, this case of sexual dimorphism in *Witwatia* remains entirely speculative.

Ravel et al. (2012) discussed about the possible opportunistic diet of the large Philisidae. Indeed, the weight of the large-bodied taxa and especially *Witwatia* is comparable to those of the largest extant microbats (e.g., *Macroderma gigas*, *Vampyrus spectrum*), which are vertebrate hunter (Freeman 1984, 1988, 2000; Norberg & Fenton 1988; Gunnell et al. 2008). Ravel et al. (2012) concluded that despite the absence of radical differences on dental morphology between strict insectivorous bats and carnivorous bats, *Witwatia* have strong mandible and lower canine, high and broad cusps of teeth, which are characteristics well-adapted to the flesh-eating diet.

E.3 Occlusion and Functional morphology

The two-dimensional (2-D) occlusal pattern of *Dizzya exsultans* was studied by Sigé (1991) in order to assess the occlusal compatibility between CBI-1-15 (m1-2) and CBI-1-17 (M2). Today, three-dimensional (3-D) reconstructions are commonly used for studying teeth of fossils and their pattern of occlusion, as well as for extracting the upper and lower tooth rows of embedded complete fossil skeleton (Gunnell *et al.* 2011; Smith *et al.* 2012). Evans *et al.* (2001) used 3-D confocal imaging for modeling the occlusal pattern of *Chalinolobus gouldi* (Vespertilionidae). This experimental study pointed out the difficulties to put tooth rows in occlusion without mandibular and maxillary references, but these reconstructions highlighted major events during occlusal stroke of small mammals (Evans *et al.* 2001). In this study, we used 3D microtomography (μ CT) to study occlusal patterns in two species. Digital volume data of isolated teeth of *Dizzya exsultans* and *Witwatia sigei* were obtained via high resolution micro-CT on a SkyScan 1076 scanner (voxel size: 9 μ m). Following volume data segmentation with Avizo 7.0 (VSG), 3D surfaces representing the occlusal surface of each tooth were produced. Using 3D virtual models allows for manipulating the specimens without any risk. The virtual models of isolated teeth served as a basis for the reconstructions of the upper and lower tooth rows in *Dizzya exsultans* and *Witwatia sigei* (see Fig. IV.11 and Fig. IV.12). This is a useful method to observe the areas of strong constraints and frictions between upper and lower structures. The occlusion was performed regarding skull and mandible articulated on extant species (e.g. *Pipistrellus kuhli*, *Myotis myotis*, *Hipposideros commersoni gigas*). The inclination of the teeth (especially upper molars) is given by the orientation of the roots. Mirror objects of some teeth were used to recompose a part of the tooth row of a same side. The dental occlusion of *D. exsultans* was studied with CBI-1-235 (right M1/), CBI-1-236 (left M2/), CBI-1-240 (right M3/) and CBI-1-241(left m/2), while that of *Witwatia* with CBI-1-230 (right M2), UM/HGL50-346 (right M3) and UM/HGL-347 (left m2). The Philisidae species have m1 nearly similar both in shape and size to m2 (Gunnell *et al.* 2008; Sigé 1985), so the m2 of *Dizzya* was simulated copying the m1.

The well-compatible occlusion between CBI-1-230 and UM/HGL50-347 reinforces the hypothesis that they belong to the same species (Fig. IV.11). The protocone fits into the deep talonid fossa (Figs. IV.11B, C and D). The sharpness of the protocone tip initiates a strong stress

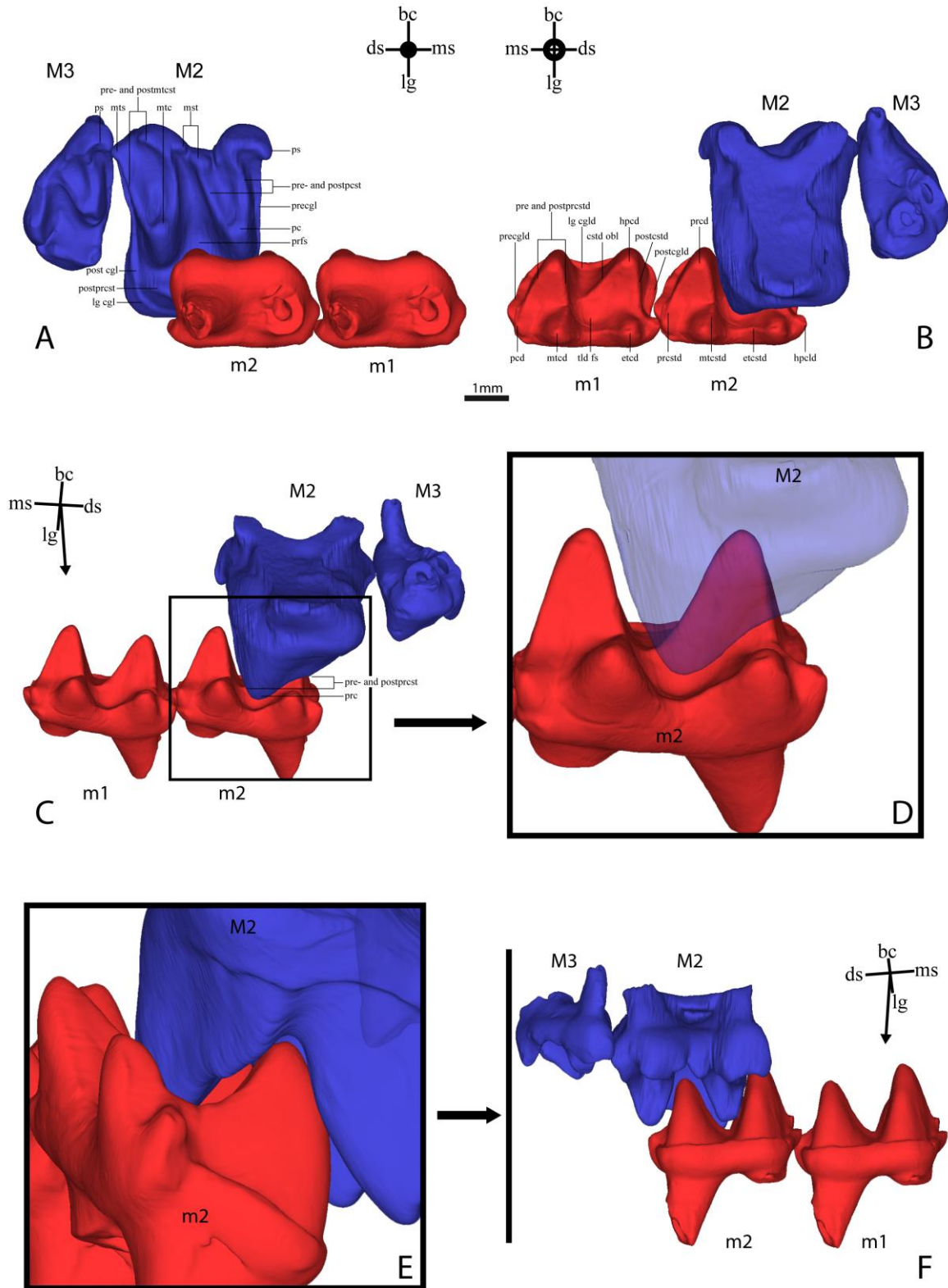


Figure IV.11. Three dimensional reconstruction of the occlusal pattern between upper and lower molars of *Witwatia sigei*. **A**, upper molars in occlusal view and lower molars in roost view; **B**, lower molars in occlusal view and upper molars in roost view; **C**, occlusion in lingual view; **D**, enlargement of the occlusion in lingual view, the M2 is transparent; **E**, enlargement of occlusion in distal view; **F**, occlusion in buccal view. The right tooth row consists of CBI-1-230 (M2), UM/HGL50-346 (M3), and UM/HGL-347 (m1 and m2). The thin arrows with the orientation crosses represent the direction of the occlusion. Abbreviation: bc, buccal; cgl, cingulum; cgld, cingulid; cstd, cristid; ds, distal; etcd, entoconid; etcstd, entocristid; fs, fossa; hpcd, hypoconid; hpcl, hypoconulid; lg, lingual; ms, mesial; mst, mesostyle; mtc, metacone; mtc, metaconid; mtcst, metacrista; mtcstd, metacristid; mts, metastyle; obl, obliqua; pc, paracone; pcd, paraconid; pcst, paracrista; pcstd, paracristid; prfs, protofossa; postcstd, postcristid; prc, protocone; prcd, protoconid; prcst, protocrista; prcstd, protocristid; ps, parastyle; tld, talonid. Scale bare = 1mm.

for cracking tough food. The strength of this constraint is visible in the talonid fossa (Fig. IV.11D), which is highly eroded by the protocone. In opposition, the sharp hypoconid occludes within the deep protofossa that is also useful for breaking hard food (Figs. IV.11A, and E). The paraconid and entoconid tip are also powerful and are useful to break hard elements (Figs. IV.11B, C, D and E). The buccal part of the ectoloph is directly in contact with the food (Fig. IV.11A). Contrary to the majority of extant bats, the Philisidae have no deep mesiobuccal notch between the parastyle and precingulum on upper molars for the insertion of the metastyle of the previous teeth (Figs. IV.11A and B; Gunnell *et al.* 2008; Sigé 1985). The absence of this notch leads space between upper cheek teeth, interrupting the dilambdodont sequence and becoming less efficient in cutting food. In carnivorous bats, the long postmetacrista is strongly projected distobuccally making it efficient for slicing flesh (Freeman 1984; Hand *et al.* 2012). *Witwatia* have no very long postmetacrista but the slicing function was probably provided by the distolingual extension of the premetacrista, the mesostyle retracted lingually and the long parastyle (Figs. IV.11A and F). On the lower molar, the crestiform paraconid is also well-adapted to initiate a slicing effect (Figs. IV.11B, C and D). The high and broad paracristae and metacristae delimiting the deep parafovea and metafovea are more efficient in crushing food due to their subtransversal orientation (Figs. IV.11A). On the distal extremity of the lower molar, the hypoconulid is prominent that makes another bite point to crack food (Figs. IV.11B and C). After the food is cracked, it is divided by shearing between crests. Mesially, this function is conducted by frictions between the distal trigonid wall (i.e., postprotocristid + metacristid) and the preprotocrista (Figs. IV.11B, C, D and E). The postprotocrista is concave lingually opposing to the buccal convex side of the entoconid (Figs. IV.11C, D and E). The movement of these two structures shears the aliments. The occlusion of the protocone with the talonid involves an extensive crushing area (Fig. IV.11D). The buccal surface of the protocone and the lingual surface of the hypoconid are slightly sinuous (Figs. IV.11D and E). These two surfaces in contact

are efficient in crushing food, which is optimized by the presence of small relief. A large valley, separating the trigonid and the talonid, makes another large crushing surface in contact with the rounded lingual face of the paracone (Fig. IV.11F). On the postcristid, there is a deep but short depression at the middle, which is caused by the broad perpendicular postprotocrista of the upper molar (Fig. IV.11E). The morphology of this wear depression suggests a very local contact between the two crests lead by a transversal movement of the mastication.

In addition to the typical tribosphenic occlusal pattern nearly similar to *Witwatia* (Fig. IV.12), the more complete reconstructed tooth row allows to see some other structures in occlusion that have shearing function between teeth: the mesial trigonid walls slide up with preprotocrista (Figs. IV.12B and D), and the metacone shears against the hypoconid of the adjacent lower molar and the protoconid of the posterior lower molar (Fig. IV.12E). However, the small Tunisian taxon shows differences with *Witwatia* that is indicative of another functional morphology. The crack points are more centralized in *Dizzya*, in order to be equally effective with a more limited bite force (Figs. IV.12B, C and D). The cusps and cuspids are less powerful but more acute. In opposition, the fossae are more deeply marked by the tubercles (Fig. IV.12C). The ectoloph of *Dizzya* have a more crushing than slicing function: the crests are conspicuously less developed than those of *Witwatia*, the buccal surfaces are more worn and flatten, and the styles are more cuspidate (Figs. IV.12A and E). On the talonid, the hypoconulid is not functional during occlusion in being inserted under the well-developed paraconid (Figs. IV.12B and E).

The dental morphology and occlusal pattern of the Philisidae show a very advanced crushing function. This type of morphology, for the largest species, suggests a specialization in the vertebrate predation. The broad crests and sharp cusps are 1) useful for generating cracks in the food by very local bite point, 2) efficient to dismember small vertebrates and/or to crush bones. The extensive contact areas split and crush the foods, which are weakened after crack. In *Dizzya*, the small size is not compatible with the vertebrate hunting, but the dental morphology is well-adapted to break hard cuticles of insects for have access to the soft tissues. Necromantidae, documented in the Paleogene of Quercy fissure fillings (France), are defined also by an adaptation to the flesh eating diet (Sigé 2011a). Despite its moderate size, *Necromantis adichaster* (body mass estimated around 47g) is one of the largest bat species of the Quercy (Weithofer 1887; Maitre 2008; Hand *et al.* 2012). This chiropteran fossil was considered as carnivorous bat based on the robust dentition and mandibles. Recently, *Cryptobune thevenini* was

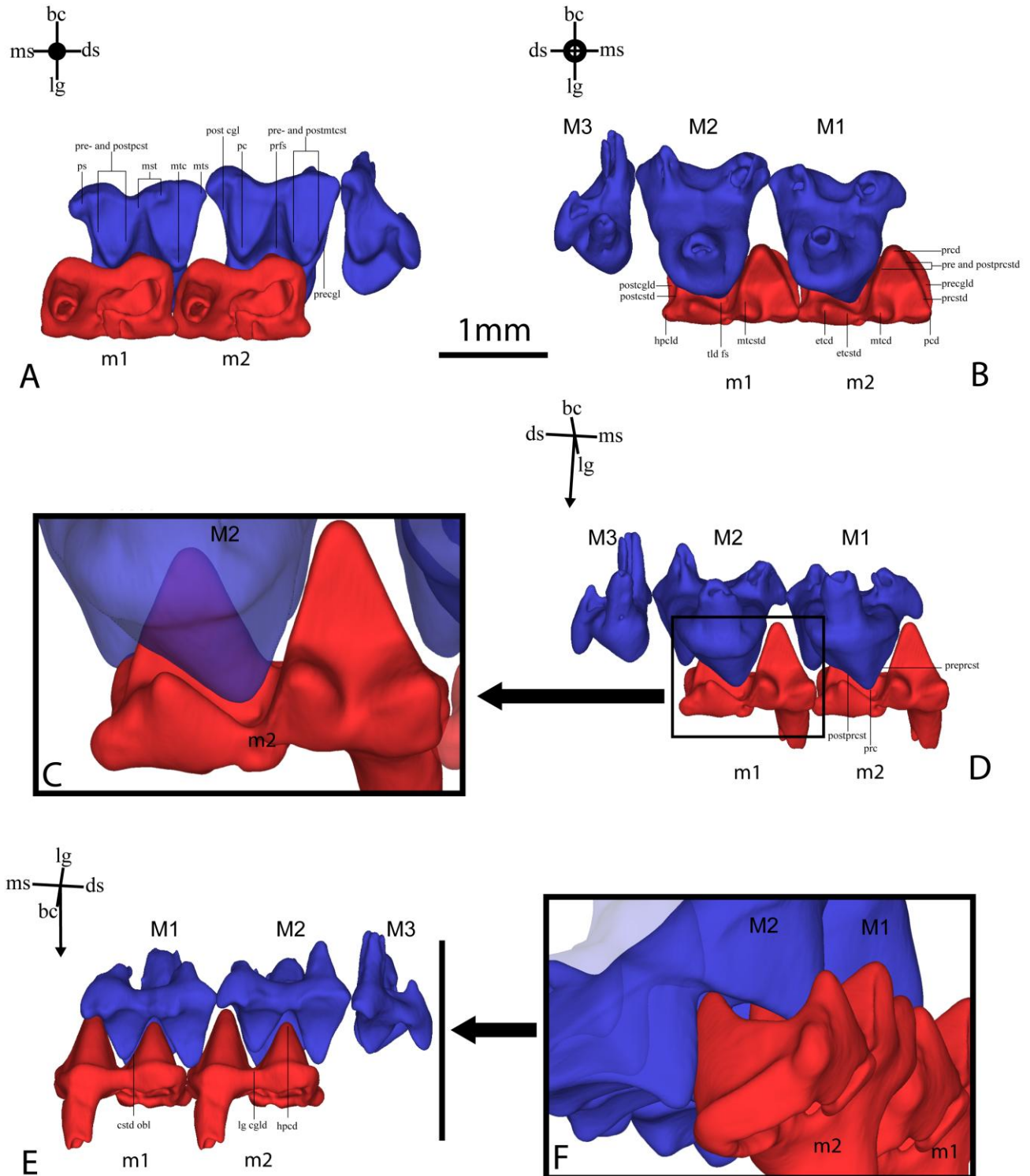


Figure IV.12. Three dimensional reconstruction of the occlusal pattern between upper and lower teeth of *Dizzya exsultans*. A, upper molars in occlusal view and lower molars in roost view; B, lower molars in occlusal view and upper molars in roost view; C, enlargement of the occlusion in lingual view, the M2 is transparent; D, occlusion in lingual view; E occlusion in buccal view; F, enlargement of the occlusion in distal view. The left tooth row consists of CBI-1-235 (M1), CBI-1-236 (left M2), CBI-1-240 (right M3), and CBI-1-241 (left m1 and m2). The thin arrows with the orientation crosses represent the direction of the occlusion. Abbreviation: bc, buccal; cgl, cingulum; cgld, cingulid; cstd, cristid; ds, distal; etcd, entoconid; etcstd, entocristid; fs, fossa; hpcd, hypoconid; hpcl, hypoconulid; lg, lingual; ms, mesial; mst, mesostyle; mtc, metacone; mtcstd, metaconid; mtcst, metacrista; mtcstd, metacristid; mts, metastyle; obl, obliqua; pc, paracone; pcd, paraconid; pcst, paracrista; pcstd, paracristid; prfs, protofossa; postcstd, postcristid; prc, protocone; prcd, protoconid; prcst, protocrista; prcstd, protocristid; ps, parastyle; tld, talonid. Scale bare = 1mm.

described by a unique specimen (mandible fragments with p4-m3) from an unknown locality of the Quercy, which is nearly similar in size to *Witwatia* (Sigé 2011a). The large Philisidae share with the Necromantidae high and robust canines, strength cheek teeth and deep ramus of the dentary, which correspond to adaptive features for a vertebrate predation. The occurrences of carnivorous bats in the Paleogene of Europe and North Africa testify to the early convergent appearance of the carnivore behavior in bats. This adaptation could be a result of a strong pressure of selection, consequence of the high competition among small insectivorous bats, which are extremely well-diversified during the Paleogene in these areas.

Conclusion

The new bat specimens from the Early-Middle Eocene of Chambi and the Glib Zegdou allow us to reconsider the diagnostic features of the two oldest species of Philisidae. In addition, cladistic analysis including new material reinforces the monophyly of the Philisidae and attests to its basal position among the Vespertilionoidea clade. These results contribute to a better understanding of the modern vespertilionoid emergence in Africa. Philisids show a very limited distribution in time (Early Eocene to Early Oligocene) and space (North Africa and Arabia).

The three dimensional reconstruction of occlusal pattern of *Dizzya exsultans* and *Witwatia sigei* highlights the powerful and effective cracking and crushing function of their cheek teeth during movements of mastication. *D. exsultans* is too small to hunt other vertebrates, but its molar morphology is well-adapted to break hard cuticles of some arthropods. For the larger species *W. sigei*, this morphofunctional anatomy associated with large size is congruent to a vertebrate predation. Interestingly, the large extinct carnivorous bats are found in association with well-diversified and abundant microbat fauna. This diversity contributes to a high competition between small nocturnal insectivorous bats and favors the other feeding strategy as carnivory.

Chapitre V – LES NOUVELLES FAUNES DU PALÉOGÈNE NORD AFRICAIN

Chapitre V – LES NOUVELLES FAUNES DU PALÉOGÈNE NORD AFRICAİN

Ce chapitre correspond à l'étude des nouvelles faunes de chiroptères provenant de l'Éocène inférieur terminal – Éocène moyen basal des loci 1, 2 et 3 de Chambi et du niveau HGL50 (et HGL50') du Glib Zegdou (cf. Chap. I). Le rapprochement géographique et la subcontemporanéité de ces deux localités impliquent de considérer ces formes, qui devaient évoluer à la même période dans des conditions climatiques similaires, comme un unique assemblage faunique (cf. Chap. I et IV). Plus de 500 spécimens attribués à du chiroptère ont été récoltés après des attaques acides répétées sur le calcaire induré de Chambi et sur les grès du Glib Zegdou. Le matériel est essentiellement constitué de dents isolées et de quelques fragments de maxillaires et de dentaires. Cependant la fragilité de ce type de matériel ainsi que les conditions taphonomiques des sites concernés impliquent une grande quantité de spécimens inutilisables, trop altérés. Seuls les spécimens les mieux préservés et les plus révélateurs en informations sont inclus dans cette étude (289 spécimens). Dans un premier temps, une description détaillée du matériel totalement inédit est réalisée afin d'en déduire des attributions taxinomiques. Certains de ces spécimens sont ensuite inclus dans des analyses cladistiques aux problématiques ciblées afin de visualiser les intérêts phylogénétiques de ces nouvelles formes. Enfin, la diversité des tailles et des formes révélée par ces nouvelles faunes présente un intérêt particulier dans les implications paléoécologiques qui interviennent comme des facteurs déterminants dans la radiation des chiroptères.

A. Systématique

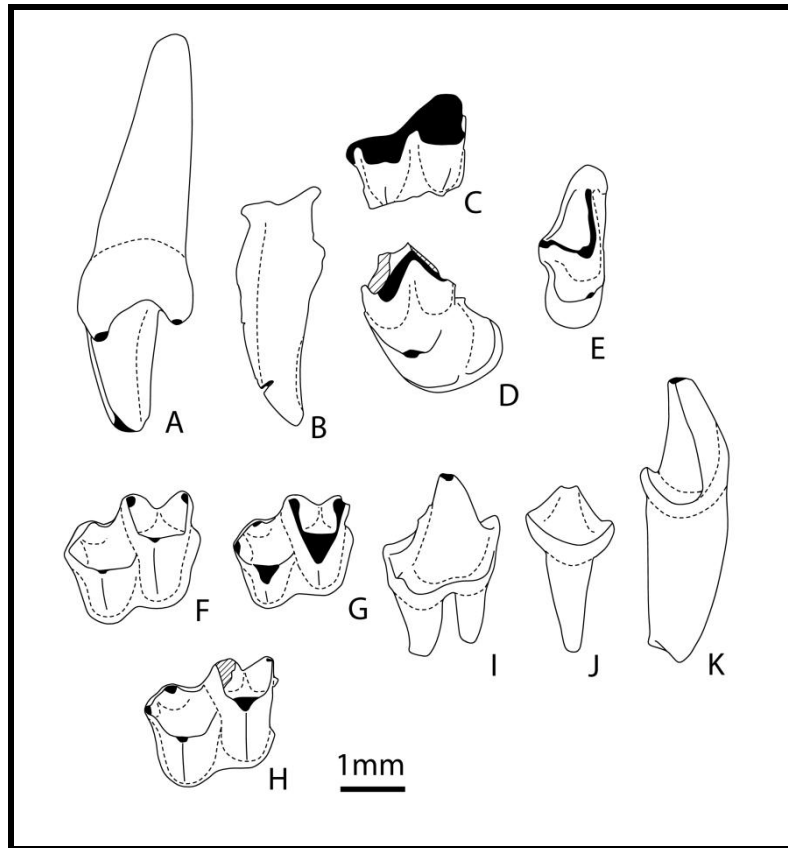


Figure V.1. *Necromantis? fragmentum* nov. sp. provenant des loci 1, 2 et 3 du Djebel Chambi dans la région de Kasserine, Tunisie. **A**, CBI-2-010, C1 droite en vue linguale ; **B**, CBI-1-243, tubercule de C1 gauche en vue buccale ; **C**, CBI-2-007, ectolophe de M1/2 gauche en vue occlusale ; **D**, CBI-2-008, partie linguale de M1/2 gauche en vue occlusale ; **E**, CBI-2-009, M3 droite en vue occlusale ; **F**, CBI-1-244, m1 droite en vue occlusale ; **G**, CBI-3-003, m1 droite en vue occlusale ; **H**, CBI-2-011, m2 droite en vue occlusale ; **I**, CBI-2-013, p4 droite en vue buccale ; **J**, CBI-2-017, p2 gauche en vue buccale ; **K**, CBI-2-016, c1 droite en vue buccale.

Ordre CHIROPTERA Blumenbach 1779

Sous-Ordre MICROCHIROPTERA Dobson 1875

Super-famille Rhinolophoidea

Famille Necromantidae Sigé, 2011

Necromantis? Weithofer, 1887

Necromantis? fragmentum nov. sp.

Fig. V.1 ; Planche I

Autres espèces du genre : *Necromantis adichaster* Weithofer 1887 ; 2 autres espèces ont été également décrites dans l'Éocène du Quercy (Maitre, 2008 [thèse non publiée]).

Holotype : en l'absence de molaire complète, l'holotype considéré ici est la canine supérieure isolée CBI-2-010 marquant l'originalité de l'espèce nouvellement créée (Fig. V.1A).

Matériel référencé : CBI-1-243 (tubercule de C1 gauche ; Fig. V.1B) ; CBI-2-007 (ectoploche de M1/2 gauche ; Fig. V.1C) ; CBI-2-008 (partie linguale d'une M1/2 gauche ; Fig. V.1D) ; CBI-2-009 (M3 droite ; Fig. V.1E) ; CBI-2-016 (c1 droite ; Fig. V.1K) ; CBI-2-013 (p4 droite ; Fig. V.1I) ; CBI-2-014 (p4 gauche) ; CBI-2-017 (Fig. V.1J), -018, -019, -020 et -022 (p2s gauches) ; CBI-2-021 et -023 (p2s droites), CBI-1-244 et CBI-3-003 (m1s droites Figs. V.1F et G) ; CBI-2-011 (m2 droite ; Fig. V.1H) ; CBI-2-012 (m1/2 droite).

Localité-type et âge : Chambi (CBI) loci 1, 2 et 3, Éocène inférieur terminal - Éocène moyen basal, Djebel Chambi, situé dans la région de Kasserine, Tunisie.

Étymologie : du latin « *fragmentum* » qui veut dire fragment ou débris, faisant référence au caractère fragmentaire du matériel attribué à ce taxon.

Diagnose : chiroptère avec une denture robuste, canine supérieure munie de deux tubercules secondaires puissants, une molaire supérieure avec un léger ectoflexus et un bord buccal très incliné mésiolingualement, une p4 présentant une ébauche de paraconide et un bassin du talonide plus développé.

Description : ce taxon est représenté par les plus grands spécimens provenant des loci 2 et 3 de Chambi, et la deuxième plus grande du locus 1 après l'espèce *Witwatia sigei* (Ravel et al., 2012 ; conf. Chap. IV).

Les canines supérieures CBI-2-010 et CBI-1-243 (Figs. V.1A et V.1B) sont attribuées à cette espèce compte tenu de leur taille importante et leur robustesse, compatibles avec les dents jugales associées. CBI-2-010 est très massive. La couronne est composée de trois tubercules : un principal en position mésiobuccale et deux secondaires assez forts situés aux bases mésio- et

distolinguale du tubercule principal. Le tubercule principal est muni de deux faces : une face buccale convexe s'opposant à une face linguale quasi plate. Mésialement à la face buccale, un large sillon est visible. Le cingulum épais fait la liaison entre les deux cuspidés secondaires lingualement. Il est plus fin et discontinu dans sa partie buccale. CBI-1-243 est une partie apicale du tubercule principal d'une canine (Fig. V.1B). Le tubercule est modérément recourbé vers la partie distale au niveau de l'apex. La face mésiobuccale est bombée, et porte un sillon s'étalant sur les trois quarts de la hauteur du tubercule comme sur CBI-2-010. La face linguale plate est délimitée par une crête mésiale et une crête distale tranchantes.

CBI-2-007 est un fragment de dent correspondant à un ectolophe (Fig. V.1C). Son bord buccal est très incliné mésiolingualement au niveau du métacône puis s'aplanit au niveau du paracône. Le parastyle forme un « crochet » très recourbé vers l'extrémité mésiale. Il se positionne plus lingualement que le mésostyle et le métastyle. Le mésostyle, en partie effacé par l'altération de l'émail, est peu développé et en retrait par rapport au bord buccal. Le métastyle, en partie cassé, continue buccalement la postmétacrête de façon rectiligne. L'ectolophe forme un « W » légèrement comprimé dans sa partie distale (« V » mésial plus ouvert que le « V » distal). Le paracône se positionne plus lingualement et apparaît plus comprimé buccolingualement par rapport au métacône. Les deux tubercules buccaux sont espacés par une longue et large protofosse qui s'étend jusqu'à la base du mésostyle. Le précingulum est modérément large et s'oppose au postcingulum qui est beaucoup plus étroit.

Le spécimen CBI-2-008 est une moitié linguale de M1/2, dont une partie de la région du mésostyle et les flancs linguaux du paracône et du métacône ont été conservés (Fig. V.1D). Comme il a été observé sur l'ectolophe CBI-2-007, le paracône semble plus lingual que le métacône. Les deux tubercules sont néanmoins plus rapprochés limitant l'extension longitudinale de la protofosse. Le mésostyle semble former un angle obtus en retrait du bord buccal. Le protocône est droit, haut et très pointu. La préprotocrête rectiligne remonte buccalement depuis le sommet du protocône pour rejoindre le mince précingulum. La postprotocrête s'oriente distobuccalement de façon symétrique à la préprotocrête. Elle se termine lingualement par rapport à la base du métacône laissant ainsi une ouverture distale à la protofosse. Le bassin du talon se projette distalement. Il s'étend vers la partie buccale jusqu'à la terminaison linguale du postcingulum. Le bassin du talon est ceinturé par un large cingulum lingual. Ce cingulum

effectue un renflement distolingual au protocône sans pour autant réaliser un tubercule bien individualisé.

La M3, CBI-2-009 (Fig. V.1E), est complète et bien préservée. Cette troisième molaire supérieure apparaît plus réduite en largeur et en longueur que les deux autres spécimens. Son développement est néanmoins à tendance transversale. Le bord buccal de la dent est très incliné distolingualement et est muni d'un fort cingulum buccal continu. Le parastyle est particulièrement bien développé et prend la forme d'un large crochet projeté buccomésialement. Le paracône est réduit et déplacé vers le bord mésial. L'ectolophe, dépourvu de métacône, se termine distalement par un fragment de la prémétacrête. Le mésostyle conservé est peu développé et légèrement en retrait par rapport au bord buccal. Le protocône est faible et déjeté mésialement. Il se positionne ainsi sur le même axe buccolingual que le paracône. La préprotocrête se connecte mésiobuccalement au précingulum tandis que la postprotocrête se courbe distobuccalement pour rejoindre le postcingulum. Ce dernier, assez court, débute buccalement à la base de l'extrémité distale de la prémétacrête. La bordure linguale de la M3 est arrondie et dépourvue de cingulum.

La c1 (CBI-2-016 ; Fig. V.1K) possède un unique tubercule droit décomposé en une face mésiobuccale convexe et une face distolinguale plane. Les deux faces sont délimitées par une crête mésiale et une crête distale qui s'étendent depuis l'apex du tubercule. Le cingulum visible sur tout le pourtour de la couronne forme un bourrelet distolingual qui délimite un bassin étroit situé à la base de la cuspidé.

CBI-2-017 à -024 sont des dents possédant des couronnes très simples, unicuspidées, et dont la morphologie rappelle celle de p2. Ces prémolaires ont une couronne ovale en vue occlusale. La cuspidé se décompose en deux faces (une face buccale convexe s'opposant à une face linguale sub-plate) délimitées mésialement et distalement par des crêtes sagittales. La crête mésiale est légèrement plus courte et tranchante que la crête distale. La couronne est cernée par un épais cingulide continu, courbé buccalement et rectiligne lingualement.

Les p4s identifiées (CBI-2-013 et -014 ; Fig. V.1I) sont biradiculées et possèdent une couronne allongée mésiodistalement (cependant moins longue que les m1-2s) et très étroite transversalement. La cuspidé principale (c.-à-d., protoconide) est haute et robuste. En position mésiale, le paraconide est légèrement plus lingual que le protoconide. Il s'élève au quart de la hauteur du protoconide. Les deux cuspidés (protoconide et paraconide) sont connectées par une crête ayant une orientation à prédominance mésiale depuis l'apex du protoconide. A l'opposé,

une large crête s'étend distolingualement depuis la pointe du protoconide. Elle effectue un renflement à mi-hauteur de la cuspside principale (comme un vestige de métaconide). La partie distale de la couronne est composée d'un talonide vestigial large et très projeté distalement. Le talonide se résume en un bassin traversé par une courte crête qui s'étend mésiodistalement depuis la base du protoconide jusqu'à l'extrémité distale de la couronne. Le bassin est circonscrit par un large cingulide qui s'étend jusqu'à la base mésiobuccale du protoconide.

Le trigonide des m1-2s est très massif et domine le talonide (Fig. V.1). Le paraconide est de taille quasi équivalente au métaconide. La projection mésiale du paraconide est plus prononcée sur m1 que sur m2, formant ainsi un trigonide plus ouvert sur cette dernière. Ceci marque l'unique différence significative entre les deux types de molaires. Le protoconide est la cuspside dominante des molaires inférieures en termes de hauteur et de volume. Le talonide est de largeur et longueur comparable au trigonide. L'hypoconide se situe sur le même axe mésiodistal que le protoconide. La forte différence de hauteur entre l'hypoconide et le protoconide est associée à une flexion très prononcée du bord buccal de la couronne. La cristide oblique, relativement courte, remonte depuis l'hypoconide jusqu'au niveau de la jonction entre la métacristide et la postprotocristide. L'entoconide, peu développé, se situe sur le même axe linguobuccal que l'hypoconide. L'hypoconulide, légèrement plus réduit que l'entoconide, occupe une position médiane et très distale par rapport à l'entoconide et à l'hypoconide. Il est relié à l'hypoconide et à l'entoconide par la postcristide. La position de l'hypoconulide et l'extension de la postcristide est caractéristique d'une structure nécromantodonte. La position de l'hypoconulide est légèrement plus linguale sur CBI-2-011 et -012, soulignant ainsi une certaine variabilité de la structure du talonide au sein de l'espèce. Sur CBI-2-011, la crête reliant l'hypoconulide et l'entoconide n'apparaît pas, rappelant ainsi un aspect plus nyctalodonte. Le cingulide est continu et épais sur toutes les bordures mésiale, buccale et distale de la couronne.

Comparaison et discussion : l'aspect robuste des dents de *Necromantis? fragmentum* ainsi que la présence d'une p4 non molariforme sont des caractéristiques compatibles avec la diagnose des Necromantidae proposée par Sigé (2011a). La famille regroupe les genres *Cryptobune* et *Necromantis* sur la base de caractères soulignant un aspect carnassier. *Cryptobune* est documenté par un seul spécimen de très grande taille (un dentaire préservant p4 et m1-3) provenant d'une localité inconnue du Quercy (Sigé, 2011a). L'étude de la morphologie dentaire de ce spécimen a

conduit Sigé (2011a) à créer la famille des *Necromantidae* incluant également le genre *Necromantis*. *Necromantis? fragmentum* de Chambi s'écarte de *Cryptobune* par sa taille beaucoup plus réduite, le trigonide moins compressé buccolingualement, des cuspides mieux individualisées et hautes, et le développement plus important du talonide des molaires inférieures et de p4.

Le genre *Necromantis* (espèce type *N. adichaster*) fut créé par Weithofer en 1887 sur la base d'un matériel très fragmentaire provenant de différentes poches karstiques datées du Paléogène du Quercy. Les spécimens représentatifs de ce taxon sont les plus grands parmi les faunes de chiroptères très diversifiées du Quercy. L'étude d'un nouveau matériel issu des anciennes et nouvelles collections ont permis d'identifier le genre *Necromantis* depuis l'Eocène moyen (Cuzal, MP13) jusqu'à l'Eocène supérieur (Rosière 5, MP 17b) regroupant plusieurs espèces (*N. adichaster*, *N. marandati* et *N. gezei* ; Weithofer, 1887 ; Maitre, 2008 [thèse non publiée] ; Hand et al., 2012). Malgré le caractère très fragmentaire du taxon du Djebel Chambi, il est possible d'identifier de nombreuses affinités avec le genre *Necromantis* européen :

- C1 massive et recourbée distalement ;
- un seul ectoflexus ;
- mesostyle peu développé et légèrement en retrait du bord buccal ;
- bord buccal nettement moins long que le bord lingual ;
- postprotocrête relativement courte ;
- protofosse ouverte distalement (semblable à *N. adichaster*, les deux autres espèces semblent avoir une protofosse complètement fermée) ;
- extension du bassin du talon de la molaire supérieure ;
- cingulum lingual arrondi et non cuspidé ;
- M3 transverse ;
- ectolophe de M3 dépourvu de métacône et de métacrête ;
- protocône réduit de M3 et projeté mésialement (positionné sur le même axe buccolingual que le métacône) ;
- p4 allongée et étroite ;
- trigonide massif et plus haut que le talonide, mais de longueur et de largeur équivalentes à celles du talonide ;

- paraconide et métaconide de taille similaire ;
- entoconide nettement inférieur au métaconide ;
- hypoconide moins volumineux que le protoconide et légèrement plus buccal ;
- molaires inférieures nécromantodontes.

Cependant les fossiles tunisiens présentent également des différences marquées en comparaison des formes européennes :

- C1 muni de deux fortes cuspides secondaires ;
- bord buccal incliné mésiolingualement (cependant assez semblable au spécimen PRRR-66 du Quercy ; figuré Planche 25e, Maitre, 2008 [thèse non publiée] et Fig. 6.10D, Hand et al., 2012) ;
- ectoflexus nettement moins prononcé ;
- cingulum lingual s'étendant plus mésialement à la base du protocône ;
- M3 relativement plus longue ;
- présence d'un paraconide sur p4 ;
- bassin du talonide de p4 plus développé ;
- talonide légèrement plus étendu.

L'absence de rangées dentaires complètes ne permet pas d'aller plus en avant dans la comparaison. Les nombreuses similitudes observées entre les spécimens fossiles de Tunisie et *Necromantis* suggèrent néanmoins une étroite affiliation entre ces taxons et potentiellement leur appartenance au même genre. Les divergences morphologiques moins nombreuses soulignent toutefois l'originalité du taxon tunisien notamment au niveau de la C1 qui porte deux cônes secondaires. Le talonide légèrement plus développé et la présence d'un métaconide sur la p4 confèrent à *N. ? fragmentum* un aspect archaïque. Maitre (2008 [thèse non publiée]) a identifié deux lignées parmi cet ensemble générique. Ainsi la spéciation de *N. adichaster* à partir de *N. marandati* se traduit par un raccourcissement de la postprotocrête et une ouverture distale de la protofosse. Cette hypothèse est remise en question par le spécimen CBI-2-008, qui malgré son ancienneté vis-à-vis des deux taxons susnommés présente également une protofosse ouverte distalement.

Le genre *Necromantis* fut tout d'abord rapproché des Phyllostomidae et plus précisément des Phyllostominae (par ex. : *Trachops fuliginosus*, *Chrotopterus auritus*) par Weithofer (1887) sur les bases de la présence d'une p3 résiduelle déjetée vers le bord lingual, d'une réduction du talonide des m2s et m3s, et de la réduction du nombre d'incisives inférieures (au nombre de deux sur chaque mandibule). Cependant comme le souligne Winge (1893) et Leche (1911), ces caractères sont également partagés avec d'autres familles actuelles (par ex. : Hipposideridae, Rhinolophidae, Megadermatidae). *Necromantis? fragmentum* diffère des Phyllostominae en ayant :

- une canine inférieure tri-tuberculé ;
- un ectoflexus simple et peu prononcé ;
- une forte inclinaison du bord buccal de la molaire supérieure ;
- un mésostyle en retrait du bord buccal ;
- une p4 allongée pourvu d'un métaconide ;
- un cingulum lingual plus étendu mésialement ;
- une courte postprotocrête ne se connectant à aucune autre structure.

Ces différences très marquées s'ajoutant à celle que l'on trouve entre les autres espèces mieux documentées de *Necromantis* et les Phyllostomidae, écartent toute affiliation possible entre le fossile tunisien et le groupe sud-américain actuel.

Sur la base d'une argumentation plus poussée et d'un matériel plus fourni, Revilliod (1920) a montré les similitudes entre *Necromantis* et les Megadermatidae, et plus particulièrement l'espèce *Macroderma gigas*. *Necromantis? fragmentum*, comme les autres espèces du même genre, partage avec les Megadermatidae : un mésostyle en retrait du bord buccal, la protofosse étroite mais ouverte distalement, un talon très projeté distalement constitué d'un large bassin, une M3 réduite et étirée transversalement, une p4 allongée, un trigonide puissant et une forte réduction de l'entoconide. En plus de ces similitudes observées, la canine CBI-2-010 attribuée à *N.? fragmentum* a la particularité de posséder deux tubercules secondaires. Cette configuration est partagée avec les Megadermatidae qui possèdent également deux tubercules secondaires (un très fort en position distale du tubercule principal et le second en position mésiolinguale, formé par le cingulum). L'attribution au genre *Necromantis* de la canine

supérieure de Chambi, si elle venait à être confirmée, indiquerait que *Necromantis* et les Megadermatidae partagent un ancêtre commun. Toutefois, *Necromantis* ne possèdent pas les caractéristiques dentaires qui définissent le groupe des Megadermatidae, qui sont :

- ectolophe ayant une forte action tranchante : le paracône et le métacône sont peu développés et sont très rapprochés l'un de l'autre ;
- postmétacrête deux fois plus longue que la préparacrête et projetée distolingualement (lui procurant un fort effet de cisaillement) ;
- protocône très réduit ;
- postcingulum absent ;
- P4 dépourvu de cuspidés secondaires ;
- talonide des molaires inférieures réduit par rapport au trigonide ;
- trigonide de M1 très ouvert avec un paraconide très déjeté mésialement.

De plus l'espèce provenant de Chambi s'écartent des Megadermatidae par :

- le tubercule mésiolingual de C1 plus développé ;
- le tubercule distolingual de C1 déplacé lingualement (il est dans l'axe du tubercule principal sur les canines de Megadermatidae) ;
- le bord buccal fortement incliné mésiolingualement ;
- le mésostyle moins développé.

Les différences énoncées ci-dessus s'ajoutent à celles relevé sur les crânes par Hand et al. (2012) entre les Mégadermatidae et *Necromantis adichaster*. L'accumulation de ces divergences ne permet pas d'inclure le genre *Necromantis* dans la famille des Megadermatidae, et rend le statut familial des Necromantidae plus valable.

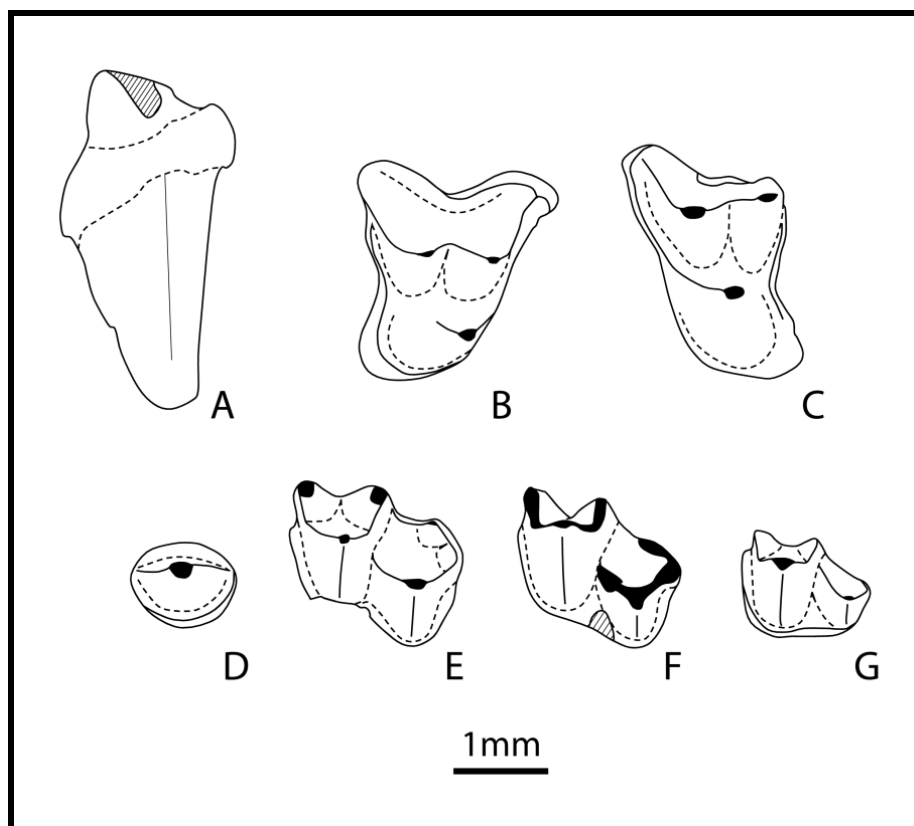


Figure V.2. *Palaeophyllophora? tunisiensis* provenant des loci 1,2 et 3 du Djebel Chambi dans la région de Kasserine, Tunisie : **A**, CBI-2-025, C1 droite en vue occlusale ; **B**, CBI-1-245, M2 droite en vue occlusale ; **C**, CBI-2-024, M1/2 gauche en vue occlusale ; **D**, CBI-2-027, p2 gauche en vue occlusale ; **E**, CBI-2-029, m1/2 gauche en vue occlusale ; **F**, CBI-2-030, m1/2 gauche en vue occlusale ; **G**, CBI-2-033, m3 gauche en vue occlusale.

Famille Hipposideridae Miller 1907

Genre *Palaeophyllophora?* Revilliod 1922

Palaeophyllophora? tunisiensis nov. sp.

Fig. V.2 ; Planche II

Autres espèces du genre : *Palaeophyllophora quercyi* Revilliod, 1917 ; *P. olina* Delfortrie, 1873 ; 3 autres espèces ont été également décrites dans l'Éocène du Quercy (Maitre, 2008 [thèse non publiée]).

Holotype : spécimen CBI-1-245, M1 droite, Fig. V.2B.

Matériel référencé : CBI-2-025 (C1 droite ; Fig. V.2A) ; CBI-1-246 (M2 droite) ; CBI-2-024 (M2 gauche ; Fig. V.2C) ; CBI-2-038 (c1 droite) ; CBI-2-028 (p2 droite) ; CBI-2-027 (p2 gauche ;

Fig. V.2D) ; CBI-2-026 (p4 droite) ; CBI-2-035 (m1/2 droite) ; CBI-2-029 (Fig. V.2E), -030 (Fig. V.2F), -031, -032 et -034 (m1/2s gauches) ; CBI-2-036 (trigonide de m1/2 droite) ; CBI-2-037 (talonide de m1/2 droite) ; CBI-2-033 (m3 gauche ; Fig. V.2G).

Localité-type et âge : Chambi (CBI) loci 1 et 2, Éocène inférieur terminal - Éocène moyen basal, Djebel Chambi, situé dans la région de Kasserine, Tunisie.

Étymologie : le nom de l'espèce fait référence à la Tunisie.

Diagnose : espèce caractérisée par l'absence de mésostyle et de postprotocrête sur M1-2. Le protocône de ces mêmes dents est très volumineux. Le cingulum linguodistal rejoint le postcingulum. Le talonide des m1-2 est bien développé, aussi long et large que le trigonide. Cuspides du talonide très espacées cernant un long, large et profond bassin.

Description : CBI-2-025 est une canine supérieure massive, dont le cône principal est puissant (Fig. V.2A). La face linguale est plate, alors que la face buccale est convexe. Cette dernière est traversée par un sillon de direction mésiobuccale. Le cingulum est développé sur toute la circonférence du cône, et forme deux épais bourrelets (mésio- et distolingual) à la base de la couronne. La partie buccale du cingulum est peu visible (en partie altérée par l'érosion).

Les molaires supérieures CBI-1-246 et CBI-2-024 sont altérées et présentent des structures fortement émoussées. La description des molaires supérieures se focalisera donc sur l'unique spécimen CBI-1-245, en meilleur état de préservation (Fig. V.2B). Les molaires supérieures sont sub-triangulaires en vue occlusale. Le bord buccal est beaucoup plus long que la partie linguale donnant cet aspect d'amincissement lingual. Le développement transversal est plus marqué chez CBI-2-024 et CBI-1-246. Le parastyle de ces deux dents est également moins projeté mésialement mais plus étiré buccalement que chez CBI-1-245. Ces différences semblent être les seuls critères marquants permettant de distinguer une M1 (CBI-1-245) d'une M2 (CBI-2-024 et CBI-1-246). L'ectolophe est très ouvert du fait des crêtes latérales (c.-à-d., préparacrête et postmétacrête) très divergentes. Le mésostyle est absent, une condition singulière qui diffère du patron dilambdodonte courant chez les chiroptères. Le cingulum buccal est assez épais. Il forme une muraille continue qui délimite buccalement une surface d'usure surplombant le paracône et le

métacône. Le bord buccal est creusé par un unique ectoflexus très profond. La postparacrête et la prémétacrête sont très courtes et se rejoignent en profondeur pour former une échancrure entre le paracône et le métacône. La postmétacrête est très haute et tranchante. Elle se projette distobuccalement vers le métastyle. La préparacrête est plus courte et plus axée buccolingualement. Elle fait la jonction entre le métacône et le parastyle. Ce dernier est faiblement incurvé en direction de la partie mésiolinguale. Le métacône et le paracône sont très éloignés lingualement de la bordure buccale. Ces deux cônes sont de taille équivalente. Le paracône est légèrement plus lingual que le métacône. Cette différence est légèrement plus marquée sur CBI-2-024 et CBI-1-246. Le protocône est la structure dominante de la partie linguale de la couronne. Il est conique, très volumineux et pointu. Il se positionne légèrement plus distalement que le paracône. La préprotocrête remonte mésiobuccalement et rejoint un large précingulum. La postprotocrête est en revanche très courte, et ne rejoint aucune autre structure, laissant ainsi une ouverture distale à la protofosse. Les flancs du paracône et du métacône sont jointifs et ne permettent pas dès lors une extension buccale de la protofosse. Le cingulum lingual encercle la base du protocône depuis son flanc mésial jusqu'au postcingulum. Le cingulum lingual s'épaissit considérablement dans la région distolinguale pour former sur le talon un bourrelet de forme arrondi.

CBI-2-038 correspond à la base d'une couronne d'une canine inférieure très massive. La robustesse de cette dent semble correspondre avec la canine supérieure décrite ci-dessus (CBI-2-025). La cuspside a été sectionnée. Il est possible malgré tout d'identifier les deux faces du tubercule : une face linguale concave, connectée à un large bassin distolingual, et une face convexe buccale. Les deux faces sont délimitées par une crête distolinguale très fine et une crête distobuccale plus émoussée. Le cingulide est continu mais devient à peine visible dans sa partie la plus buccale.

CBI-2-026 représente une p4 droite. Malheureusement, l'émail de la prémolaire a été fortement altéré, ce qui ne permet pas de faire une description précise du spécimen. La couronne est prémolariforme et possède un contour rectangulaire qui s'amincit vers la partie mésiale (en vue occlusale). Seul le protoconide, dominant et puissant, est présent mais fortement érodé. Le talonide est dominé par un bassin dont l'extension est modérée.

De par la simplicité de la couronne, les spécimens CBI-2-027 (Fig. V.2D) et CBI-2-028 peuvent être attribués ici à des p2s. Leur couronne, de contour ovale en vue occlusale, est munie

d'une forte cuspid positionnée mésialement. Deux crêtes sagittales (une mésiale et une distale) s'étendent depuis le sommet de cette cuspid et divisent la dent en deux parties (buccale et linguale) quasi symétriques. Un épais cingulide encercle de manière continue la base de la cuspid.

Parmi les molaires inférieures, il n'a pas été possible de distinguer de manière précise les m1s des m2s, soit parce que l'un des deux morphotypes est absent, soit parce que la différence morphologique entre les deux types de dents est ténue. En vue occlusale, le trigonide de ces dents prend la forme d'un triangle quasi équilatéral. Le paraconide, incliné mésialement, est légèrement plus réduit que le métaconide et le protoconide. Le protoconide reste la cuspid la plus volumineuse de la dent. Le talonide est aussi long et aussi large que le trigonide. Cependant le talonide reste significativement moins élevé que le trigonide. L'espacement des cuspid du talonide se traduit par un vaste bassin, qui plus est très profond. L'hypoconide, pincé distomésialement, se situe plus mésialement par rapport à l'entoconide. La longue cristide oblique s'étend depuis l'apex de l'hypoconide jusqu'à la base de la muraille distale du trigonide. L'entoconide, très distal, est petit et peu pointu par rapport à l'hypoconide. L'hypoconulide, légèrement plus réduit que l'entoconide, occupe une position médiane et très distale par rapport à l'entoconide et à l'hypoconide. Il est relié à l'hypoconide et à l'entoconide par la postcristide. Une telle position de l'hypoconulide associée à l'extension de la postcristide, caractérisent une structure nécromantodonte (bien visible sur CBI-2-029). Les autres molaires présentent un hypoconulide légèrement plus buccal et n'ont pas de crête reliant l'hypoconulide à l'entoconide (CB2-031 et CB2-032). Par ces traits, le talonide de ces dents serait plus d'aspect nyctalodonte. Le cingulide est continu et épais sur toutes les bordures mésiale, buccale et distale de la couronne. La m3 est plus réduite que les m1s et m2s. Le trigonide de m3 diffère du trigonide des m1-2s en ayant une taille plus petite et une forte réduction du paracône et du métacône. Le talonide est également fortement réduit, allongé mais très étroit. Les cuspid associées au talonide ne sont pas identifiables à l'exception de l'hypoconide, lequel est très réduit et déplacé lingualement. Le cingulide de m3 est continu mais il s'amincit fortement au niveau de l'hypoconide.

Comparaison et discussion : L'absence du patron dilambdodonte pour les molaires supérieures est peu fréquente chez les chiroptères. Ces dents peuvent en fait prêter à confusion dans toute

étude de taxinomie. Néanmoins, la simplicité structurale de ces molaires, lesquelles sont dépourvues de conule, la projection distolinguale du talon, une divergence des préparacrête et postmétacrête, un développement du cingulum (fort et arrondi), permet d'attribuer ce matériel à un chiroptère. De plus, sur les molaires inférieures associées, la présence d'un épais cingulide continu et le développement et la position de l'hypoconulide renforce la signature chiroptérienne de ce taxon de Chambi. Plusieurs formes actuelles se caractérisent par une perte totale ou partielle du complexe en « W » de l'ectolophe :

- chez les Phyllostomidae, la plupart des formes ont totalement perdu la dilambdodontie, au profit d'une morphologie plus adaptée au régime frugivore, nectarivore ou hématophage. La forte modification du schéma insectivore chez ces Phyllostomidae ne permet pas d'identifier des similarités avec les fossiles tunisiens.
- au sein des Vespertilionidae, le genre *Scotophilus* présente une forte modification de l'ectolophe avec un mésostyle fortement diminué et nettement en retrait du bord buccal (parfois effacé par l'usure dentaire), un unique ectoflexus, une postparacrête et une prémétacrête très courtes, ainsi qu'une protofosse absente entre le paracône et le métacône. Malgré un agencement similaire de l'ectolophe, les fossiles tunisiens s'écartent du genre *Scotophilus* par la projection distolinguale du talon plus prononcée, l'ectolophe nettement plus ouvert, la protofosse ouverte distalement, le talonide plus développé longitudinalement et présentant une structure nécromantodonte.

Les molaires supérieures de *Palaeophyllophora? tunisiensis* sp. nov. présentent un talon bien développé qui se projette distolingualement, un ectolophe ouvert et une protofosse réduite. Ces caractéristiques sont communes au sein du grand ensemble Rhinolophoidea. Parmi les rhinolophoïdes fossiles, *Palaeophyllophora* se définit par un ensemble de caractère dentaire dont certains se retrouvent sur les spécimens tunisiens. Le genre *Paleophyllophora* est attesté dans de nombreuses localités du Quercy depuis le milieu de l'Eocène moyen (MP13, St Maximin) jusqu'à l'Oligocène inférieur (MP23, La Gardiole 3 ; Reviliod, 1917 ; Sigé, 1978 ; Maitre, 2008 [thèse non publiée]). Il représente un genre archaïque au sein des Hipposideridae qui se traduit notamment par la présence d'une p3 vestigiale (semblable aux Rhinolophidae). Les fossiles de Tunisie se rapprochent de cet ensemble Européen par :

- l'aspect robuste de la dentition ;
- la présence d'un sillon mésiobuccal sur C1 ;
- un unique ectoflexus central ;
- les postparacrête et prémétacrête très courtes ;
- une forte réduction et un retrait lingual du mésostyle ;
- un paracône plus lingual que le métacône ;
- l'absence d'extension buccale de la protofosse ;
- le talonide des m1-2s légèrement plus court que le trigonide ;
- des molaires inférieures nécromantodontes ou tout du moins présentant un hypoconulide buccalement déplacé par rapport à l'entoconide ;
- la réduction du talonide de la m3.

Ces similitudes correspondent pour la plupart aux caractères diagnostiques du genre *Palaeophyllophora* Revilliod 1922. Les spécimens étudiés ici présentent cependant de fortes divergences également avec les espèces de *Palaeophyllophora* européennes :

- le bassin lingual de C1 est absent ;
- le cingulum buccal de C1 est peu prononcé ;
- le mésostyle est absent sur M1-2 (absence du patron dilambdodonte typique) ;
- le cingulum lingual est très épais, formant un bourrelet projeté distolingualement (surtout sur M1) ;
- présence d'une connexion entre le postcingulum et le cingulum lingual (structure continue) ;
- une très courte extension de la postprotocrête, laissant une ouverture distale à la protofosse ;
- le protocône est moins massif mais relativement plus élevé ;
- les molaires inférieures sont légèrement plus allongées ;
- l'hypoconide occupe une position plus buccale.

La pauvreté du matériel ainsi que les divergences énoncées ci-dessus ne permettent pas d'assigner de façon formelle ces nouveaux fossiles des localités du Chambi au genre *Palaeophyllophora*. Toutefois, les caractères diagnostiques des *Palaeophyllophora* observables sur les spécimens du Chambi dénotent une probable affiliation avec le genre européen. Certains caractères comme la morphologie du cingulum lingual, la projection du talon, le talonide plus développé et la proportion du protocône se rapprochent plus des formes primitives tel qu'*Icaronycteris* et *Archaeonycteris*. Ces similitudes sont peut être la conséquence de l'ancienneté de *P. ? tunisiensis* qui aurait soit conservé certains traits plésiomorphiques des chiroptères, soit développé des convergences précoces avec les formes primitives.

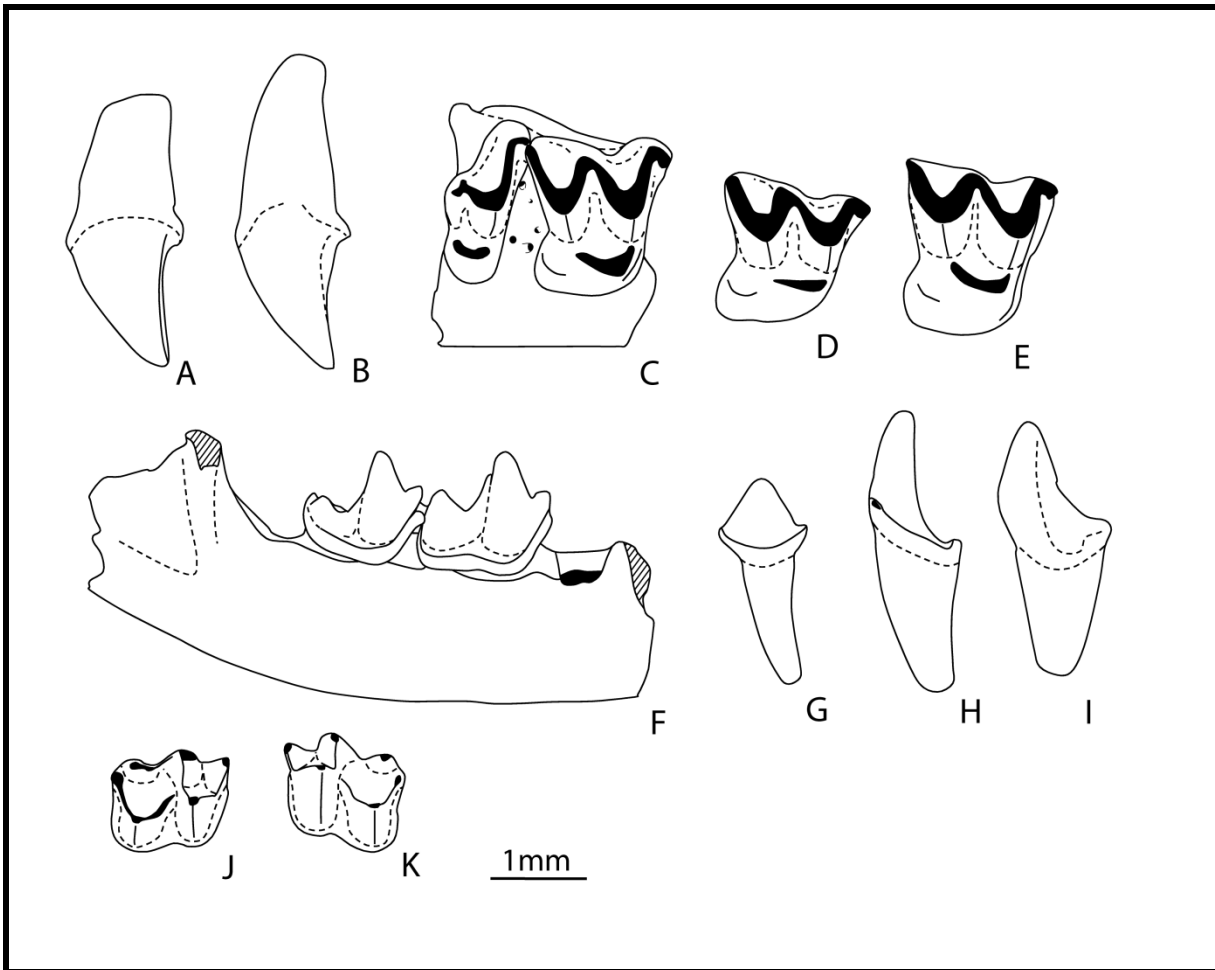


Figure V.3. *Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum* nov. sp. provenant des localités 1, 2 et 3 du Djebel Chambi dans la région de Kasserine, Tunisie : **A**, CBI-2-045, C1 droite en vue linguale ; **B**, CBI-2-046, C1 gauche en vue buccale ; **C**, CBI-1-247, fragment de maxillaire avec M2 et M3 en vue occlusale ; **D**, CBI-1-248, M1 droite en vue occlusale ; **E**, CBI-2-043, M2 droite en vue occlusale ; **F**, CBI-2-053, fragment de dentaire droite avec m2 et m3 en vue buccale ; **G**, CBI-2-054, p2 droite en vue buccale ; **H**, CBI-2-057, c1 droite en vue linguale ; **I**, CBI-2-056, c1 gauche en vue buccale ; **J**, CBI-2-050, m1/2 droite en vue occlusale ; **K**, CBI-1-250, m1/2 gauche en vue occlusale.

Genre *Hipposideros* Revilliod 1922

Sous-genre *Pseudorhinolophus* Schlosser 1887

Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum nov. sp.

Fig. V.3 ; Planches III & IV

Autres espèces du genre : *Hipposideros (Pseudorhinolophus) morlotti* Pictet 1855 ; *H. (Ps.) dubius* Weithofer 1887 ; *H. (Ps.) weithoferi* Revilliod 1917 ; *H. (Ps.) schlosseri* Revilliod 1917 ; *H. (Ps.) egerkingensis* Revilliod 1922 ; *H. (Ps.) bouziguensis* Sigé 1968 ; *H. (Ps.) zbrjdi* Sigé 1990 ; 3 autres espèces ont été également décrites dans l'Éocène du Quercy (Maitre, 2008 [thèse non publiée]).

Holotype : spécimen CBI-1-247, fragment de maxillaire droit avec M2 et M3 ; Fig. V.3C.

Matériel référencé : CBI-2-045 (Fig. V.3A) et -048 (C1s droites) ; CBI-2-046 (Fig. V.3B) et -049 (C1s gauches) ; CBI-1-248 (M1 droite ; Fig. V.3D) ; CBI-2-039, -043 (Fig. V.3E) et -044 (M2s droites) ; CBI-2-041 et -042 (M3s droites) ; CBI-2-040 (M3 gauche) ; CBI-2-053 (fragment de dentaire droite avec m2 et m3 ; Fig. V.3F) ; CBI-2-057 (Fig. V.3H) et -058 (c1s droites) ; CBI-2-056 (c1 gauche ; Fig. V.3I) ; CBI-2-054 (Fig. V.3G) et -055 (p2s droites) ; CBI-2-220 et CBI-3-004 (p2 gauche) ; CBI-2-050 (Fig. V.3J) et -051 (m1/2s droites) ; CBI-1-249, -250 (Fig. V.3K), et CBI-2-052 (m1/2s gauches).

Localité-type et âge : Chambi (CBI) loci 1, 2 et 3, Éocène inférieur terminal - Éocène moyen basal, Djebel Chambi, situé dans la région de Kasserine, Tunisie.

Étymologie : le nom de l'espèce fait référence au continent africain et souligne l'originalité géographique de l'espèce qui appartient à un genre qui était documenté exclusivement en Europe.

Diagnose : diffère des autres espèces d'*Hipposideros (Pseudorhinolophus)* par le faible développement et l'inclinaison distale du mésostyle, l'inclinaison mésiolinguale du bord buccal de M1, le cingulum lingual très épais et peu étendu, le développement à prédominance transversal de M3, et l'important développement longitudinal du talonide.

Description : Les canines supérieures ont une morphologie simple (Fig. V.3). L'unique tubercule est peu élevé, robuste, et montre un apex incliné distalement. La face buccale du cône principal est bombée et s'oppose à une face linguale plane. Le cingulum est bien individualisé lingualement mais est absent sur la face buccale. Il forme à la base distale de la couronne un petit

méplat (CBI-2-045 et -046), ou forme un ressaut cuspidé relié par la crête distale du tubercule (CBI-2-047 et -049). La canine CBI-2-048 présente un cône moins incliné et une taille plus importante. Cette différence pourrait être liée soit à une variation intraspécifique, soit à la présence d'une autre espèce proche. Le manque de données ne permet pas de pencher pour l'une ou l'autre des hypothèses.

La première et la seconde molaire supérieure présentent de nettes différences morphologiques. La M1 est très comprimée buccolingualement, ce qui lui confère un contour occlusal plutôt quadrangulaire (Fig. IV.3D). Son bord buccal est incliné mésiolingualement et effectue un léger ectoflexus au dessus du paracône. Le parastyle est courbé vers l'avant, et apparaît dès lors en position plus linguale que le métastyle, ce dernier étant plutôt rectiligne. Le « V » antérieur de l'ectolophe, formé par la pré- et post- paracrêtes, est plus ouvert que le « V » postérieur (formé par les pré- et post- métacrêtes). Le mésostyle est peu développé et s'incline distalement sans se projeter au-delà du bord buccal. Le paracône est moins volumineux et plus lingual que le métacône. Le protocône est très effilé (comprimé buccolingualement) par rapport aux deux tubercules buccaux. Il est légèrement plus distal que le paracône. La préprotocrête s'étend buccalement jusqu'à la base du paracône, délimitant ainsi la paroi mésiale de la couronne. Le précingulum, très court, s'initie buccalement depuis la base du parastyle et s'étend distalement jusqu'à l'aplomb du paracône. La postprotocrête est environ deux fois plus longue que la préprotocrête. La postprotocrête s'étend vers la partie distale de manière quasi horizontale en vue occlusale. Elle s'arrête à la base linguale du métacône, laissant ainsi la protofosse ouverte distalement. Un cingulum lingual apparaît dans la région distolinguale de la couronne et prend la forme d'un épais lobe constituant le talon de la molaire.

Comparées à M1, les M2s sont plus développées transversalement, avec un contour occlusal plus rectangulaire (Fig. IV.3). Le bord buccal est presque horizontal selon le plan occlusal, avec un léger ectoflexus au dessus du paracône (plus prononcé sur le spécimen CBI-2-039). L'ectolophe de M2 est plus symétrique et plus large que celui de M1. Le parastyle est plus déjeté buccalement, se plaçant ainsi sur le même axe mésiodistal que le métastyle. Le mésostyle est réduit et légèrement en retrait du bord buccal. Le protocône est très comprimé buccolingualement et moins allongé mésiodistalement que sur M1. Une partie du cingulum lingual est visible à la base du flanc mésial du protocône. Le lobe distolingual de M2 est moins

projeté vers l'arrière que sur M1. Un postcingulum vestigial s'étend depuis la base du métastyle jusqu'au point d'inflexion du lobe distolingual.

Les M3s ont une largeur équivalente aux M2s (Fig. V.3C). Ce type de molaire est toutefois très réduit dans sa longueur. Le bord buccal est très incliné distolingualement et effectue un fléchissement succinct au niveau du métacône. Le métacône est très peu développé et constitue un petit renflement distal. La prémétacrête est très courte tandis que la postmétacrête est absente. La partie linguale est dominée par le protocône dont le volume est inférieur à celui du paracône. Les protocrêtes sont très courtes et n'effectue aucune jonction avec une autre structure. Le bord lingual arrondi est dépourvu de cingulum.

Deux molaires supérieures présentent une variation très forte. CBI-2-043 (Fig. V.3E) et CBI-2-044 possèdent un très large précingulum s'étendant sur toute la largeur mésiale de la couronne depuis le parastyle. Cette structure est peu développée chez les autres spécimens. Cependant cette variation pourrait être dû à une variation intraspécifique, mais ne peut, à elle seule, justifier la présence d'une autre espèce.

Les canines inférieures se composent d'un unique tubercule très légèrement recourbé (Fig. V.3). Le cingulum est bien marqué sur la face linguale tout en étant incliné distalement. Il forme un léger relief à la base mésiale de la cuspide et cerne un long bassin qui s'étend à la base distale du tubercule. Le cingulum est absent au niveau du bord buccal.

La deuxième prémolaire possède une couronne à contour ovale (Fig. V.3G). Elle se caractérise par le développement d'un seul conide, lequel constitue la majeure partie de la dent. Ce dernier est peu élevé, à base très large, et possède deux crêtes sagittales séparant la face buccale de la face linguale. La face buccale est légèrement plus bombée que la face linguale. Le cingulum, épais et continu, s'incurve buccalement. Un petit relief apparaît à la bordure distolinguale de la couronne formé en partie par un ressaut du cingulum.

Le trigonide et le talonide des molaires inférieures sont de longueur équivalente (Fig. V.3). Le trigonide est plutôt comprimé mésiodistalement : la distance entre le paraconide et le métaconide est moins importante que celle entre le protoconide et le paraconide ou le métaconide. Le paraconide est la cuspide du trigonide la plus réduite, il est également proclive. Le protoconide est droit, son flanc buccal est pincé mésiodistalement. Le talonide est plus large que le trigonide mais moins élevé en hauteur. L'hypoconide est le tubercule dominant du talonide. Il se situe plus buccalement que le protoconide. L'entoconide, de hauteur modérée par

rapport aux autres tubercules du talonide, est légèrement plus distal que l'hypoconide. L'entocristide forme une encoche linguale entre l'entoconide et le métaconide. L'hypoconulide est proche distobuccalement de l'entoconide. Un petit hypoconulide, plus réduit que l'entoconide, est directement connecté à l'hypoconide par la postcristide dessinant ainsi une structure nettement nyctalodonte. La crête oblique commence depuis la base distale du trigonide entre le protoconide et le métaconide et rejoint la pointe de l'hypoconide. Le cingulide, modérément marqué, est continu sur tous les bords mésial, buccal et distal de la dent.

Les m3s sont plus petites que les m1s et m2s. Le trigonide de m3 n'est pas très modifié et se différencie par une taille plus petite et un resserrement mésiodistal du métaconide et du paraconide. La réduction de M3 est surtout réalisée au niveau du talonide. Cependant les trois cuspidés du talonide sont bien visibles et de tailles similaires. L'hypoconulide est très projeté distalement à l'inverse de l'entoconide, qui ce dernier forme un petit bourrelet près de la base distale du métaconide. Le cingulide est également continu mais rétréci fortement au niveau du bord mésial et se termine buccalement à l'hypoconide.

Comparaison et discussion : ces fossiles de Chambi possèdent un ensemble de caractères qui se rencontre plus généralement chez les Hipposideridae, et plus précisément du genre *Hipposideros*. Il s'agit notamment de :

- l'aspect comprimé buccolingualement des molaires supérieures ;
- la morphologie de l'ectolophe ;
- l'exiguïté de la protofosse ;
- la proportion du protocône ;
- l'extension du talon (lobe) ;
- des canines supérieures courbées et dépourvues de cingulum buccal ;
- la présence d'un entoconide faible ;
- la réduction latérale de la M3 (plus courant chez les Hipposideridae que chez les Rhinolophidae) ;
- la réduction du talonide de la m3 (également plus courant chez les Hipposideridae que chez les Rhinolophidae) ;
- l'extension de la postprotocrête.

Le genre *Hipposideros* est abondamment documenté dans les poches karstiques du Quercy depuis l'Eocène moyen terminal (Saint Lizier, MP16 ; une espèce reste non identifiée au niveau MP13 à Chamblon), jusqu'au début de l'Oligocène supérieur (Garouillas, MP25) et au Néogène (Sigé, 1978, 1990 ; Sigé et Legendre, 1983 ; Maitre, 2008 [thèse non publié]). Ces fossiles ont été regroupés dans un sous-ensemble *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*), parfois utilisé comme genre à part entière (Hand, 1998a&b) et dont la nomination rappelle les affinités morphologiques avec le genre *Rhinolophus*. *Pseudorhinolophus africanum* nov. sp. de Chambi partage avec les formes européennes :

- l'absence de cingulum buccal sur les canines ;
- des faces lisses au tubercule des canines supérieures ;
- le développement des crêtes internes de l'ectolophe ;
- un paracône et un métacône de taille équivalente ;
- la projection distale du talon de M1 plus importante par rapport à celle sur M2 ;
- la réduction de M3, avec la présence d'une arête distale au mésostyle ;
- la présence d'un relief distolingual sur p2 (rudiment de paraconide) ;
- la réduction du talonide de m3.

L'ensemble de ces traits contribuent à caractériser la morphologie dentaire des *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*), confirmant ainsi l'appartenance du taxon tunisien à ce sous-groupe. *H. (Ps.) africanum* possède également certaines divergences morphologiques avec les formes européennes, soulignant son identité spécifique :

- mésostyle moins projeté buccalement et incliné distalement ;
- forte inclinaison mésiolinguale du bord buccal de M1 ;
- M3 relativement plus développée transversalement ;
- épaisseur du cingulum lingual plus importante avec une extension mésiale plus réduite ;
- extension du précingulum le long de la bordure mésiale de la couronne (variable parmi le matériel référencé à *H. (Ps.) africanum*) ;
- tubercules des molaires inférieures mieux individualisés.

Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum témoigne de la présence de l'ensemble *Pseudorhinolophus* dès la fin de l'Éocène inférieur en Afrique. Les espèces européennes du groupe ne sont documentées qu'à partir de la fin de l'Éocène moyen. Cette espèce représente donc l'occurrence la plus précoce. Il est possible que le taxon tunisien, de part son ancienneté et son originalité vis-à-vis des autres espèces du même genre et sous-genre, reflète une évolution de la morphologie dont les tendances seraient au sein de cet ensemble : un développement du mésostyle, redressement du bord buccal de M1, affinement et extension du cingulum lingual, réduction de M3, renforcement des cuspides des molaires inférieures, raccourcissement du talonide. Cependant le matériel reste insuffisant pour préciser les modalités macroévolutives des formes *Hipposideros*.

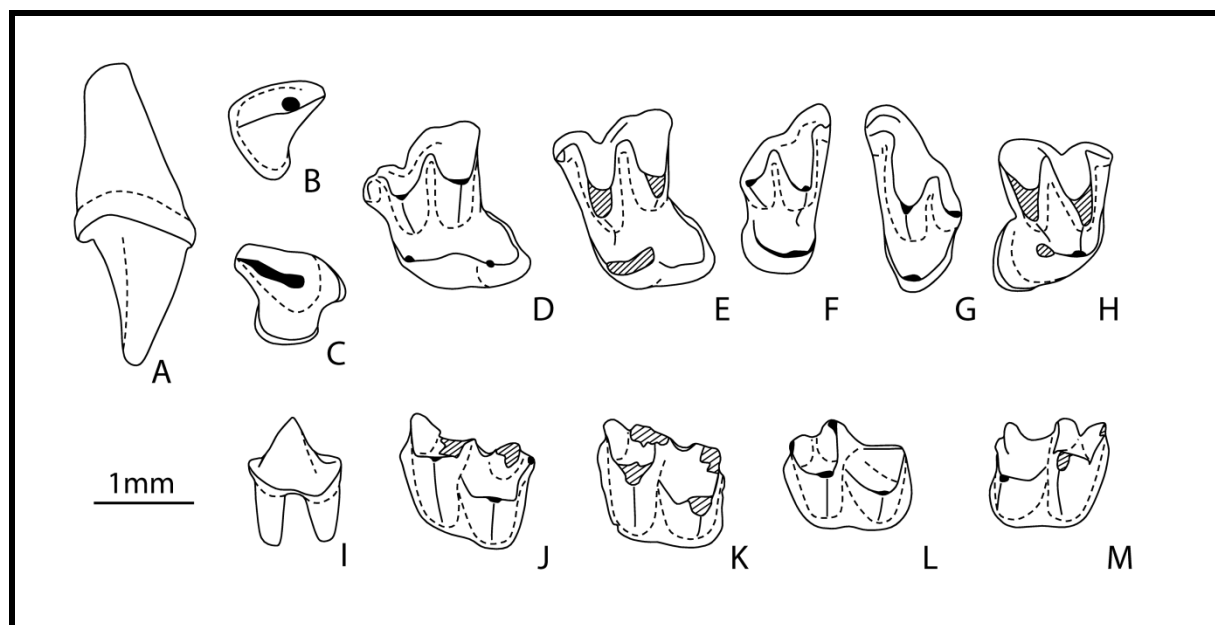


Figure V.4. *Vespertiliavus kasserinensis* nov. sp. provenant des loci 1,2 et 3 du Djebel Chambi dans la région de Kasserine, Tunisie. **A**, CBI-2-072, C1 droite en vue buccale ; **B**, CBI-2-068, P4 gauche en vue occlusale ; **C**, CBI-2-070, P4 droite en vue occlusale ; **D**, CBI-2-061, M1 gauche en vue occlusale ; **E**, CBI-2-062, M2 gauche en vue occlusale ; **F**, CBI-2-065, M3 droite en vue occlusale ; **G**, CBI-2-066, M3 gauche en vue occlusale ; **H**, CBI-2-060, M1 droite en vue occlusale ; **I**, CBI-1-251, p3 gauche en vue buccale ; **J**, CBI-2-074, m1/2 gauche en vue occlusale ; **K**, CBI-2-075, m1/2 gauche en vue occlusale ; **L**, CBI-2-078, m3 gauche en vue occlusale ; **M**, CBI-2-081, m1/2 droite en vue occlusale.

Super-famille Emballonuroidea Dobson 1875 (Weber 1928)

Famille Emballonuridae Gervais (dans de Castelnau 1855)

Genre *Vespertiliavus* Schlosser 1887

Vespertiliavus kasserinensis nov. sp.

Fig. V.4 ; Planches V & VI

Autres espèces du genre : *Vespertiliavus bourguignati* Filhol, 1876 ; *V. wingei* Revilliod, 1920 ; *V. schlosseri* Revilliod, 1920 ; *V. gracilis* Revilliod, 1920 ; *V. lapradensis* Sigé, 1990 ; *V. gerscheli* Sigé, 1990 ; 3 autres espèces provenant des poches phosphatés du Quercy ont été nommées dans Maitre (2008 [thèse non publiée]).

Holotype : spécimen CBI-2-061, M1 gauche, Fig. V.4D.

Matériel référencé : CBI-2-072 (Fig. V.4A), -096, -097 et -100 (C1s droites) ; CBI-2-073, -098, -099 et -101 (C1s gauches) ; CBI-2-070 (P4 droite ; Fig. V.4C) ; CBI-2-068 (Fig. V.4B), -069 et -071 (P4s gauches) ; CBI-2-059 et -060 (M1s droites ; Fig. V.4H) ; CBI-2-061 (Fig. V.4D), -063, -064, -089, -090 et CBI-3-005 (M1s gauches) ; CBI-2-062 (Fig. V.4E) et -091 (M2s gauches) ; CBI-2-092 et -093 (ectolophes de M2s droites) ; CBI-2-094 (ectolophes de M2s gauches) ; CBI-2-065 (Fig. V.4F), -067 et -095 (M3s droites) ; CBI-2-066 (M3 gauche ; Fig. V.4G) ; CBI-1-254 (fragment de dentaire gauche associé aux deux molaires inférieures isolées CBI-1-255 et -256) ; CBI-2-088 (c1?) ; CBI-2-086 et -087 (p2s droites) ; CBI-2-085 (p2 gauche) ; CBI-2-082 et -083 (p3s droites) ; CBI-1-251 (Fig. V.4I), 084 et CBI-3-006 (p3s gauches) ; CBI-2-080, -081 (Fig. V.4M), -108 et -110 (m1/2s droites) ; CBI-2-074 (Fig. V.4J), -075 (Fig. V.4K), -076, -077, -104, -105 et CBI-1-255 (m1/2s gauches) ; CBI-2-106 et -111 (m3s droites) ; CBI-2-078 (Fig. V.4L), -079, -102, -109, -112, CBI-1-253 et -256 (m3s gauches).

Localité-type et âge : Chambi (CBI) loci 1, 2 et 3, Éocène inférieur terminal - Éocène moyen basal, Djebel Chambi, situé dans la région de Kasserine, Tunisie.

Etymologie : Le nom de l'espèce « *kasserinensis* » fait référence à Kasserine, ville située au pied du Djebel Chambi.

Diagnose: *Vespertiliavus* de petite taille, présentant un profond ectoflexus sur M1-2, une inclinaison prononcée du bord buccal de ces mêmes molaires, un cingulum buccal épais, un parastyle très fort partiellement désolidarisé de la préparacrête sur M1, un renflement linguodistal du bassin du talon parfois accompagné du développement d'un hypocône.

Description : La canine supérieure (Fig. V.4A), de hauteur modérée, est munie d'un cône principal légèrement recourbé distalement. La face buccale du tubercule est convexe alors que la face linguale est quasi plane (à peine concave). La base du cône principal porte un cingulum bien marqué qui occupe en continu toute la circonférence de la couronne. À l'extrémité la plus buccale de la couronne, ce cingulum est présent mais devient moins visible. Un petit conule initié par un ressaut du cingulum se positionne à l'extrémité distale de la couronne.

La P4 est triangulaire en vue occlusale, et présente un côté distolingual fortement incurvé vers l'intérieur de la dent (Figs. V.4B et C). Le paracône constitue l'unique relief cuspidé de la surface occlusale, et se positionne dans la partie centrobuccale de la couronne. Une crête débute depuis le sommet du paracône pour finir jusqu'à la limite distobuccale de la dent, tout en s'incurvant de façon très légère vers le bord buccal. La partie linguale de la prémolaire est dominée par un bassin peu étendu dans le sens de la largeur. Le bassin est cerné lingualement par un léger cingulum. Mésiobuccalement, les spécimens CBI-2-070 et -071 possèdent un petit lobe prenant la forme d'un méplat assez court. Ce méplat est plus individualisé sur CBI2-070 que sur CBI-2-071. Un matériel plus abondant permettrait de mieux cerner la nature de cette variation : intraspécifique ou interspécifique.

La M1 possède un contour occlusal plutôt compressé buccolingualement mais relativement allongé en raison du fort développement distal du talon. Le bord buccal est fortement incliné mésiolingualement. Il effectue un fléchissement lingual abrupt (ectoflexus) surplombant le paracône. Le parastyle, qui fléchit mésialement pour former un lobe mésiobuccal très prononcé, est en position nettement plus linguale que le mésostyle et le métastyle. Le parastyle est dissocié de la préparacrête par une profonde mais étroite échancrure. La séparation entre le parastyle et la préparacrête est moins marquée sur les autres spécimens où ils sont même parfois connectés. Le mésostyle est peu développé et se situe en retrait par rapport au bord buccal. Le cingulum buccal est fort et forme une haute muraille surmontant la région mésostylaire. Le métastyle est crestiforme et constitue le prolongement buccal de la postmétacrête. L'orientation buccolinguale (quasi transversale) des post- et prémetacrêtes et des post- et préparacrêtes, ainsi que la forme des styles associés, forme un ectolophe fortement dissymétrique et comprimé distalement. Les pré- et post- paracrêtes forment un « V » antérieur plus ouvert que le « V » postérieur formé par les pré- et post- métacrêtes (ces dernières sont subparallèles l'une à l'autre). Le paracône est plus petit et plus lingual que le métacône. Un très court paralophe débute à la base linguale du paracône et progresse transversalement vers la protofosse. Le protocône, moins élevé mais plus volumineux que le paracône et le métacône, est déjeté sur la bordure mésiolinguale de la couronne. La préprotocrête est courte par rapport à la postprotocrête. La crête antérieure du protocône remonte buccalement pour faire la jonction avec le précingulum. Ce dernier est très épais par rapport au postcingulum très fin. La postprotocrête est beaucoup plus longue que la préprotocrête. Elle prend une forme sinusoïdale pour rejoindre directement

l'hypocône quand il est présent (CBI-2-059 et -061), lequel est peu développé. La protofosse est ainsi ouverte distalement sur un large et long bassin du talon. La connexion entre la protofosse et le bassin du talon confère à la molaire une surface occlusale très étendue. L'hypocône forme un tubercule très distal mais légèrement plus lingual par rapport au protocône. Le cingulum lingual, très fort, débute depuis l'hypocône et ceinture le bassin du talon sur toute sa partie distale. Il finit sa course en remontant buccalement jusqu'au postcingulum. Il s'épaissit fortement sur la bordure distolinguale de la couronne, formant un lobe très prononcé.

Comme la plupart des espèces appartenant à la famille des Emballonuridae, le taxon de Chambi présente une grande différence structurale entre les morphotypes des M1s et des M2s. Les M2s ont un développement transversal alors que les M1s ont un développement plutôt longitudinal (Fig. V.4). L'ectolophe des M2s est plus développé dans le sens buccolingual et plus resserré mésiodistalement. L'extension et la morphologie du talon de la M2 sont également très différents (c.-à-d., plus court et moins bombé distolingualement). Le bord buccal est beaucoup moins incliné sur M2 que sur M1. Le parastyle occupe de ce fait une position plus buccale sur M2. Sur M2, le mésostyle est également plus buccal et se situe sur le même axe mésiodistal que le parastyle. Les crêtes de l'ectolophe sont de longueur similaire. Ces crêtes sont plus comprimées mésiodistalement et apparaissent ainsi quasi parallèles les unes aux autres. De ce fait, la forme en « W » de l'ectolophe apparaît plus fermée sur M2 que sur M1. La différence de taille entre le métacône et le paracône est plus ténue sur la M2. La postprotocrête, orientée buccodistalement, est relativement plus courte. Cette crête n'est pas connectée à l'hypocône, et est interrompue au niveau de la protofosse. Comme sur M1, la protofosse est ouverte distalement et communique ainsi avec le large bassin du talon. La zone où se situe habituellement l'hypocône est érodée sur le seul spécimen complet de M2 (CBI-2-062 ; Fig. V.4E). Cette cassure ne permet pas de confirmer si oui ou non l'hypocône est présent sur ce spécimen. Le bassin du talon est moins projeté distalement. Il ne forme pas un lobe distolingual comme c'est le cas sur M1.

La M3 est peu réduite par rapport aux deux autres types de molaires (Fig. V.4). Le bord buccal de la couronne est fortement incliné distolingualement avec un léger ressaut au niveau du mésostyle. Le parastyle est bien développé, et s'infléchit mésialement en forme de crochet. Le métacône est présent et bien développé, tout en étant à peine plus petit que le paracône. En revanche, il n'y a pas de postmétacrête ni de métastyle. Le protocône est très réduit et compressé buccolingualement. Comme sur M1 et M2, la préprotocrête rejoint le précingulum. La

postprotocrête remonte buccalement et se connecte à la base linguale du métacône. Le postcingulum est absent. La couronne de M3 ne possède pas de talon, le bord lingual est simple et arrondi.

Un des spécimens attribuable à une M1 présente une forte variation morphologique (CBI-2-060 ; Fig. V.4H). Le bord buccal de la molaire est beaucoup moins incliné par rapport aux autres M1s. L'ectoflexus est moins profond. Le paralophe et le métalophe sont très développés. Le paralophe est tranchant et rejoint directement l'apex du protocône. Le métalophe est également haut et tranchant. Il s'étend mésiolingualement mais ne rejoint pas la postprotocrête. La protofosse est cernée par les protocrêtes, le paralophe et le métalophe, réduisant ainsi considérablement son extension mésiale et distale. Le spécimen ne possède pas d'hypocône et son cingulum lingual est moins marqué. Ces différences pourraient témoigner de la présence éventuelle d'une autre espèce proche de *V. kasserinensis*, plutôt que de l'existence d'une variation du morphotype. Mais en l'absence d'un matériel plus abondant il n'est pas possible d'infirmar cette éventualité.

La couronne de p2 est très simple. En vue occlusale, la dent est ovale et étroite. Le tubercule unique, biface, constitue la principale structure de la dent. Deux crêtes sagittales débutent depuis l'apex peu élevé du conide pour rejoindre les extrémités mésiale et distale de la couronne. Un petit ressaut d'émail situé à chacune des extrémités marque la jonction des crêtes avec le cingulum. Ce dernier, d'épaisseur modérée, ceinture la base de la couronne sur tout son pourtour.

Est identifiée comme p3, une dent allongée mésiodistalement mais très étroite (par ex. : CBI-1-251 ; Fig. V.4I). La morphologie de cette troisième prémolaire inférieure diffère de celle de p2 par la présence de deux racines, l'absence de crête distale, l'incurvation du bord buccal, et la présence d'un petit bassin situé à la base distale du tubercule principal.

Aucune p4 n'a été identifiée dans le matériel de Chambi. Cette absence peut s'expliquer par un biais d'échantillonnage ou par la non reconnaissance de la morphologie de ces prémolaires parmi le matériel encore non identifié. Dans ce dernier cas, des rangées dentaires complètes bien préservées, seraient indispensables pour identifier des dents isolées, et décrire la morphologie de ce locus dentaire.

Plusieurs molaires inférieures attribuables à cette nouvelle espèce ont été identifiées. Cependant, il est à noter que peu de caractères nous permettent de distinguer de manière précise

les m1s des m2s à partir du matériel disponible. Ces molaires inférieures ont toutes un contour rectangulaire (plus long que large) en vue occlusale (Fig. V.4). Leur trigonide est plus court et étroit que le talonide, mais beaucoup plus élevé. Les métaconide et paraconide sont relativement rapprochés l'un de l'autre et sont de taille équivalente. Ces deux cuspides sont plus réduites que le protoconide malgré le fort pincement mésiodistal de ce dernier. L'hypoconide est situé plus buccalement que le protoconide, ce qui induit un talonide plus large que le trigonide. Une longue crête oblique émerge depuis la base de la muraille distale du trigonide et rejoint l'hypoconide en s'inclinant distobuccalement. La postcristide connecte l'hypoconide à l'hypoconulide, définissant ainsi une structure nettement nyctalodonte. L'hypoconulide, réduit, est situé distalement et un peu plus buccalement par rapport à l'entoconide. L'entoconide est manquant (brisé) sur la plupart des spécimens, certainement en raison de sa fragilité (effilé et saillant). L'entocristide débute depuis la base distolinguale du métaconide et s'incurve fortement distalement pour rejoindre le sommet de l'entoconide. Le cingulide est continu sur les bordures mésiale, buccale et distale de la couronne.

La m3 est peu réduite par rapport aux autres molaires, et apparaît un peu plus courte. La morphologie du trigonide ne change pas significativement. Le talonide reste plus large que le trigonide même si la différence en largeur et longueur est moins importante. L'entoconide est relativement haut et l'hypoconulide n'apparaît pas. Le petit tubercule manquant, la postcristide rejoint directement l'entoconide. Comme sur m1/2, le cingulide est continu sur les bordures mésiale, buccale et distale.

Comparaison et discussion : comme la plupart des familles chiroptériennes, la définition des Emballonuridae se basent sur des critères diagnostiques crâniens et postcrâniens (Miller, 1907). La morphologie dentaire des Emballonuridae est toutefois bien identifiable par :

- la présence d'un cingulum bien individualisé sur les canines supérieures ;
- le relief distal des canines supérieures formant un petit conule ;
- la compression buccolinguale des P4s (contour occlusal triangulaire) ;
- le parastyle des M1s déplacé lingualement, entraînant une inclinaison modérée à forte du bord buccal ;

- le bassin du talon des molaires supérieures (M1/2) très étendu distalement et linguobuccalement ;
- la présence d'un hypocône ;
- la postprotocrête orientée distalement rejoignant parfois l'hypocône ou le cingulum lingual ;
- la communication entre la protofosse et le bassin du talon, conférant aux M1 et M2 une large surface occlusale ;
- la M3 bien développée et muni d'un métacône bien défini ;
- la compression mesiodistale du trigonide des molaires inférieures, formant un « V » refermé en vue occlusale ;
- l'extension du talonide plus large et aussi longue que le trigonide ;
- l'aspect fragile de l'entoconide pointu et incliné distalement.

Cette suite de caractères se retrouve sur le matériel attribuable à *Vespertiliavus kasserinensis* nov. sp., témoignant ainsi de son statut d'Emballonuridae. D'après le registre fossile, la famille des Emballonuridae est documentée depuis l'Eocène moyen, et constitue de ce fait l'une des plus anciennes familles de chiroptère moderne. *Tachypteron franzeni*, découvert dans le gisement de Messel (Eocène moyen ; MP11), était considéré jusqu'à présent comme le plus ancien représentant de cette famille (par ex. : Storch et al., 2002 ; Habersetzer et al., 2012 ; Smith et al., 2012). Les conditions de fossilisation exceptionnelles qui caractérisent le site de Messel ont permis la préservation de squelettes complets de *T. franzeni*. Malheureusement, cette abondance de données, notamment sur la morphologie crânienne et post-crânienne, se fait parfois au détriment de la morphologie dentaire, qui n'est souvent pas directement accessible (vues occlusales notamment). Une description a été toutefois réalisée par Storch et al. (2002) sur la base de radiographies réalisées sur l'holotype. *Vespertiliavus kasserinensis* partage avec *T. franzeni* la conservation de trois prémolaires inférieures dont la taille est croissante de la partie mésiale vers la partie distale. Il s'en écarte toutefois par les caractères suivants :

- la présence d'un profond ectoflexus au niveau du bord buccal des M1-2 ;
- l'orientation distale de la postprotocrête qui rejoint l'hypocône ou le cingulum buccal ;
- la communication de la protofosse avec le bassin du talon ;

- l'orientation distale du talon ;
- la présence d'un hypocône rudimentaire.

Si ces caractères, essentiellement situés sur les molaires supérieures, sont commun chez les Emballonuridae, ils écartent la possibilité que *V. kasserinensis* et *T. franzeni* appartiennent à un seul et même genre. Les divergences citées ci-dessus trouvent plutôt un écho au sein du genre *Vespertiliavus*.

Le genre *Dhofarella* regroupe deux espèces d'emballonuridae fossiles documentées dans l'Éocène supérieur du Fayum par quelques dents isolées (*D. sigei*, Quarry L-41, Egypte ; Gunnell et al., 2008) et dans l'Oligocène inférieur de Taqah par la présence d'un fragment de mandibule portant m1 à m3 (*D. thaleri*, Sultanat d'Oman ; Sigé et al., 1994). Concernant les molaires supérieures, *Vespertiliavus kasserinensis* diffère significativement de *D. thaleri* par :

- l'absence d'un ectoflexus distal au mésostyle ;
- la présence de la postprotocrête connectée au cingulum lingual (la postprotocrête est absente chez *D. thaleri*) ;
- la position plus buccale mais également plus mésiale du parastyle ;
- le bassin du talon plus étendu ;
- la formation d'un bourrelet distolingual ;
- la présence de l'hypocône.

Les molaires inférieures de *Dhofarella* présente un talonide relativement moins large et moins long que celui de *V. kasserinensis*. Hormis cette différence, les molaires inférieures des deux taxons sont assez semblables, présentant tout les deux une structuration typique des Emballonuridae.

Le genre *Vespertiliavus* est documenté par 9 espèces (2 sous-espèces sont considérées pour l'espèce *V. disjunctus*) retrouvées dans les poches phosphatées du Quercy datées depuis le milieu de l'Eocène moyen (Cuzal, MP13) jusqu'au début de l'Oligocène supérieur (Garouillas, MP25 ; Sudre, 1979 ; Legendre, 1980 ; Sigé, 1990 ; Marandat et al., 1993 ; Maitre, 2008 [thèse

non publiée]). Le patron dentaire de *Vespertiliavus* présente toutes les caractéristiques anatomiques définissant les Emballonuridae (voir paragraphe précédent). La nouvelle espèce de Chambi, *V. kasserinensis*, ainsi que les formes européennes partagent également un ectoflexus mésial profond, une p3 réduite et étroite mais allongée et biradiculée. Cependant l'espèce africaine présente certaines divergences avec le reste de l'ensemble *Vespertiliavus* :

- une p2 très réduite, moins longue que p3 ;
- un parastyle de la M1 désolidarisé de la préparacrête et ayant une position nettement plus linguale ;
- un ectoflexus plus prononcé ;
- un bourrelet distolingual au talon ;
- un cingulum buccal de C1 mieux défini ;
- une différence de hauteur entre la protofosse et le bassin du talon plus réduite ;
- un cingulum buccal plus épais.

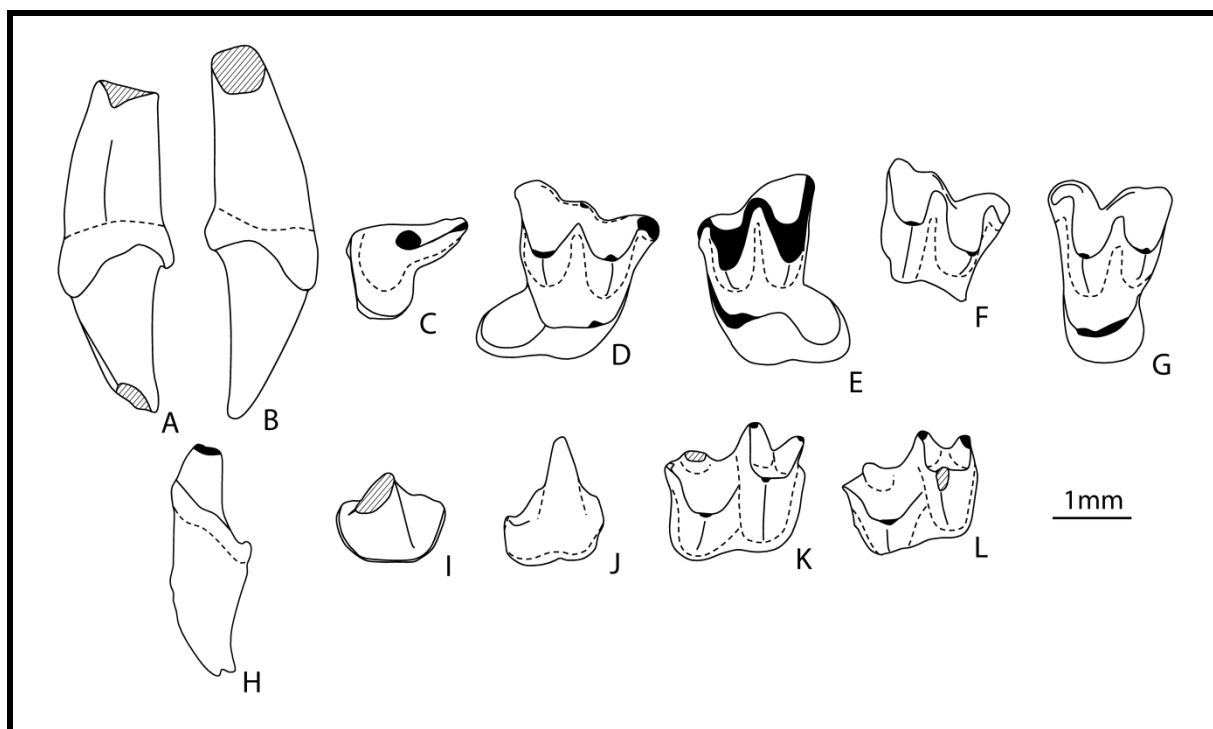


Figure V.5. *Vespertiliavus? aenigma* provenant des loci 1,2 et 3 du Djebel Chambi dans la région de Kasserine, Tunisie. **A**, CBI-2-175, C1 droite en vue linguale ; **B**, CBI-2-176, C1 gauche en vue linguale ; **C**, CBI-2-174, P4 gauche en vue occlusale ; **D**, CBI-2-169, M1 droite en vue occlusale ; **E**, CBI-2-170, M1 gauche en vue occlusale ; **F**, CBI-2-171, ectopoppe de M2 droite en vue occlusale ; **G**, CBI-3-013, M3 gauche en vue occlusale ; **H**, CBI-2-205, c1 droite en vue linguale ; **I**, CBI-2-182, p4 gauche en vue semi buccale ; **J**, CBI-2-183, p4 droite en vue buccale ; **K**, CBI-2-181, m1/2 droite en vue occlusale ; **L**, CBI-2-178, m1/2 droite en vue occlusale.

Vespertiliavus? aenigma nov. sp.

Fig. V.5 ; Planche VII

Holotype : CBI-2-169, M1 droite, Fig. V.5D.

Matériel : CBI-2-175 (C1 droite ; Fig. V.5A) ; CBI-2-176 (Fig. V.5B) et -177 (C1s gauches) ; CBI-2-174 (P4 gauche ; Fig. V.5C) ; CBI-2-169 (M1 droite ; Fig. V.5D) ; CBI-2-170 (M1 gauche ; Fig. V.5E) ; CBI-2-171 (ectopoppe M2 droite ; Fig. V.5F) ; CBI-2-173 (M3 gauche) ; CBI-3-013 (Fig. V.5G) et CBI-2-172 (M3s gauches) ; CBI-2-205 (c1 droite ; Fig. V.5H) ; CBI-2-183 (p4 droite ; Fig. V.5J) ; CBI-2-182 (p4 gauche ; Fig. V.5I) ; CBI-2-178 (Fig. V.5L), -179, -181 (Fig. V.5K) et CBI-1-262 (m1/2s droites) ; CBI-2-180 (m1/2 gauche).

Localité-type et âge : Chambi (CBI) loci 1, 2 et 3, Éocène inférieur terminal - Éocène moyen basal, Djebel Chambi, situé dans la région de Kasserine, Tunisie.

Etymologie : du latin « *aenigma* » qui veut dire énigme, en raison de l'originalité des morphologies que montrent ces spécimens rendant l'attribution systématique difficile.

Diagnose : *Vespertiliavus* caractérisé par une canine supérieure avec un cingulum très épais et continu, une P4 très étirée longitudinalement, et une M3 possédant un ectolophe qui conserve la postmétacrête et le métastyle semblable au M1/2. Espèce plus grande que *Vespertiliavus kasserinensis*.

Description : le matériel attribuable à cette plus grande espèce du genre *Vespertiliavus* est très fragmentaire. Les canines supérieures ne possèdent qu'un seul tubercule de hauteur modérée et légèrement recourbé vers la partie distale. Le cône se décompose en une face buccale convexe et une face linguale légèrement concave. Les deux faces sont délimitées par une crête mésiale et une crête distale plus affûtée. Le cingulum, très épais et continu, porte deux bourrelets à la base linguale de la couronne.

La P4 est très étirée longitudinalement mais comprimée buccolingualement (Fig. V.5C). La couronne possède un contour triangulaire en vue occlusale dont le côté linguodistal est fortement incurvé vers l'intérieur. La dent est munie d'un unique paracône positionné centrobuccalement. Une crête saillante longiligne (c.-à-d., postparacrête) s'étend depuis le sommet du paracône pour rejoindre le bord buccodistal de la couronne. Cette crête prend une orientation à prédominance distale, et s'incurve très légèrement vers le bord buccal. Le bassin lingual est comprimé transversalement et s'étale sur la moitié mésiolinguale de la couronne. Un fin cingulum lingual cerne le bord lingual du bassin.

La couronne de la M1 CBI-2-169 possède un talon très projeté distalement (Fig. V.5D). Le bord buccal est incliné mésiolingualement et présente deux ectoflexus de part et d'autre de la région mésostyloïde. Le parastyle est légèrement plus lingual que le mésostyle, et nettement plus par rapport au métastyle. Le parastyle est modérément recourbé vers le côté mésial pour former un crochet antérieur. Le métastyle est simple et apparaît buccalement en continuité avec la postmétacrête. Le cingulum buccal, discontinu, est toutefois très épais au niveau du mésostyle. Le

mésostyle, situé à la jonction entre la postparacrête et la prémétacrête, est légèrement déplacé lingualement par rapport au bord buccal. Les crêtes de l'ectolophe sont assez divergentes et disposées en « W » ouvert mais légèrement compressé buccolingualement. Le paracône est peu réduit et plus lingual que le métacône. Ces deux tubercules sont séparés par une large et longue protofosse qui est délimitée buccalement par le mésostyle. Le protocône est buccolingualement compressé. Il occupe une position très mésiolinguale tout en restant un peu moins mésial que le paracône. Le protocône est plus comprimé buccolingualement que le métacône et le paracône. La préprotocrête remonte buccalement depuis le sommet du protocône pour rejoindre le précingulum, clôturant ainsi la protofosse mésialement. La postprotocrête est deux fois plus longue que la préprotocrête, et beaucoup plus rectiligne, avec une direction distolinguale depuis le sommet du protocône. Cette crête se termine distalement au niveau d'une triple jonction réalisée avec le cingulum lingual et une crête tranchante qui s'étend sur presque toute la largeur buccolinguale de la couronne depuis le postcingulum. Cette dernière crête marque la limite entre la protofosse et le bassin du talon. Ce dernier est circulaire et se déploie distalement, formant ainsi une structure fortement dissociée du reste de la couronne mais qui participe à une large et longue surface d'occlusion. Son extrémité distale est circulaire et ceinturée par un cingulum lingual modérément épais.

CBI-2-170 (Fig. V.5E) est interprété ici comme une M1 de par sa taille, laquelle est similaire à celle de CBI-2-169. La forte inclinaison du bord buccal, la position linguale du parastyle, la projection distale du talon sont des caractères comparables à l'holotype (CBI-2-169, M1 ; Fig. V.5D). Cependant ces deux dents diffèrent dans l'agencement et la morphologie de certaines structures. Sur CBI-2-170, la bordure buccale est plus courte et présente un seul ectoflexus, lequel est moins prononcé que sur CBI-2-169. Sur CBI-2-170, la région parastylaire est brisée, ce qui ne permet pas d'évaluer sa morphologie ni sa projection. Distobuccalement, l'ectolophe est plus resserré mésiodistalement, générant ainsi une parafosse et une métafosse plus étendues buccolingualement mais plus compressées mésiodistalement. La postprotocrête est plus courte. Elle rejoint le cingulum lingual, laissant ainsi une protofosse ouverte distalement, qui communique ainsi avec le bassin du talon. Le cingulum lingual apparaît également plus épais. Ces différences peuvent s'expliquer soit par une variation intraspécifique – courante au sein des *Vespertiliavus* (Maitre, 2008 [thèse non publiée]) – soit par la présence ici d'une espèce différente.

Un fragment d'ectolophe d'une M2 (Fig. V.5F) possède une taille et une morphologie qui pourrait correspondre à *V.? aenigma*. Ce dernier possède un bord buccal très légèrement incliné mésiolingualement qui indique une M2 plutôt qu'une M1. Il présente un très léger ectoflexus au dessus du métacône et un autre nettement plus prononcé qui surplombe le paracône. Le parastyle est modérément recourbé et projeté vers bord mésial.

Les M3s (Fig. IV.8) ont une largeur équivalente à celle des M1s. L'ectolophe est complet avec un fort ectoflexus au niveau du paracône. A la différence du métastyle qui apparaît comme un simple et petit style, le parastyle forme un crochet buccomésial. Le paracône est plus pincé et plus lingual que le métacône. Le métacône est légèrement réduit. Les post- et préprotocrêtes rejoignent respectivement les pré- et postcinginguli, délimitant ainsi mésialement et distalement la protofosse. Le protocône est réduit et présente un flanc lingual arrondi dépourvu de cingulum. La morphologie de cette dent est peu commune chez les chiroptères. Cependant l'absence de cingulum lingual ne peut correspondre avec une M1 ou une M2 (condition généralisée chez les chiroptères). Le type M3 semble le plus probable. En terme de taille, le matériel référé à *Vespertiliavus? aenigma* semble le plus adéquat. Le fort développement de la M3 chez les Emballonuridae en générale aurait pu être accentué chez ce taxon. En absence de matériel plus fourni, une telle association reste cependant en suspend.

La canine inférieure est allongée et relativement étroite. La partie la plus apicale de la racine possède une longueur équivalente à la couronne (Fig. V.5). Cette dernière est constituée d'un unique tubercule (cassé au quart de sa hauteur sur CBI-2-205) présentant une section ovale. Le cingulide n'est visible que sur la face linguale, il est absent au niveau de la base buccale du conide. Le cingulum est fortement incliné distalement. Il effectue un ressaut au niveau de la bordure distale, faisant naître un petit relief qui délimite le bassin de la canine.

La couronne de la p4 présente un contour rectangulaire étroit mais allongé en vue occlusale (Fig. V.5). Sa longueur équivaut à la moitié de celle de m1-2. Elle possède un unique protoconide, très haut et pointu, qui domine la partie mésiale. Une courte crête débute au quart de la hauteur de cette cuspside et s'oriente mésiolingualement, formant ainsi un relief prononcé à l'avant de la couronne. La partie distale est composée d'un bassin modérément allongé mais occupant toute la largeur de la couronne. Une crête distale apparaît depuis le quart de la hauteur du protoconide et rejoint le bord distal délimitant la bordure linguale du bassin du talonide. Un fin et continu cingulide parcourt tout le contour de la dent.

Le trigonide des molaires inférieures est plus court et nettement plus étroit que le talonide (Fig. V.5). Le paraconide, plus petit que le métaconide, est proclive. Le protoconide, légèrement compressé mésiodistalement, constitue la cuspide la plus volumineuse de la dent. La crête oblique débute depuis la base de la muraille distale du trigonide, au niveau de l'échancrure entre le métaconide et le protoconide. Elle rejoint l'hypoconide (beaucoup plus buccal que le protoconide) en effectuant une forte inflexion buccale. L'hypoconide est faiblement pincé mésiodistalement à son extrémité. La postcristide se projette distolingualement depuis le sommet de l'hypoconide jusqu'à l'hypoconulide, définissant ainsi une structure nyctalodonte. L'hypoconulide est très distal et se situe légèrement plus lingualement que l'entoconide, ce dernier étant élevé et saillant. L'entocristide forme une muraille linguale au bassin du talonide en débutant depuis le sommet de l'entoconide et rejoignant le tiers de la hauteur distale du métaconide. Un fin cingulide est ininterrompu le long des bordures mésiale, buccale et distale de la couronne.

Comparaison et discussion : les spécimens décrits ci-dessus présentent une grande variation de forme qui pourrait éventuellement refléter ici la possibilité de plusieurs espèces. Toutefois, le matériel présente un ensemble de caractères dentaires assez commun chez les Emballonuridae, et plus particulièrement chez le genre fossile *Vespertiliavus*. Ces caractères sont :

- le cingulum des canines supérieures bien individualisé ;
- la compression buccolinguale des P4 et leur contour occlusal triangulaire ;
- le parastyle des M1 déplacé lingualement, entraînant une inclinaison modérée à forte du bord buccal ;
- le bassin du talon très étendu distalement et en largeur ;
- la postprotocrête orientée distalement rejoignant parfois l'hypocône ou le cingulum lingual ;
- la connexion entre la protofosse et le bassin du talon, conférant à la première et la seconde molaire une large surface d'occlusion (pour CBI-2-170 ; Fig. V.5E) ;
- p4 à contour rectangulaire étroit mais allongé ;
- le protoconide de p4 très haut et pointu ;
- la compression mesiodistale du trigonide formant un « V » refermé en vue occlusale ;

- l'aspect gracile de l'entoconide, lequel est pointu et incliné distalement ;
- l'extension du talonide plus large que le trigonide et aussi long ;
- la M3 bien développée, munie d'un métacône bien défini.

La morphologie et l'orientation de la postprotocrête ainsi que l'isolation du bassin du talon (observées sur CBI-2-169, l'holotype ; Fig. V.5D), représente un agencement peu commun au sein des Emballonuridae. Parmi le matériel de comparaison, seul *Saccolaimus peli* présente un bassin isolé (uniquement sur la M1), mais cette isolation est réalisée par l'extension du métalophe qui rejoint la postprotocrête et n'implique donc pas les mêmes structures. Dans l'abondant matériel du Quercy attribuable au genre *Vespertiliavus* (collection hébergé à l'ISE-M, matériel provenant des niveaux repères MP13 à MP26), certains spécimens présentent une courte postprotocrête orientée distobuccalement, entraînant une rupture avec le cingulum lingual. Cette variation, que l'on retrouve au sein d'une espèce (*V. bourguignati* Filhol, 1876 ; La Bouffie MP17a), n'aboutit cependant jamais à une fermeture franche de la protofosse (la postprotocrête s'interrompt avant de rejoindre la base du métacône). Sur certains aspects, notamment au niveau de l'ectolophe, CBI-2-169 se rapproche des Mixopterygidae et plus précisément du genre *Mixopteryx* (Maitre et al., 2008). La particularité des Mixopterygidae est de combiner des caractères emballonuroïdes avec des caractères rhinolophoïdes. Ces caractéristiques n'ont pas permis de rapprocher cette famille de l'un des grands ensembles de chiroptères actuels. CBI-2-169 possède un double ectoflexus, un mesostyle bien projeté buccalement, et un parastyle déjeté mésialement. Cette suite de caractères s'observe également chez *Mixopteryx*. Cependant, les molaires inférieures de *Vespertiliavus? aenigma* diffèrent radicalement des rhinolophoïdes et présente un patron dentaire typique des Emballonuridae. En effet, chez les emballonuroïdes, tout comme chez *V.? aenigma*, le trigonide est fermé, l'entoconide est haut et penché distalement, et le talonide est plus large que le trigonide. En revanche, chez les rhinolophoïdes, et notamment chez les Mixopterygidae, les molaires inférieures ont un trigonide ouvert, l'entoconide est peu élevé et arrondi, le talonide est réduit, et les cuspides sont larges.

L'autre fait remarquable relatif à *V.? aenigma* est la morphologie de ses M3s. Ces dernières ont une bordure linguale arrondie et dépourvue de cingulum. Cependant la morphologie et la taille de l'ectolophe de ces dents sont similaires aux conditions observées sur les M1-2s. Ces similitudes incluent bien évidemment des critères morphologiques attribuables à un

Emballonuridae : ectoflexus profond au niveau du paracône, resserrement des crêtes de l'ectolophe avec un développement transverse de ce dernier, cingulum buccal bien développé, protofosse étendue, et protocône déjeté vers l'avant. Même si les M3s de la majorité des espèces d'Emballonuridae actuels (par ex. : *Peropteryx macrotis*, *Rhynchiscus naso*, *Rhynchonycteris naso*, *Saccopteryx lentura* et *S. bilinata*, *Emballonura atrata*, *Diclidurus albus*, et *Cormura brevirostris*) ne sont pas aussi complexes, il existe des cas où le métacône peut-être bien individualisé, avec une largeur de dent similaire à celle des M2s. Ces caractéristiques sont également observables chez les formes fossiles *Tachypteron franzeni* et l'ensemble des *Vespertiliavus*. Il est donc envisageable que ce morphotype puisse caractériser l'espèce *Vespertiliavus? aenigma*.

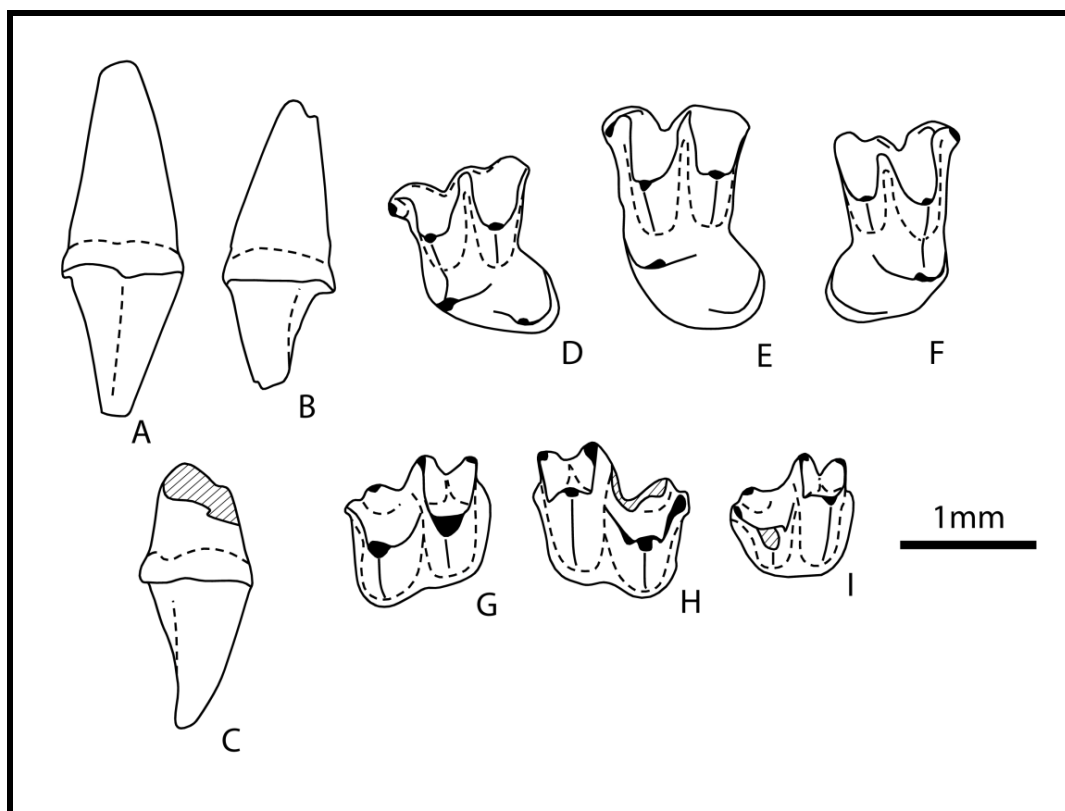


Figure V.6. *Pseudovespertiliavus parva* gen. nov. sp. nov., provenant du niveau HGL50 et HGL50' du Glib Zegdou situé dans les Gour Lazib, Algérie. **A**, UM/HGL50-432, C1 droite en vue linguale ; **B**, UM/HGL50-431, C1 gauche en vue buccale ; **C**, UM/HGL50-433, C1 droite en vue buccale ; **D**, UM/HGL50-420, M1 gauche en vue occlusale ; **E**, UM/HGL50-421, M2 gauche en vue occlusale ; **F**, UM/HGL50-422, M2 droite en vue occlusale ; **G**, UM/HGL50-435, m1/2 droite en vue occlusale ; **H**, UM/HGL50-434, m1/2 gauche en vue occlusale ; **I**, UM/HGL50-437, m3 droite en vue occlusale.

Genre *Pseudovespertiliavus* nov. gen.

Espèce-type : *Pseudovespertiliavus parva* nov. sp.

Étymologie : le nom de genre fait référence aux nombreuses similitudes morphologiques observées avec le genre *Vespertiliavus*.

Diagnose: comme celle de l'espèce-type.

Pseudovespertiliavus parva nov. sp.

Fig. V.6 ; Planche VIII

Holotype : UM/HGL50-420, M1 gauche (Fig. V.6D).

Matériel référencé : UM/HGL50-433 (C1 droite ; Fig. V.6C) ; UM/HGL50-431 (Fig. V.6B) et -432 (C1s gauches ; Fig. V.6A) ; UM/HGL50-430 (P3? Droite) ; UM/HGL50-429 (P3? gauche) ; UM/HGL50-423 et -427 (M1s droites) ; UM/HGL50-424 et UM/HGL50'-058 (M1s gauches) ; UM/HGL50-422 (Fig. V.6F), -425 et -428 (M2s droites) ; UM/HGL50-421 (M2 gauche ; Fig. V.6E) UM/HGL50-426 (M1/2 gauche) ; UM/HGL50-435 (Fig. V.6G) et -439 (m1/2s droites) ; UM/HGL50-434 (Fig. V.6H), -436, -438 et -440 (m1/2s gauches) ; UM/HGL50'-059 (trigonide de m1/2 droite) ; UM/HGL50-437 (Fig. V.6I) et -441 (m3s droites).

Localité-type et âge : niveau HGL50 et HGL50' du Glib Zegdou, Eocène inférieur terminal-Eocène moyen basal, situé dans la région des Gour Lazib (Sahara, Hammada du Dra) en Algérie.

Étymologie : le nom d'espèce est issu du latin « *parva* » qui signifie petit, en raison de la petite taille de cette espèce de chauve-souris.

Diagnose : forme emballonuride de très petite taille, caractérisée par le cingulum des canines supérieures quasi rectiligne, épais et continu, la P3 à trois racines, l'ectoflexus mésial profond, postprotocrête longue mais non connectée au cingulum lingual, paralophe long rejoignant parfois le protocône, le talon projeté linguodistalement, le cingulum lingual d'épaisseur modérée connecté à un hypocône très réduit ; molaires inférieures nyctalodontes caractérisées par le trigonide étroit, entoconide moyen incliné distalement, m3 avec les trois cuspidés du talonide bien développés.

Description : la couronne de la canine supérieure est dominée par un seul cône. Ce dernier est incliné distalement au niveau de son apex. La face buccale convexe du cône est la plus étendue et s'oppose à la face linguale plane plus réduite. Ces deux faces sont délimitées par une crête très fine mais haute et d'orientation linguodistale, et par une autre crête moins prononcée et orientée linguomésialement. Le cingulum est épais et continu sur tout le pourtour de la couronne. Cette

structure effectue parfois un léger ressaut distal qui est rejoint par la crête distale (visible sur UM/HGL50-431 et UM/HGL50-432 ; Figs. V.6A et B).

L'absence d'un fragment de maxillaire pouvant être associé à ce taxon ne permet pas d'évaluer la composition de la rangée dentaire. Cependant deux spécimens (UM/HGL50-429 et -430) de taille très petite (< 1mm de long et de large) et dont la couronne est simplifiée laisse à penser la présence d'une P3. Ces dents sont munies de trois racines (deux en position buccale et une en position linguale), ce qui écarte toute possibilité que ce soient des prémolaires inférieures. La couronne prend une forme triangulaire en vue occlusale. La présence d'un fort cingulum encerclant l'ensemble de la couronne supporte une morphologie chiroptérienne. L'unique tubercule est en position buccale. Une haute crête s'étend depuis l'apex du cône pour rejoindre l'extrémité distale de la couronne tandis qu'une autre crête plus courte prend une orientation linguale. La face buccale bombée du petit cône est opposée à une face linguale concave qui s'étend vers un petit bassin distolingual.

M1 possède un large et long talon lui conférant un fort développement longitudinal. Le bord buccal, incliné mésiolingualement, est creusé par deux ectoflexus dont le plus profond se situe mésialement au mésostyle. Le parastyle forme un petit cône désolidarisé de la préparacrête. Il se positionne plus lingualement par rapport au mésostyle et au métastyle. Le mésostyle est fortement projeté buccalement mais reste toutefois plus lingual que le métastyle. La forte projection du mésostyle s'accompagne d'une extension buccale et prononcée de la protofosse. Le métastyle constitue la terminaison distobuccale de la postmétacrête. L'orientation des crêtes confère à l'ectolophe une forme en « W » assez ouvert mais dissymétrique : le « V » antérieur formé des pré- et postparacrêtes est légèrement plus ouvert mais comprimé buccolingualement que le « V » postérieur formé des pré- et postmétacrêtes. Le paracône est plus lingual et légèrement moins volumineux que le métacône. Le paralophe est présent et très accentué sur la plupart des molaires (seul UM/HGL50-423 n'en possède pas). Le paralophe débute depuis la base du paracône et s'oriente en direction du protocône. Sur certaines molaires (UM/HGL50-420, -124, et -427 ; Fig. V.6), il rejoint le protocône créant une petite fosse mésiale qui prolonge le large précingulum. Le protocône est déjeté mésialement mais il reste plus distal que le paracône. La préprotocrête se projette vers la partie buccomésiale et se connecte au précingulum. La postprotocrête présente une orientation plus variée. Dans la majorité des cas, elle ne rejoint aucune autre structure, ce qui laisse une ouverture distale plus ou moins large à la protofosse.

D'autres molaires (UM/HGL50-423 et -424 ; Fig. V.6) montrent une postprotocrête directement connectée au postcingulum cernant distalement la protofosse. Le talon s'étend selon une direction linguodistale. Sur UM/HGL50-420, il effectue un léger renflement linguodistal alors que la bordure du talon est plus arrondie sur les autres molaires. Le talon s'aplanit dans sa partie la plus distale prenant la forme d'un large bassin. Le bassin du talon est cerné par un cingulum d'épaisseur modérée. UM/HGL50-420 possède une ébauche d'hypocône réalisée par le développement du cingulum lingual. Cette ébauche est moins aboutie sur les autres molaires qui présentent toutefois, à cette place, un léger relief.

M2 diffère de M1 par une taille nettement plus grande, un développement transversal plus accentué, notamment au niveau de l'ectolophe. Le bord buccal est très peu incliné. La dissymétrie des ectoflexus est encore plus prononcée avec un ectoflexus distal à peine visible qui contraste avec l'ectoflexus mésial très profond. Le protocône possède un flanc lingual plus élancé lui conférant un aspect moins comprimé buccolingualement. Le talon est également moins projeté distalement et le cingulum lingual paraît plus fin.

Les molaires inférieures se caractérisent par un trigonide étroit formant un triangle comprimé mésiodistalement en vue occlusale. Les trois cuspides du trigonide sont bien individualisées. Le métaconide est légèrement plus haut et volumineux que le paraconide. Le protoconide domine les autres cuspides en volume et en hauteur. Son flanc lingual est pincé mésiodistalement. Le talonide est significativement plus large que le trigonide. Sa largeur est accentuée par la projection buccale de l'hypoconide. Ce dernier est également pincé mésiodistalement comme le protoconide. L'hypoconide reste toutefois moins volumineux et moins élevé que le protoconide. La cristide oblique est très longue et droite. Elle débute depuis le sommet de l'hypoconide et rejoint la base de la muraille distale du trigonide à un niveau plus lingual que la jonction entre la postprotocristide et la métacristide. L'entoconide est modérément élevé et déjeté distalement. Il est rejoint par une entocristide rectiligne en vue occlusale. Le talonide montre une structure nyctalodonte : la postcristide fait la jonction entre l'hypoconide et un petit hypoconulide. L'hypoconulide, incliné distalement, est positionné sur le même axe mésiodistal que l'entoconide tout en étant assez éloigné de celui-ci. Le cingulide, d'épaisseur moyenne, est continu sur les bordures mésiale, buccale et distale de la couronne. Il devient cependant très fin à la base linguomésiale du protoconide sur les spécimens UM/HGL50-434 et 436.

Les m3s diffèrent des m1s et m2s par une taille plus réduite et une réduction modérée du talonide. Le trigonide de ce type de molaire est très étroit mais sa morphologie reste semblable à celle des m1-2s. La réduction du talonide se fait surtout au niveau de son extension buccolinguale et mésiodistale. Les structures sont bien différenciées avec des crêtes et des cuspidés bien identifiables. L'hypoconulide est toutefois légèrement déplacé buccalement par rapport à l'entoconide, ce qui diffère de la position plus linguale de l'hypoconulide sur m1-2. Le cingulide est également continu avec toutefois une largeur plus accentuée sur la bordure mésiale.

Comparaison et discussion : le taxon décrit ci-dessus présente une liste de caractères que l'on retrouve de manière courante chez les espèces du genre *Vespertiliavus* et de manière plus générale chez les Emballonuridae :

- le cingulum épais des canines supérieures ;
- le relief distal initié par le cingulum sur C1 ;
- la différence significative entre la M1 et la M2 ;
- l'amorce d'un hypocône ;
- le talon des M1s et M2s très étendu distolingualement et constitué d'un large bassin ;
- l'ouverture distale de la protofosse ;
- la protofosse étendue notamment dans le sens buccolingual ;
- la compression mésiodistale du trigonide ;
- le talonide plus large et long que le trigonide ;
- l'entoconide déjeté distalement.

La morphologie de *Pseudovespertiliavus parva* présente une forte signature emballonuride mais combine également des caractères que l'on retrouve chez les Nycteridae à des degrés de variations plus ou moins forts :

- la dissymétrie légèrement moins prononcée des ectoflexus (sur M1 uniquement) ;
- l'aspect plus ouvert du « W » de l'ectoploche de la M1 ;
- le développement et l'orientation de la postprotocrête entraînant une absence de communication entre la protofosse et le bassin du talon ;

- l'aplanissement distal du talon ;
- le cingulum lingual d'épaisseur modéré à faible ;
- le développement de l'entoconide plus modéré ;
- l'orientation et l'extension de la cristide oblique qui montre une angulation plus accentuée que chez les autres emballonurides et se rapproche de celle observable chez les Nycteridae ;
- la faible réduction des structures du talonide de m3 (entoconide et hypoconulide dissociés).

Selon le consensus actuel, les Nycteridae se placent en groupe frère des Emballonuridae (par ex. : Eick et al., 2005; Simmons, 2005; Teeling et al., 2012). Cette hypothèse a été récemment étayée d'un point de vue paléontologique par la présence d'un Nyctéridae découvert dans l'Oligocène supérieur du Quercy, qui présente certaines affinités avec les Emballonuridae (Sigé, 2011b). *Pseudovespertiliavus*, de par son ancienneté et sa morphologie combinant à la fois des caractères Emballonuridae et Nycteridae, semble se placer proche de la divergence entre les deux familles.

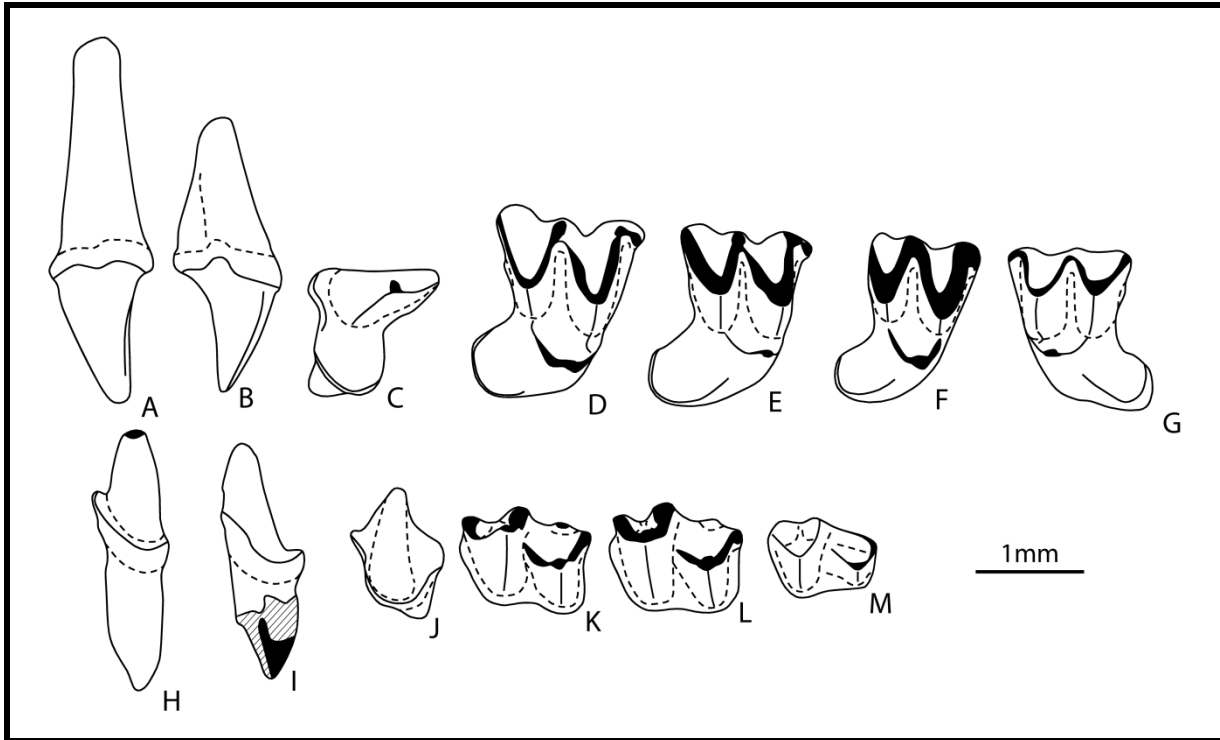


Figure V.7. *Khoufechia gunnelli* nov. gen, nov. sp. provenant des localités 1, 2 et 3 du Djebel Chambi dans la région de Kasserine, Tunisie. **A**, CBI-1-257, C1 droite en vue linguale ; **B**, CBI-2-124, C1 gauche en vue linguale ; **C**, CBI-2-120, P4 gauche en vue occlusale ; **D**, CBI-2-113, M2 droite en vue occlusale ; **E**, CBI-2-114, M1 droite en vue occlusale ; **F**, CBI-2-116, M2 droite en vue occlusale ; **G**, CBI-2-117, M1 gauche en vue occlusale ; **H**, CBI-2-139, c1 en vue buccale ; **I**, CBI-2-138, c1 gauche en vue buccale ; **J**, CBI-2-136, p4 gauche en vue buccale ; **K**, CBI-2-127, m1 gauche en vue occlusale ; **L**, CBI-2-126, m2 gauche en vue occlusale ; **M**, CBI-2-131, m3 gauche en vue occlusale.

Famille Nycteridae Van Der Hoeven 1855

Khoufechia nov. gen.

Espèce-type : *Khoufechia gunnelli* nov. sp.

Étymologie : issu de « Khoufèche » (خُفَّاش), terme arabe pour désigner une chauve-souris.

Diagnose : comme celle de l'espèce-type.

Khoufechia gunnelli nov. sp.

Fig. V.7 ; Planches IX & X

Holotype : spécimen CBI-2-113, M2 gauche ; Fig. V.7D.

Matériel référencé : CBI-1-257 (C1 droite ; Fig. V.7A) ; CBI-2-123 et -124 (C1s gauches ; Fig. V.7B) ; CBI-2-121 et -122 (P4s droites) ; CBI-2-120 (P4 gauche ; Fig. V.7C) ; CBI-2-114 (Fig. V.7E), -115 et -147 (M1s droites) ; CBI-2-117 (Fig. V.7G), -118, -142, -145 et CBI-1-261 (M1s gauches) ; CBI-2-150 (M1/2 droite) ; CBI-2-113 (Fig. V.7D), -116 (Fig. V.7F), -140, -144, -146, -141, -148, -149 et CBI-3-008 (M2s gauches) ; CBI-2-151 et -152 (M3s gauches) ; CBI-2-139 (c1 droite ; Fig. V.7H) ; CBI-2-138 (c1 gauche ; Fig. V.7I) ; CBI-1-259, -260 et CBI-2-135 (p4s droites) ; CBI-2-134, -136 (Fig. V.7J) et -137 (p4s gauches) ; CBI-2-128, -129, -153, -160, -167 et CBI-3-009 (m1s droites) ; CBI-2-125, -127 (Fig. V.7K) et CBI-3-010 (m1s gauches) ; CBI-2-163 et -159 (m1/2s droites) ; CBI-2 -156 et -168 (m1/2s gauches) ; CBI-2-130, -154, -158, -162, -165 et CBI-3-012 (m2s droites) ; CBI-2-126 (Fig. V.7L), -155, -157, CBI-3-007 et -011 (m2s gauches) ; CBI-2-161 et -166 (m3s droites) ; CBI-2-131 (Fig. V.7M) et -132 (m3s gauches).

Localité-type et âge : Chambi (CBI) loci 1, 2 et 3, Éocène inférieur terminal - Éocène moyen basal, Djebel Chambi, situé dans la région de Kasserine, Tunisie.

Étymologie : le nom de l'espèce est dédié à Gregg Gunnell pour ses nombreuses contributions à l'étude des chiroptères paléogènes d'Afrique.

Diagnose : Nycteridae aux molaires supérieures montrant : un bord buccal quasi rectiligne, des styles peu projetés buccalement, protocône volumineux, protofosse étendue. P4 à développement transversal, p4 biradiculée avec un protoconide bien défini, entoconide des m1-2s très réduit mais présent, et terminaison mésiale de la cristide oblique légèrement plus buccale que la jonction entre la postprotocristide et la métacristide.

Description : la canine supérieure est de petite taille (hauteur inférieure à la largeur des molaires ; Figs. V.7A et B). Le cône principal est incurvé distalement et possède un apex très pointu (plus émoussé et légèrement moins incliné sur CBI-1-257 : Fig. V.7A). Le tubercule présente une face buccale bombée et une face linguale légèrement creusée. Ces deux surfaces sont délimitées par deux crêtes : une crête de direction mésiolinguale courte et émoussée, et une

crête de direction distale plus allongée et élevée. Le cingulum est bien défini sur tout le pourtour de la couronne. Une encoche est visible sur le cingulum, en face linguale. Cette structure est la résultante d'une occlusion avec la cuspide principale de la prémolaire la plus mésiale.

P4 présente une couronne étirée transversalement et fortement ceinturée mésiodistalement (Fig. V.7C). La couronne de P4 est dominée par le paracône, situé proche du bord buccal et légèrement en avant de la dent. Une crête élevée s'étend depuis l'apex du paracône et rejoint le bord distobuccal de la couronne tout en s'incurvant légèrement. La combinaison du paracône et de la postparacrête réalise une large surface tranchante linguale qui s'étend vers le bord lingual du bassin. La partie linguale de la couronne est dominée par un bassin étirée dans le sens de la largeur. Le cingulum, très fin, encercle la partie la plus linguale du bassin et remonte pour rejoindre un petit lobe buccomésial.

Les molaires supérieures ont un développement transversal qui est plus accentué chez les M2s (Figs. V.7D et F) que chez les M1s (Figs. V.7E et G). Le bord buccal n'est pas ou faiblement incliné mésiolingualement et possède deux encoches (ectoflexus) très profondes de part et d'autre du mésostyle. Ce dernier se projette sur le bord buccal. Le parastyle effectue une flexion mésiale modérée. A l'opposé, le métastyle simplifié continue buccalement la postmétacrête. Le mésostyle, bien développé, est très déjeté sur le bord buccal pour se positionner au même niveau que le parastyle et le métastyle. Les crêtes de l'ectolophe sont de longueur équivalente et forment un « W » ouvert et symétrique. La parafosse et la métafosse sont profondes et se situent respectivement au niveau du paracône et du métacône. S'il n'y a pas de différence de taille significative entre le paracône et le métacône, le premier est situé un peu plus lingualement par rapport au second. Les deux tubercules linguaux, très en retrait par rapport au bord buccal, sont très étirés buccolingualement et comprimés mésiodistalement. Le protocône, assez court, est légèrement plus élevé et plus volumineux que le paracône ou le métacône. La préprotocrête remonte buccalement jusqu'à rejoindre le précingulum. Sur certains spécimens (CBI-2-113, -117, et -119), le paralophe, présent mais très court, débute depuis la base linguale du paracône pour terminer distolingualement au niveau d'une triple connexion avec la préprotocrête et le précingulum. La postprotocrête, plus longue que la préprotocrête, remonte distobuccalement jusqu'à la base linguale du métacône, clôturant distalement la protofosse. La protofosse s'étend buccalement jusqu'à la base du mésostyle. Un postcingulum apparaît à la base distale du métacône, mais à l'état de vestige. Le talon est fortement projeté distolingualement

(projection plus distale que linguale du talon de M1). Le bassin du talon, associé à la postprotocrête, forment une large et longue surface occlusale concave. Le bassin s'aplanit fortement dans sa partie la plus distolinguale. Le méplat distolingual est ceinturé par un cingulum lingual assez fin.

M3 est particulièrement réduite, faisant approximativement la moitié de la largeur des M1-2s. Cependant l'ectolophe est constitué du triangle mésial (préparacrête + paracône + postparacrête), d'un mésostyle projeté sur le bord buccal, d'une prémétacrête, et d'un métacône très réduit. Le métacône se positionne légèrement plus buccalement par rapport au paracône. La partie linguale est dominée par un petit protocône réduit. La postprotocrête rejoint la base linguale du métacône tandis que la préprotocrête rejoint soit le précingulum (CBI-2-152), soit directement la base du paracône. La bordure linguale est arrondie et dépourvue de cingulum.

Certaines canines inférieures peuvent être attribuées à ce taxon de par leur petite taille. Leur couronne reste simple, elle est munie d'un seul tubercule peu élevé, droit, et à section ovale. Le cingulum est visible sur tout le contour de la couronne mais devient plus discret (fin) buccalement. Cette structure, fortement inclinée distalement, effectue un méplat distal situé à la base du conide principal.

La p4 est biradiculée. La couronne de cette prémolaire se résume à un seul protoconide incliné distalement, et un talonide d'extension modérée et dépourvu de relief (Fig. V.7J). Une courte crête s'étend depuis le sommet du protoconide, et rejoint un petit lobe mésiolingual situé à la base du conide principal. A l'opposé, une autre crête s'étend vers la bordure linguodistale de la couronne et délimite lingualement le bassin du talonide. Le cingulide encercle de manière homogène la base de la couronne sans jamais s'interrompre.

La couronne des m1-2s a une forme très allongée et relativement étroite en vue occlusale (Fig V.10). Le trigonide est fortement comprimé buccolingualement. Le paraconide, fortement incliné mésiolingualement, est plus faible que le métaconide et le protoconide. Le protoconide est très volumineux par rapport aux paraconide et au métaconide. Il apparaît légèrement couché distalement. Le talonide est un peu plus long mésiodistalement que le trigonide mais approximativement de même largeur buccolinguale. La cristide oblique est rectiligne. Elle relie la base de la muraille distale du trigonide (à un niveau légèrement plus buccal que le métaconide) à la pointe de l'hypoconide. L'hypoconide est la cuspide la plus volumineuse du talonide, et se situe buccolingualement opposé à l'entoconide. La position buccale de l'hypoconide par rapport

au protoconide induit un talonide plus large que le trigonide. La postcristide est fortement inclinée distolingualement depuis le sommet de l'hypoconide, et relie l'hypoconide à l'hypoconulide, définissant ainsi une structure nyctalodonte typique. L'entoconide est droit, de taille modérée, et déplacé mésialement par rapport à l'hypoconulide (se rapprochant ainsi du métaconide). Le cingulide est d'épaisseur modérée et continue sur les bordures mésiale, buccale et distale de la couronne.

La m3 est fortement réduite en longueur et largeur par rapport aux m1/2s (Fig. V.7M). Malheureusement, tous les spécimens présentent une surface occlusale très corrodée qui ne permet pas d'identifier nettement les structures. Toutefois, le trigonide apparaît petit et muni de cuspides très peu développées. Le paraconide paraît moins projeté mésialement, conférant au trigonide la forme d'un triangle équilatéral en vue occlusale. Le talonide est très étroit mais allongé. La postcristide est relativement longue et droite, et rejoint le sommet d'un petit hypoconide situé plus lingualement que le protoconide.

Comparaisons et discussion : le matériel présenté ici fait écho au spécimen CBI-1-016, attribué à un rhinolophoïde par Sigé (1991). Le spécimen en question, incomplet (talon manquant), était rapproché du grand ensemble Rhinolophoïdea par « les proportions et l'angulation des crêtes de l'ectolophe, d'une part, et d'autre part l'exiguïté de la protofossa, la simplicité du protocône et de ses crêtes, la présence nettement indiquée d'un lobe distal lingual ». L'auteur soulignait également l'originalité des orientations et connections des protocrêtes qui diffèrent de la plupart des rhinolophoïdes fossiles et récents. L'abondance du matériel révélé ici permet de mieux appréhender la morphologie dentaire de ce taxon et d'affiner son statut systématique. Ainsi, *Khoufechia gunnelli* nov. gen. nov. sp. présente un ensemble de caractères que l'on retrouve de manière généralisée chez les Nycteridae (famille monogénérique [*Nycteris*]) :

- la faible hauteur des canines supérieures ;
- le développement de l'ectolophe formant un « W » ouvert ;
- la projection des styles sur la bordure buccale ;
- l'absence d'inclinaison de la bordure buccale ;
- la présence d'un double ectoflexus ;
- le postcingulum vestigial ;

- la relative réduction du complexe protocône + protocrêtes + protofosse ;
- l'orientation de la postprotocrête qui rejoint la base du métacône ;
- le fort développement du talon dont la projection est à tendance distolinguale ;
- le cingulum lingual d'épaisseur constante et modérée ;
- la forte réduction de M3 ;
- l'ouverture importante des trigonides des m1-2s, induite par la projection mésiale du paraconide ;
- l'entoconide réduit (parfois complètement absent chez les *Nycteridae* actuels) et éloigné de l'hypoconulide ;
- l'inclinaison forte de la crête oblique.

A côté de ces ressemblances existe une liste de différences plus ou moins prononcées marquant l'originalité du taxon tunisien par rapport au genre *Nycteris* :

- le cingulum de la canine est beaucoup moins épais chez *Khoufechia* que chez *Nycteris*. De plus, chez ce dernier le cingulum est fortement incurvé face linguale ;
- la P4 de *Khoufechia* possède un développement transversal plus prononcé que les P4s de *Nycteris*. Le bassin du talon est plus étendu lingualement ;
- les ectoflexus des molaires supérieures sont peu prononcés chez *Khoufechia*. Ceci s'accompagne de styles associés à l'ectolophe modérément déjetés buccalement en comparaison des formes récentes qui possèdent de profonds ectoflexus avec des styles très déjetés buccalement ;
- les M1s et M2s de *Khoufechia* présentent un protocône plus volumineux, des crêtes associées plus longues (en particulier la postprotocrête qui est absente chez *Nycteris*) et une protofosse légèrement plus étendue ;
- certains spécimens attribués à *Khoufechia* présentent un paralophe. Cette structure n'apparaît jamais sur les molaires supérieures de *Nycteridae* ;
- le cingulum lingual encerclant le bassin du talon est moins épais chez *Khoufechia* que chez *Nycteris* ;

- la p4 de *Khoufechia* est plus développée, biradiculée, et présente un protoconide et un talonide bien développés. Cette prémolaire chez les Nycteridae est extrêmement réduite et compressée mésiodistalement ;
- l'entoconide observable sur les m1/2s de *Khoufechia* est plus développé et moins déplacé mésialement. Chez les Nycteridae, l'entoconide est à peine visible, parfois absent, et se situe à la base distale du métaconide.

La famille des Nycteridae possède un registre fossile particulièrement pauvre qui comprend également un matériel dont l'attribution systématique est incertaine. Le plus ancien Nycteridae référencé à ce jour est *Chibanycteris herberti* retrouvé dans l'Oligocène inférieur du Sultanat d'Oman (Taqah, Dhofar ; Sigé et al., 1994). Les M2s de *Khoufechia* diffèrent de la M2 de *Chibanycteris* par :

- la présence de deux ectoflexus plus profonds ;
- le développement plus important du protocône et de ses crêtes ainsi qu'une protofosse plus étendue ;
- le talon mieux projeté distalement et formé par un bassin nettement plus étendu ;
- le cingulum lingual plus fin ;
- l'absence d'entoconide sur m3.

En plus de ces différences, les m3s de *Khoufechia* n'ont pas d'entoconide, ce qui l'éloigne de la m3 de *Chibanycteris* qui possède les trois cuspides du talonide de m3 bien individualisées.

La pauvreté du matériel provenant de la péninsule arabique ne permet pas une comparaison plus poussée. Mais les nettes différences présentées ici écartent la possibilité que le taxon de Chambi appartienne au genre *Chibanycteris*.

Très récemment, Sigé (2011b) mentionne la présence du genre *Nycteris* dans des localités karstiques du Quercy daté de l'Oligocène supérieur (Mas de Pauffié et La Devèse, MP26). Le taxon du Quercy présente des similitudes avec les Emballonuridae, des affinités qui ont conduit Rémy et al. (1987) à le voir comme un Emballonuridae indet. Cette attribution taxinomique est basée sur : le cône de la canine supérieure acéré, la morphologie de P4, le développement distolingual du talon, et l'ectoflexus antérieur au mésostyle (peu courant chez les Nycteridae).

Ces similitudes ont conduit Sigé (2011b) à appuyer la thèse de la parenté entre les Nyctéridae et les Emballonuridae. *Khoufechia gunnelli* présente également un talon bien développé et une canine supérieure acérée. De plus, chez *Khoufechia*, il est possible d'observer certains caractères, autres que ceux cités précédemment, qui se retrouvent de manière généralisée chez les Emballonuridae : le développement du protocône, de la postprotocrête et de la protofosse, la plus faible projection des styles de l'ectolophe, la p4 non réduite et l'entoconide mieux individualisé. Ces caractères vont dans le sens également d'une relation phylogénétique étroite entre les Nycteridae et les Emballonuridae, relation soutenue également par Miller (1907).

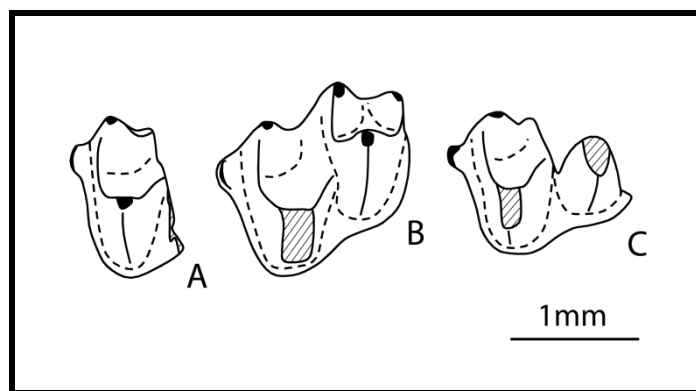


Figure V.8. Vespertilionidae gen. et sp. indet. provenant du locus 2 du Djebel Chambi dans la région de Kasserine, Tunisie ; **A**, CBI-2-179, talonide de m1/2 droite en vue occlusale ; **B**, CBI-2-182, m1/2 droite en vue occlusale ; **C**, CBI-2-181, talonide de m1/2 droite en vue occlusale.

Super-famille Vespertilionoidea Gray 1821 (Weber 1928)

Famille Vespertilionidae Gray 1821

gen. et sp. indet.

Fig. V.8 ; Planche XI

Matériel : CBI-2-182 (m1/2 droite ; Fig. V.8B) ; CBI-2-187 (trigonide de m1/2 droite) ; CBI-2-179 (Fig. V.8A), -181 (Fig. V.8C), -183, -184 et -188 (talonides de m1/2 droites) ; CBI-2-180, -185 et -186 (talonides de m1/2 gauches).

Localité et âge : Chambi (CBI) locus 2, Eocène inférieur terminal - Eocène moyen basal, Djebel Chambi, situé dans la région de Kasserine, Tunisie.

Description : Ce taxon est uniquement représenté par des spécimens fragmentaires attribuables à des molaires inférieures de taille modérée (en comparaison des autres espèces). L'essentiel du matériel consiste en des fragments de talonides et deux molaires inférieures quasi-complètes. Le trigonide est plutôt comprimé en largeur et longueur, beaucoup plus court et étroit que le talonide. Ce dernier constitue la majeure partie de la dent. Les cuspidés du trigonide sont peu élevées mais volumineuses. Le paraconide, plus petit que le métaconide et le protoconide, se projette linguomésialement. Le métaconide est droit, et presque équivalent en taille et volume que le protoconide. La crête oblique est rectiligne et relie la base de la face distale du trigonide à

l'hypoconide en s'inclinant buccodistalement. L'hypoconide est massif et occupe une position beaucoup plus buccale que le protoconide, rendant ainsi le bassin du talonide très large buccolingualement. La postcristide se projette lingualement et rejoint directement l'entoconide formant une haute paroi distale. L'hypoconulide est isolé et se situe à la base distolinguale de l'entoconide tout en étant très déjeté vers l'extrémité distale de la dent. Le talonide dessine ainsi une structure nettement myotodonte qui est par ailleurs caractéristique de la plupart des Vespertilionidae. L'entoconide, situé légèrement distalement par rapport à l'hypoconide, prend la forme d'un cône droit possédant une base très large et robuste. L'entocristide fait la jonction entre le sommet de l'entoconide et l'apex du métaconide, érigeant ainsi une haute muraille linguale au bassin du talonide. Le cingulide débute au niveau de la base mésiobuccale du métaconide et rejoint sans interruption l'hypoconulide en position distolinguale.

Comparaison et discussion : l'absence de tout autre type de dent pouvant être associé limite les comparaisons pour ce taxon. Ces molaires inférieures sont caractérisées par une structure clairement myotodonte : c'est-à-dire que la postcristide se connecte directement entre l'hypoconide et l'entoconide, isolant ainsi l'hypoconulide. Ce type de structure se retrouve très fréquemment chez les Philisidae, Vespertilionidae et les Noctilionidae (Menu et Sigé, 1971 ; Menu, 1985, 1987). La présence d'un entoconide haut et fort, un hypoconulide bas, un talonide plus large que le trigonide, sont des caractères rapprochant ces spécimens de Chambi de l'ensemble vespertilionide. *Khonsunycteris aegypticus* est un Vespertilionidae fossile attesté dans le niveau L-41 (Eocène supérieur terminal) du Fayum en Egypte (Gunnell et al., 2008). *Khonsunycteris aegyptiacus* présente également une myotodontie et une morphologie très semblable au Vespertilionidae de Tunisie. Seules quelques différences sont notables entre les deux taxons : l'entocristide présente une courbure très prononcée sur les spécimens de Chambi alors qu'elle est rectiligne chez *K. aegyptiacus* ; le bord buccal des molaires de Chambi est très incliné distalement (accompagné d'un hypoconide nettement plus bas que le protoconide), cette inclinaison paraît moins prononcée sur les molaires de *K. aegyptiacus*. Un matériel plus abondant reste toutefois nécessaire afin de préciser le degré d'affiliation entre ces deux taxons fossiles.

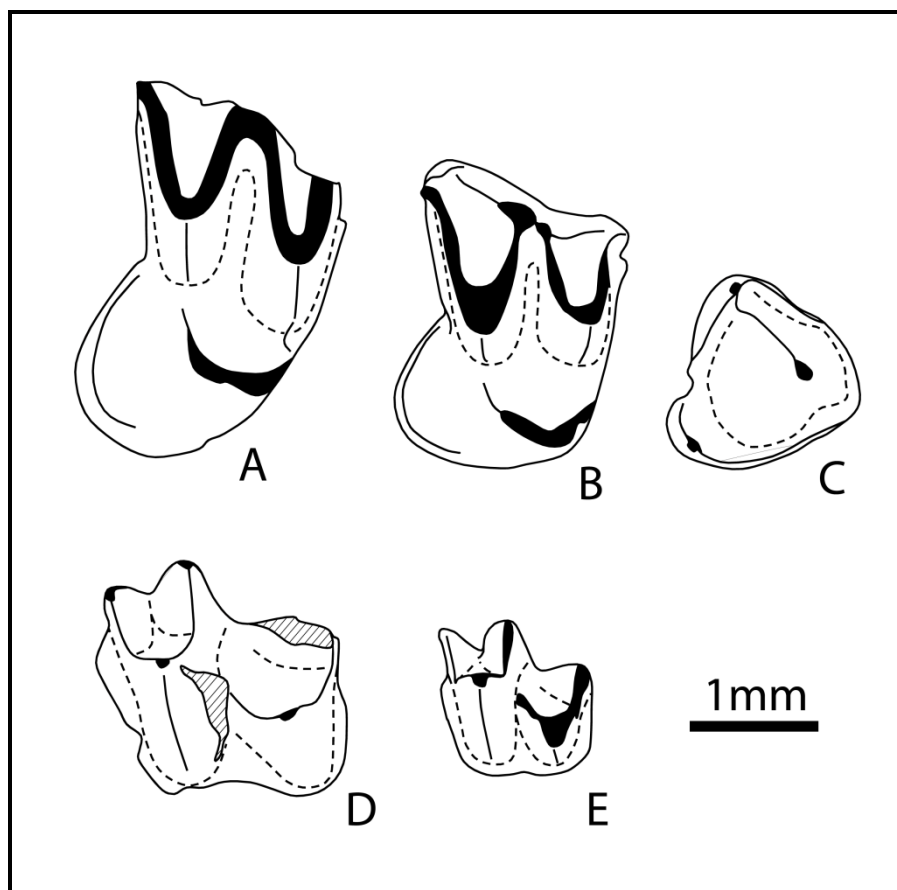


Figure V.9 : *Drakonycteris glibzegdouensis* gen. nov. sp. nov., provenant du niveau HGL50 du Glib Zegdou situé dans la région des Gour Lazib en Algérie. **A**, UM/HGL50-414, M2 droite en vue occlusale ; **B**, UM/HGL50-415, M1 droite en vue occlusale ; **C**, UM/HGL50-416, P3 droite en occlusale ; **D**, UM/HGL50-417, m1/2 gauche en vue occlusale ; **E**, UM/HGL50-418, m3 gauche en vue occlusale.

Family indet.

Genre *Drakonycteris* nov. gen.

Espèce-type : *Drakonycteris glibzegdouensis* nov. sp.

Étymologie : le nom de genre est la combinaison des mots grecs « *drakon* » (δράκων) qui veut dire dragon et « *nycteris* » (Νυκτερίδες) qui veut dire chauve-souris. Le nom du genre est une allusion au caractère mystique que dégage la découverte de ce chiroptère fossile sur le flanc du Glib Zegdou. De plus, il souligne la morphologie robuste mais originale du matériel dentaire.

Diagnose : comme celle de l'espèce-type.

Drakonycteris glibzegdouensis nov. sp.

Fig. V.9 ; Planche XII

Holotype : spécimen UM/HGL50-415, M1 droite (Fig. V.9B).

Matériel référé : UM/HGL50-416 (P3 droite ; Fig. V.9C) ; UM/HGL50-414 (M2 droite ; Fig. V.9A) ; UM/HGL50-417 (m1/2 gauche ; Fig. V.9D) ; UM/HGL50-418 (Fig. V.9E) et -419 (m3s gauches)

Localité-type et âge : niveau HGL50 du Glib Zegdou, Eocène inférieur terminal - Eocène moyen basal, situé dans la région des Gour Lazib (Sahara, Hammada du Dra) en Algérie.

Étymologie : le nom de l'espèce fait référence à la bute témoin du Glib zegdou, située dans les Gour Lazib, Algérie.

Diagnose : chiroptère possédant une morphologie dentaire robuste avec cônes et conides puissants, crêtes acérées ; une P3 massive et triangulaire munie d'un paraconide très fort mais dépourvu de bassin ; ectolophe de la M1 et de la M2 avec crêtes latérales subparallèles et à fort développement transversal, présence de deux mésostyles jumelés et accolés sur M1, cingulum buccal épais et continu, parastyle très réduit, talon développé dans le sens distolingual et ceinturé par un cingulum lingual discontinu ; molaires inférieures pourvues d'un trigonide très étroit et d'un talonide très allongé.

Description : le matériel qui est attribué à cette espèce est très pauvre mais s'écarte radicalement de la petite taille de *Pseuvespertiliavus parva* nov. gen. nov. sp. (voir plus haut).

La P3 possède trois racines dont deux en position buccale et une en position linguale (Fig. V.9C). La couronne prend une forme triangulaire en vue occlusale, légèrement plus large que longue. La bordure linguodistale est légèrement creusée formant un lobe lingual partiellement individualisé. Le paracône est particulièrement massif et haut, constituant l'essentiel de la

couronne. Son flanc lingual est pincé dans le sens mésiodistal. La face buccale est beaucoup moins étendue est moins bombée. La préparacrête est très courte et se connecte au cingulum à l'extrémité mésiale de la couronne. La postparacrête s'étend depuis l'apex du paraconide vers la bordure distobuccale de la dent, au niveau d'un relief cuspidé initié par le cingulum. Un petit conule, situé sur le cingulum, apparaît dans la région distolinguale. Le cingulum, d'épaisseur variable, est continu sur tout le contour de la couronne.

Les molaires supérieures possèdent un développement à dominance transversal, plus prononcé sur M2 (Fig. V.9A). Le bord buccal de M1 est très incliné mésiolingualement et possède un ectoflexus à peine décelable situé mésialement par rapport au mésostyle (Fig. V12B). La bordure buccale est cernée par un épais cingulum qui effectue la jonction entre le parastyle et le métastyle. Le parastyle est très réduit et se résume à une petite inflexion buccomésiale de la préparacrête. Une profonde encoche est visible en dessous du parastyle permettant l'imbrication de l'extrémité distale de la postparacrête de P4 (dont la morphologie de cette dernière est inconnue). Le mésostyle est dédoublé sur M1. Les deux mésostyles sont jumelés et accolés, si bien qu'il n'y a pas d'encoche les séparant. Le mésostyle distal est le plus volumineux des deux. Il prolonge buccodistalement la prémétacrête. La M2 ne semble pas caractérisée par ce dédoublement du mésostyle ; on retrouve à la place une large surface d'usure arrondie et continue. Le métastyle est semblable au parastyle en effectuant une petite flexion distobuccale tout en prolongeant la postmétacrête. Les crêtes de l'ectolophe sont subparallèles et étirées dans le sens de la largeur, conférant à l'ectolophe une forme en « W » peu ouverte. Le paracône et le métacône ont un volume équivalent. Ces deux cônes, sur M1, se positionnent sur le même axe mésiobuccal alors que sur M2, le paracône est décalé lingualement par rapport au métacône. Le paralophe est visible à la base du paracône de UM/HGL50-414 (Fig. V.9A). Cette petite structure semble rejoindre la préprotocrête, mais une cassure à cet endroit ne permet pas de confirmer cette jonction. Le protocône domine en hauteur et en volume le paracône et le métacône. Il est déjeté vers la partie mésiale de la molaire mais conserve une position plus distale par rapport au paracône. Les deux molaires présentent une courte préprotocrête qui rejoint le précingulum étroit. La postprotocrête est plus longue et présente un tranchant qui s'accroît vers son extrémité distobuccale. Cette crête, très incurvée lingualement s'oriente vers la base linguale du métacône sans pour autant l'atteindre. Les molaires sont pourvues d'un talon arrondi et projeté distolingualement. Le cingulum lingual, d'épaisseur modérée, encercle la partie distolinguale du

talon et remonte vers l'extrémité linguale du postcingulum. Sur M1, ces deux structures sont connectées pour ne former plus qu'un seul cingulum effectuant toute la bordure distale de la dent. Une portion du cingulum lingual, discontinue avec la partie postérieure, est visible à la base mésiolinguale du protocône.

Une seule m1/2 appartenant à cette espèce a été identifiée dans le matériel récolté au Glib Zegdou. Cette molaire inférieure possède un trigonide très étroit et un talonide dont la longueur dépasse celle du trigonide. Le paraconide est le plus faible des trois cuspidés constituant le trigonide. Le métaconide est plus robuste et droit par rapport au paraconide. Le protoconide, le plus volumineux des trois, présente un flanc fortement pincé mésiodistalement. Le talonide est altéré et sa structure ne peut pas être décrite avec précision. La partie distale de la molaire est plus basse que le trigonide mais leurs largeurs sont identiques. L'hypoconide est pincé mésiodistalement (pincement comparable à celui du protoconide). La cristide oblique, assez longue, semble rejoindre la base distale du trigonide au niveau de l'encoche entre le protoconide et le métaconide. Le cingulide bien qu'incomplet à cause de l'altération semble continu, encerclant toute la couronne à l'exception de la bordure linguale.

La troisième molaire inférieure est beaucoup plus réduite en taille que la m1/2 (environ deux fois plus petite). Le trigonide est bien formé, présentant une morphologie proche de celle observée sur m1/2, avec cependant un paraconide plus effilé. La différence de longueur entre le trigonide et le talonide est beaucoup plus ténue sur m3. Le talonide est dépourvu d'hypoconulide. La postcristide fait la jonction directe entre l'entoconide très réduit et l'hypoconide. Le cingulide de ce type de dent montre une épaisseur homogène sur les bordures mésiale, buccale et distale de la couronne.

Comparaison et discussion : le développement transversal des molaires supérieures de *Drakonycteris glibzegdouensis* nov. gen. nov. sp. rappelle les formes primitives que l'on retrouve dans l'Eocène inférieur du Bassin de Paris, soit *Icaronycteris menui* et *Archaeonycteris brailloni* (Russell et al., 1973). De plus, *D. glibzegdouensis* possède une P3 massive, triradiculée, de forme triangulaire avec un lobe lingual de faible extension. Cependant, ce nouveau taxon du Glib Zegdou présente un ensemble de caractères qui l'écarte incontestablement des chiroptères basaux (comprenant Onychonycteridae, Icaronycteridae, Archaeonycteridae, Hassianycteridae et Palaeochiropterygidae) :

- l'aspect massif des couronnes dentaires ;
- le bord buccal de M1 fortement incliné mésiodistalement ;
- la présence d'un très faible ectoflexus mésial au mésostyle (centrale et très profond chez les formes primitives, parfois double chez les *Palaeochiropterygidae*) ;
- le développement transversal de l'ectolophe et le parallélisme des crêtes ;
- le mésostyle bien développé et projeté sur la bordure buccale ;
- le double mésostyle sur M1 ;
- la forte réduction du parastyle ;
- la profonde encoche buccomésiale sous le parastyle ;
- la projection du talon ;
- le cingulum lingual discontinu d'épaisseur modérée ;
- le trigonide très étroit mais large ;
- l'élongation du talonide par rapport au trigonide.

La projection du talon des M1 et M2 est un caractère généralisé au sein des formes rhinolophoïdes, emballonuroïdes et de certaines formes noctilionoïdes. La morphologie des molaires supérieures de *Drakonycteris glibzegdouensis* s'écarte significativement du grand ensemble des *Rhinolophoidea* par :

- le développement de la P3 ;
- la forte inclinaison du bord buccal induit par le parastyle très lingual par rapport au métastyle ;
- l'ectoflexus unique et peu profond ;
- le resserrement mésiodistal du « W » de l'ectolophe ;
- le double mésostyle présent sur M1 ;
- la forte réduction du parastyle ;
- le protocône puissant ;
- la compression mésiodistale du trigonide.

La forme du Glib Zegdou possède des caractères partagés avec les Emballonuridae qui sont également représentés dans la même localité avec *Pseudovespertiliavus parva* nov. sp. (voir plus haut) :

- la présence d'une P3 (la P3 est présente et bien développée chez les formes fossiles telles que *Vespertiliavus* et *Tachypteron*, elle est cependant réduite ou absente chez les formes actuelles) ;
- l'inclinaison de la bordure buccale de M1 ;
- l'ectoflexus mésial ;
- le développement transversal de l'ectolophe ;
- l'ouverture distale de la protofosse ;
- la compression du trigonide ;
- la réduction des m3s.

Mais ces similitudes s'accompagnent de nombreuses différences qui ne permettent pas d'associer le taxon algérien avec l'ensemble emballonuroïde, notamment :

- l'élongation transversale des molaires supérieures ;
- la forte réduction du parastyle ;
- le double mésostyle sur M1 ;
- le parallélisme des crêtes de l'ectolophe ;
- la simplicité du talon dépourvu de bassin et incliné lingualement ;
- le cingulum lingual discontinu ;
- la largeur équivalente du trigonide et du talonide.

Le développement de P3, le double mésostyle, et la forte extension du talonide se retrouve chez certains Noctilionoidea insectivores. Cet ensemble, principalement sud-américain, présente de manière générale des caractères qui ne sont pas observés chez *Drakonycteris*. Il s'agit notamment :

- du talon individualisé formant un lobe distolingual ;
- de l'hypocône bien développé ;
- de l'ectolophe ouvert ;
- du double ectoflexus très prononcé et accentué par une forte projection buccale du mésostyle ;
- du parastyle en crochet projeté mésialement ;
- de la compression buccolinguale du protocône.

La projection linguodistale du talon ne paraît pas compatible avec une morphologie vespertilionoïde. Toutefois, *Drakonycteris* possède certaines similitudes avec cet ensemble de chiroptères :

- le développement transversal des molaires supérieures ;
- l'orientation et l'étirement buccomésial des crêtes de l'ectolophe ;
- la simplicité de la partie linguale des molaires supérieures ;
- la puissance du protocône ;
- l'élongation du talonide.

La présence de deux mésostyles sur la M1 de *Drakonycteris* est une caractéristique des Philisidae (Sigé, 1985, 1991 ; Sigé et al., 1994 ; Gunnell et al., 2008 ; Ravel et al., 2012). De plus, le taxon algérien partage avec les Philisidae une denture robuste dénotant une certaine puissance de l'appareil masticateur. Cependant, *Drakonycteris* diffère des Philisidae par le rapprochement et la réduction des mésostyles (séparés par une profonde encoche chez *Philisis* et *Witwatia*), l'inclinaison du bord buccal de M1, l'absence d'une extension distobuccale de la prémétacrête, la forte réduction du parastyle, la profonde encoche mésiobuccale et la projection distolinguale du talon.

Drakonycteris présente une morphologie dentaire, particulièrement au niveau des molaires supérieures, combinant un ensemble de caractères inédits au sein des chiroptères ne permettant pas de statuer sur son rang familial. Il est possible que ce taxon reflète, à l'image des Philisidae, l'endémisme de certains chiroptères africains au cours du Paléogène. Cependant en l'absence d'indices plus fournis l'attribution familiale reste en suspend. De plus, il est tout à fait

possible qu'un matériel plus abondant puisse confirmer la présence d'une nouvelle famille de chiroptère au Glib Zegdou.

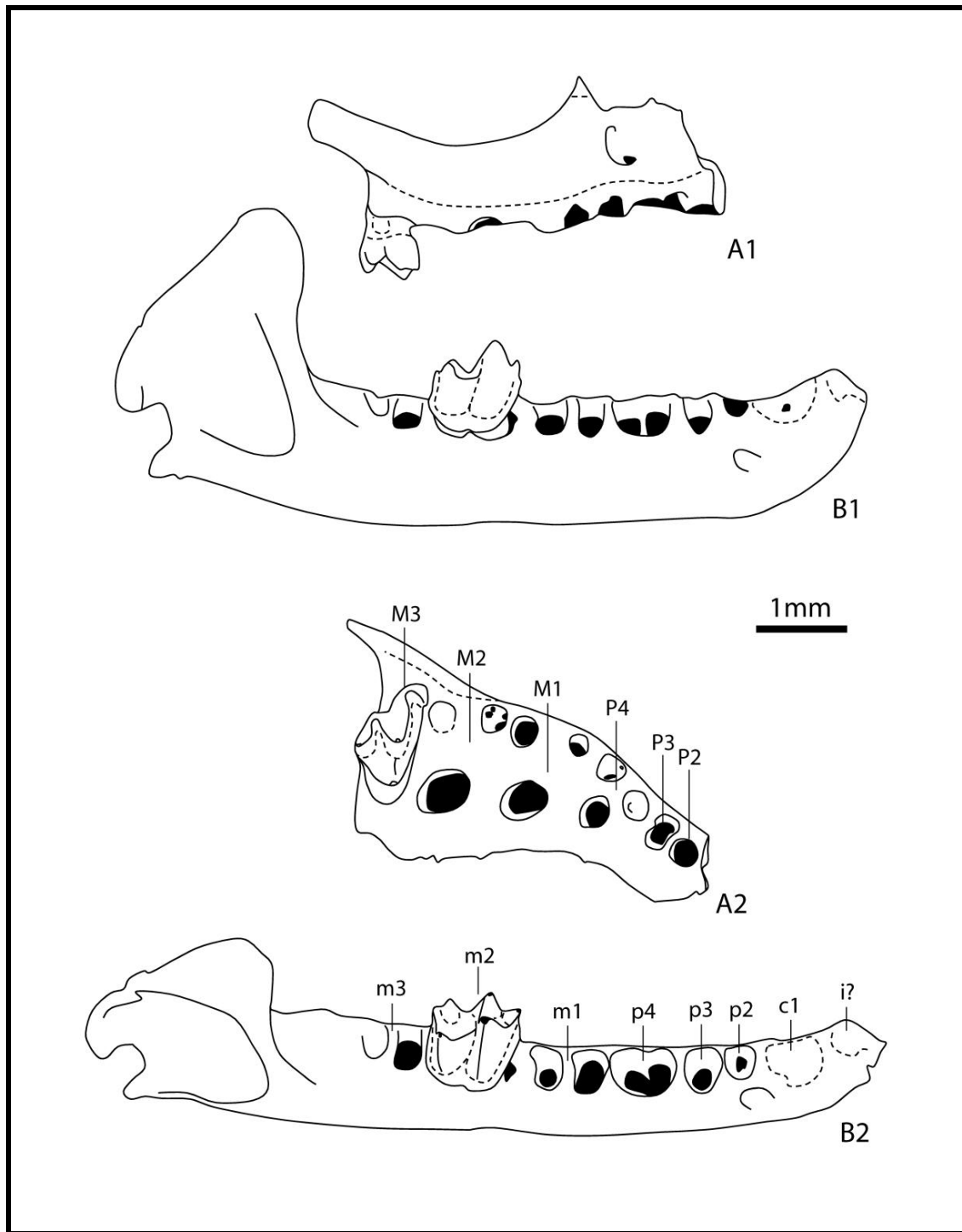


Figure V.10. Maxillaire et dentaire de *Chambinycteris pusilli* nov. gen. nov. sp. provenant des loci 2 et 3 du Djebel Chambi dans la région de Kasserine, Tunisie. **A**, CBI-2-189, fragment de maxillaire droit portant une M3 en vue buccale (**A1**) et occlusale (**A2**) ; **B**, CBI-2-190, dentaire droit portant m2 en vue buccale (**B1**) et semi-occlusale (**B2**).

Famille indet.

Chambinycteris nov. gen.

Espèce-type : *Chambinycteris pusilli* nov. sp..

Étymologie : le nom de genre fait référence à la localité de Chambi où les spécimens ont été récoltés.

Diagnose : comme celle de l'espèce-type.

Chambinycteris pusilli nov. sp.

Figs. V.10, V.14 et V.15 ; Planches XIII & XIV

Holotype : spécimen CBI-2-189, fragment de maxillaire droit portant M3 et présentant les alvéoles de P2 à M2 (Fig. V.11A).

Matériel référencé : CBI-2-204 et CBI-3-016 (M1s gauches ; Fig. V.11C) ; CBI-2-190 (mandibule droite portant m2 ; Fig. V.10B) ; CBI-2-196 et -197 (C1s gauches) ; CBI-3-015 (M3 gauche) ; CBI-2-206 et -207 (c1s droites).

Localité-type et âge : Chambi (CBI) loci 2 et 3, Eocène inférieur terminal - Eocène moyen basal, Djebel Chambi, situé dans la région de Kasserine, Tunisie.

Étymologie : le nom de l'espèce vient du latin « *pusilli* » qui veut dire chétif, en raison de la petite taille et de l'aspect fragile de cette espèce.

Diagnose : chiroptère ayant une formule dentaire $?/I; 1/1C; 3/3P; 3/3M$. Orbite très en avant du crâne ; mandibule a processus coronoïde haut et arrondi. Canines supérieures et inférieures réduites ; P2 uniradiculée de taille équivalente à P3 ; bord buccal de M1 bien incliné, ectolophe formant un « W » bien ouvert mais comprimé buccolingualement ; talon fortement projeté distolingualement muni d'un bassin très réduit ; cingulum lingual épais formant un petit

hypocône ; M3 avec métacône bien formé, paralophe et cingulum lingual peu prononcés. p2 et p3 uniradiculées ; molaires inférieures nyctalodontes avec trigonide et talonide de largeur et longueur équivalentes ; entoconide faible et incliné distalement ; talonide plus long mais aussi large que le trigonide.

Description : le maxillaire CBI-2-189 (Fig. V.10A) permet d'identifier la composition d'une grande partie de la rangée dentaire. Celle-ci comprend :

- une P2 monoradiculée ; l'alvéole de cette dent est de taille similaire à celle de P3 et se positionne sur l'axe de la rangée dentaire ;
- une P3, dont la présence est attestée par une alvéole. Cette alvéole présente une extension transversale et un léger étranglement central, ce qui suggère que cette dent possédait deux racines fusionnées ;
- une P4 triradiculée. Les trois alvéoles sont identiques en taille. Les deux alvéoles distales sont placées sur le même axe buccolingual et la troisième est positionnée centromésialement par rapport aux deux autres ;
- trois molaires (M1, M2 et M3, dont M3 est préservée sur le maxillaire) triradiculées. Les deux alvéoles buccales des M1-2s sont arrondies et de taille équivalente. La troisième, en position linguale et légèrement désaxée distalement, est la plus grande.

En vue occlusale, l'os maxillaire s'amincit fortement vers la partie mésiale, induisant ainsi une inclinaison prononcée du bord latéral. Le fragment a conservé une partie du bord externe de l'orbite. L'arcade orbitaire s'avance jusqu'au niveau de l'alvéole distale de P4 où il devient fortement ascendant. Aussi, l'orbite était de toute évidence développée considérablement vers l'avant du crâne. Une portion antérieure de l'arcade zygomatique est également observable. Le processus zygomatique s'incline fortement distofrontalement par rapport à la bordure ventrale tout en gardant une hauteur constante jusqu'au niveau de sa cassure. La paroi externe du maxillaire sous-jacente à l'orbite est très haute. La bordure buccale est rectiligne depuis M3 jusqu'à P2. Le foramen infraorbitaire est situé antérieurement et ventralement par rapport à l'orbite, soit au niveau de P4.

La M3 du maxillaire CBI-2-189 est similaire au spécimen isolé n°CBI-3-015 (Fig. V.11D). Ces M3s possèdent un fort développement transversal. Seule la postmétacrête est absente de l'ectolophe. Le métacône est bien formé et se positionne sur le même axe mésiodistal que le paracône. Le volume de ces deux cônes est identique. Le parastyle forme un crochet arrondi à l'extrémité de la prémétacrête. Le mésostyle est bien projeté buccalement provoquant un fléchissement de la bordure buccale de la couronne. Un paralophe émerge depuis la base du paracône et prend une direction linguale vers le protocône. Le protocône est moins élevé que le paracône et le métacône, mais il est plus long et large. La préprotocrête rejoint le large précingulum tandis que la postprotocrête gagne la base linguale du métacône au niveau de la bordure distale. Le bord lingual est arrondi sur la M3 du spécimen CBI-2-189. Sur CBI-3-015, un renflement se distingue à la base distolinguale du protocône suggérant la présence d'un cingulum lingual peu individualisé.

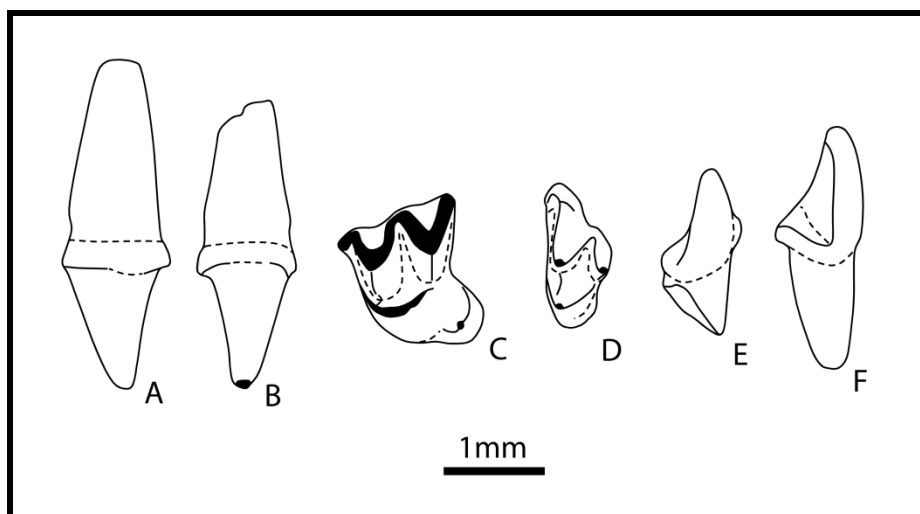


Figure V.11. *Chambinycteris pusilli* nov. gen. nov. sp. provenant des loci 2 et 3 du Djebel Chambi dans la région de Kasserine, Tunisie. **A**, CBI-2-196, C1 gauche en vue buccale ; **B**, CBI-2-197, C1 gauche en vue linguale ; **C**, CBI-2-204, M1 gauche en vue occlusale ; **D**, CBI-3-015, M3 gauche en vue occlusale ; **E**, CBI-2-206, c1 droite en vue buccale ; **F**, CBI-2-207, c1 droite en vue distolinguale.

La canine supérieure est très simple (Figs. V.11A et B). Le cône principal, peu élevé et arrondi au niveau de l'apex, se divise en une surface buccale convexe et une surface linguale plate. Ces deux surfaces sont séparées par des crêtes sagittales qui s'accroissent vers la base du cône. La couronne est ceinturée par un cingulum épais et continu. Le cingulum est bien individualisé sur la face linguale mais s'affine très nettement côté buccal.

La compatibilité du spécimen CBI-2-199 avec le maxillaire est testée Fig. V.12 selon une superposition des spécimens en 2D. La dent isolée présente une taille trop importante pour le maxillaire. Néanmoins, la différence de taille est peu significative et constitue la plus forte compatibilité parmi l'ensemble des molaires référencées. M1 est très comprimée buccolingualement et possède un important talon projeté distolingualement. Le bord buccal est incliné mésiolingualement. Les deux ectoflexus sont très légèrement creusés. L'ectolophe, fortement comprimé buccolingualement forme un « W » bien ouvert. L'orientation fortement distobuccale de la postmétacrête et sa longueur légèrement plus importante que les autres crêtes confère à l'ectolophe une dissymétrie modérée. Le parastyle est recourbé mésialement et se situe plus lingualement que le mésostyle ou le métastyle. Le mésostyle est bien déjeté sur le bord buccal. Sur la bordure mésiale, le parastyle fléchit brutalement mésiolingualement. A l'opposé, le métastyle est plus simple et effectue le prolongement buccal de la postmétacrête. Le paracône est placé plus lingualement que le métacône. Le métacône est fortement pincé mésiodistalement mais il reste de taille équivalente au paracône. Le protocône est comprimé buccolingualement et se projette vers l'extrémité mésiale de la dent. Il est plus étiré sur l'axe mésiodistal que le paracône et le métacône. La préprotocrête assez courte fait la jonction avec le précingulum. Le paralophe prend une direction mésiolinguale depuis la base du métacône. La postprotocrête prend une direction quasi horizontale depuis le sommet du protocône. Elle se termine au niveau d'une encoche située à la base du métacône. Le talon, fortement projeté distolingualement, est muni d'un bassin très court, ceinturé par un cingulum lingual épais. Le cingulum porte un petit hypocône qui se positionne distolingualement par rapport au protocône.

Le spécimen CBI-2-190 correspond à un dentaire quasi-complet portant une m2 (Fig. V.10B). L'ensemble des alvéoles sont conservées. La rangée dentaire comprend :

- une p2 monoradiculée, qui est la plus petite des dents jugales. L'alvéole est significativement plus réduite que celle de p3. Sa position est axée sur l'ensemble de la rangée ;
- une p3 monoradiculée. L'alvéole de cette dent est de même largeur que celle de p4 ;
- une P4 présentant deux alvéoles fusionnées, ce qui laisse supposer que cette dent possédait deux racines ;

- une série complète de molaires (m1, m2 et m3) toutes biradiculées et positionnées selon un même axe mésiodistal.

La branche montante de l'apophyse coronoïde forme un quasi angle droit avec le ramus horizontal. Le sommet de l'apophyse est arrondi. La fosse massétérique est très profonde et très étendue dans le sens de la hauteur. Le condyle et l'apophyse angulaire n'ont pas été préservés. La hauteur du ramus horizontal est constante et supérieure à la hauteur de la molaire. Le ramus commence à s'incurver toutefois au niveau de p2 et s'affine brusquement au niveau des incisives. La facette symphysaire, visible côté lingual, est inclinée distalement, soulignant l'élancement mésial du ramus. Le foramen mentonnier est visible sur le ramus entre l'alvéole de p2 et celle de la canine.

Les canines inférieures possèdent une couronne munie d'un unique tubercule (Figs. V.11E et F). La face linguodistale de ce tubercule est plane et se connecte à un très court bassin situé à la base de la couronne. A l'opposé, la face buccomésiale est beaucoup plus étendue et convexe. Les deux faces sont délimitées par une crête orientée lingualement et une crête orientée buccalement. Le cingulide forme deux petits lobes : l'un en position distolinguale et l'autre en position mésiolinguale. Le cingulide est absent sur la bordure buccale.

La molaire présente sur le dentaire (m2) possède un trigonide légèrement comprimé distomésialement (Fig. V.10B). La largeur du triangle mésial est similaire à celle du triangle distal. Le talonide est par contre légèrement plus allongé. Les trois cuspides du trigonide sont bien individualisées et droites. Le paraconide, le plus réduit des trois cuspides du trigonide, est très légèrement incliné vers la bordure mésiale. Le métaconide est plus redressé et plus volumineux que le paraconide. Le protoconide, dominant en taille les deux autres cuspides, présente un pincement mésiodistal modéré. Le talonide présente un schéma nyctalodonte classique : l'hypoconide et l'hypoconulide sont très réduits, et sont connectés par la postcristide, isolant ainsi l'entoconide. Le flanc buccal de l'hypoconide, tout comme celui du protoconide, est légèrement pincé mésiodistalement. La cristide oblique remonte sur le bord distal du trigonide et rejoint l'encoche laissée entre le protoconide et le métaconide. L'hypoconulide très réduit est positionné distalement par rapport à l'entoconide. Ce dernier est incliné distalement et forme une fine pointe dont la hauteur reste inférieure à celle du métaconide. Le cingulide cerne tout le contour de la couronne (à l'exception de la bordure linguale) en ayant une épaisseur constante.

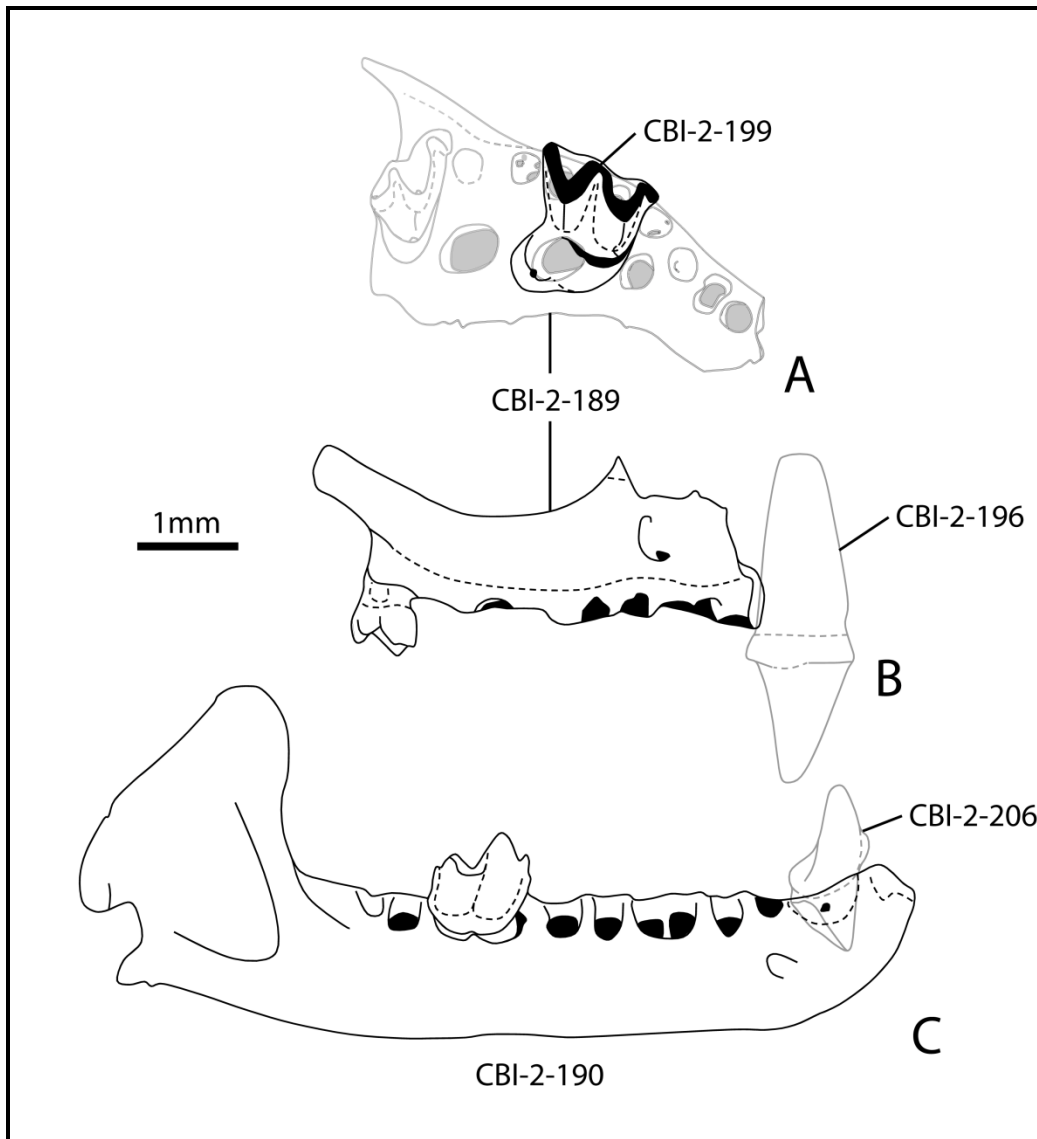


Figure V.12. Essai de compatibilité entre les spécimens du Jebel Chambi attribué à *Chambinycteris pusilli* par superposition en 2 dimensions. **A**, test de compatibilité entre la M1 isolée CBI-2-199 (en miroir) et le maxillaire CBI-2-189, vue occlusale ; **B**, test de compatibilité entre la canine supérieure isolée CBI-2-196 et le maxillaire CBI-2-189, en vue buccale ; **C**, test de compatibilité entre la canine inférieure isolée CBI-2-206 et le dentaire CBI-2-190, en vue semi-buccale.

Comparaison et discussion : la composition de la rangée dentaire (?I, 1/1 C, 3/3 P, 3/3M) de *Chambinycteris pusilli* nov. gen. nov. sp. rappelle la condition observée chez les formes primitives de chiroptères. En effet, ces dernières présentent des rangées dentaires inférieures et supérieures complètes (seul P1 et p1 sont absentes). La projection verticale de la branche montante du processus coronoïde est également courante chez les formes primitives comme par exemple chez *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, et *Palaeochiropteryx*. En revanche,

C. pusilli présente également de nombreuses différences qui ne correspondent pas à ce que l'on attend d'une forme primitive :

- P3 possède deux racines fusionnées ;
- M3 est beaucoup plus développée et ne possède pas de cingulum bien individualisé ;
- les deux ectoflexus sont très faibles ;
- sur M1, l'ectolophe est plus ouvert mais comprimé dans le sens buccolingual ; le mésostyle est déjeté sur la bordure buccale ; le bord buccal est fortement incliné ; le protocône est comprimé buccolingualement ; la présence d'un petit hypocône ; le talon est fortement projeté distolingualement ; l'hypocône est présent mais très réduit ;
- p3 possède une seule racine ;
- sur m2, l'hypoconulide est très réduit, sans déplacement buccal, et son trigonide est comprimé mésiodistalement.

Prenant en considération ces différences, il apparaît évident que *Chambinycteris pusilli* s'écarte des formes primitives et possède plutôt une morphologie moderne dont les affinités avec une famille actuelle restent à déterminer. Le matériel référé à *C. pusilli* montre dans sa globalité certaines affinités avec les deux grands ensembles de chiroptères modernes que sont les Rhinolophoidea et les Emballonuroidea.

Chez *C. pusilli*, M1 possède des caractéristiques communes avec le grand ensemble des Rhinolophoidea : l'ouverture de l'ectolophe, la présence d'un talon bien développé, l'aspect comprimé de la molaire, le double ectoflexus, la projection du mésostyle. Elle s'en écarte malgré tout par la forte inclinaison du bord buccal (partagé uniquement avec *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*) *africanum* nov. sp. [voir plus haut]), l'élongation de la postprotocrête, la projection très distale du talon et la présence d'un faible hypocône. Ces différences s'ajoutent à celles rencontrées avec le reste du matériel :

- le maxillaire possède une P3 et une P2, toutes les deux placées sur l'axe de la rangée dentaire. La P2 est absente chez les rhinolophoïdes actuels et fossiles. Quand elle est présente, la P3 uniradiculée est très réduite et déjetée sur le bord buccal chez les Rhinolophoidea ;

- M3 présente un développement et une morphologie similaire à celle des Rhinolophidae. Seul le paralophe et l'absence d'un fort amincissement lingual de la couronne diffère ;
- parmi les Rhinolophoidea, les Rhinolophidae et les Hipposideridae fossiles possèdent trois prémolaires inférieures. Cependant, chez ces derniers, p3 est conservée sous une forme vestigiale, et elle est déjetée sur le bord buccal. Le dentaire de *C. pusilli* présente une alvéole de p3 plus importante que celle de p2. La p3 paraît donc bien développée et n'est pas déjetée sur le bord buccal comme chez les rhinolophoïdes ;
- la position très antérieure de l'orbite et la position isolée du foramen infraorbitaire diffèrent de ce qu'il est possible d'observer chez les rhinolophoïdes (une orbite plus reculée et un foramen infraorbitaire plus proche de l'orbite) ;
- la bordure buccale du maxillaire est rectiligne, ce qui diffère de la forte inclinaison frontomésiale observée chez les rhinolophoïdes actuels ;
- le dentaire possède un ramus horizontal assez haut, une apophyse coronoïde très élevée et peu allongée. Seul les Hipposideridae possèdent une branche montante très haute. Cependant l'apophyse coronoïde est plus pointue et inclinée distalement ;
- m2 diffère des molaires inférieures des rhinolophoïdes par son trigonide comprimé mésiodistalement et par l'inclinaison distale de l'entoconide.

Certaines ressemblances concernant l'ensemble du matériel existent entre *Chambinycteris pusilli* et l'ensemble Emballonuroidea et plus particulièrement les Emballonuridae actuels :

- la forte inclinaison de la bordure buccale de M1 est courante chez les Emballonuridae ;
- le développement du talon très prononcé est également une caractéristique que l'on retrouve chez les Emballonuridae et chez les Nycteridae ;
- la position très avancée de l'orbite ;
- la hauteur importante du processus coronoïde par rapport à la hauteur de la rangée dentaire ;
- l'inclinaison distale de l'entoconide ;
- la compression mésiodistale du trigonide.

Chambinycteris pusilli possède une P2 et une P3 dont les tailles semblent équivalentes. Les emballonuroïdes actuels ont perdu leur P3, et en outre, P2 est souvent réduite voir absente (en particulier chez les Nycteridae). Au niveau de la rangée inférieure, le taxon tunisien présente les trois prémolaires avec une p2 qui semble légèrement plus importante que p3. Les Emballonuridae et les Nycteridae actuels possèdent uniquement deux prémolaires : chez les Nycteridae, la p4 est très réduite avec une couronne à développement transversal par rapport à la rangée dentaire, la p3 est absente, et la p2 est plus imposante que la p4 ; chez les Emballonuridae actuels, la p3 est également perdue, la p4 est cependant mieux développée et supérieure en taille à la p2. La formule dentaire de *C. pusilli* se rapproche d'avantage des formes fossiles emballonuroïdes qui présentent des rangées dentaires plus complètes, en particulier les genres *Vespertiliavus* et *Tachypteron* qui conservent des prémolaires intermédiaires, supérieures et inférieures. Cependant les différences entre le taxon tunisien et les emballonuroïdes sont nombreuses :

- chez *Chambinycteris pusilli*, M1 présente des ectoflexus très faiblement creusés, conférant à la dent un bord buccal quasi rectiligne ;
- la morphologie de l'ectolophe diffère des Emballonuridae par son ouverture et sa symétrie plus accentuée et des Nycteridae par sa compression buccolinguale ;
- la morphologie du talon diffère significativement de la morphologie du talon des molaires supérieures des Emballonuroïdea en général, et ce par sa forte inclinaison linguale, la réduction du bassin cerné par un cingulum épais mais de faible extension ;
- si le développement de M3 de *C. pusilli* est proche du développement des M3s des Emballonuridae en général, la présence d'un paralophe et d'une ébauche de cingulum lingual sont des différences significatives qui les séparent ;
- l'aspect du dentaire de *C. pusilli* est singulier comparé à celui des Emballonuroïdea, notamment par la hauteur relativement importante et homogène du ramus horizontal, la branche montante relativement plus haute et droite ainsi que le processus coronoïde plus arrondi ;
- au niveau des molaires inférieures, la m2 de *C. pusilli* présente un trigonide et un talonide de dimensions équivalentes et un entoconide modéré très légèrement incliné distalement. Chez les Nycteridae les molaires inférieures ont un talonide nettement plus réduit que le

trigonide, l'entoconide est très réduit voir absent et il se situe proche de la base du métaconide. Chez les Emballonuridae, c'est le talonide qui est plus large et long que le trigonide, l'entoconide est élevé et fortement incliné distalement.

- Les canines supérieures et inférieures de *C. pusilli* montrent une morphologie très réduite et simple que l'on ne retrouve pas chez les Emballonuroïdes.

Chambinycteris pusilli montre une morphologie qui combine à la fois des caractères observés chez les rhinolophoïdes et d'autres observés plus couramment chez les emballonuroïdes. Cette combinaison a déjà été relevée dans le Quercy avec la famille des Mixopterygidae (Maitre et al., 2008). Cette famille est documentée avec un abondant matériel provenant uniquement du Sud Ouest de la France depuis la fin de l'Eocène moyen (MP13, Saint Maximin) jusqu'à l'Oligocène supérieur (MP25, l'Escoufle). Les Mixopterygidae regroupent 2 genres (*Mixopteryx* et *Carcinipteryx*) incluant à eux deux, quatre espèces. La famille est définie par un ensemble de caractère qui diffère cependant radicalement de la morphologie de *Chambinycteris pusilli* :

- l'ectoflexus relativement profond entre le parastyle et le mésostyle ;
- la projection du talon à dominance distale ;
- l'extension du bassin du talon (le bassin du talon est très étendu sur *Mixopteryx*, il l'est beaucoup moins sur les dents de *Carcinipteryx*) ;
- le développement de M3 plus réduite (uniquement pour *Mixopteryx*) ;
- entoconide médian et droit ;
- absence de p3 ;
- le trigonide des molaires inférieures plus ouvert et de largeur inférieure à celle du talonide ;
- les canines inférieures et supérieures recourbées distalement et possédant un cingulum mieux défini ;
- les cuspidés du trigonide moins individualisées ;
- l'absence d'hypocône ;
- l'inclinaison et la hauteur moins importante de la branche montante du processus coronoïde.

Le regroupement du matériel dentaire attribué à *Chambinycteris pusilli* est basé en grande partie sur sa petite taille qui ne peut correspondre à aucun autre taxon de la localité. Les tests de compatibilité par superposition en 2D restent convaincants et permettent de mieux cerner la morphologie de ce taxon. Les comparaisons montrent l'association de caractères que l'on retrouve pour certains chez les Emballonuroïdea et pour d'autres chez les Rhinolophoïdea, et plus précisément chez les formes les plus primitives des ces grands ensembles. Ce constat peut suggérer l'appartenance de *Chambinycteris* à un groupe souche encore non identifié, et qui précéderait la divergence de ces grands groupes.

B – Analyse cladistique

B.1 Hipposideridae et Rhinolophidae

B.1.1 Matériel et méthode

Sélection des caractères : le but de cette analyse cladistique est d'évaluer au sein du clade regroupant Hipposideridae et Rhinolophidae la position phylogénétique des fossiles *Palaeophyllophora? tunisiensis* nov. sp. et *Hipposideros (Pseudorhinolophus africanum)* nov. sp. découverts à Chambi. Ces deux fossiles sont documentés uniquement par des dents isolées. C'est pourquoi 54 caractères ont été choisis en relation avec la morphologie dentaire et 6 autres ont été choisis sur la mandibule (Annexe 3, Part. 3). L'ensemble des caractères est repris de l'analyse présentée dans le Chapitre II. Afin de tester la robustesse des nœuds, 44 caractères crâniens et postcrâniens définis dans l'analyse cladistique de Hand et Kirsch (2003) ont été rajoutés à la matrice initiale.

Sélection des taxons : le groupe externe est choisi afin d'enraciner l'arbre et de permettre une polarisation des caractères *a posteriori* selon la méthode de Watrous et Wheeler (1981). Il est constitué de 3 taxons primitifs découverts dans l'Eocène européen : *Icaronycteris menui* Russell et Savage 1973, et *Archaeonycteris brailloni* Russell et Savage 1973 proviennent tout deux de l'Eocène inférieur du Bassin de Paris en France (Mutigny et Avenay, MP8+9) ; *Palaeochiropteryx tupaïodon* Revilliod 1917 provient de l'Eocène moyen de Messel (MP11) en

Allemagne. La sélection des taxons constituant le groupe interne a été réalisée de façon à introduire des formes fossiles et actuelles appartenant aux Hipposideridae et aux Rhinolophidae. En plus de *Palaeophyllophora? tunisiensis* et *Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum* récoltés dans l'Eocène inférieur terminal – Eocène moyen basal de Chambi, l'échantillonnage des taxons fossiles inclut plusieurs espèces appartenant aux mêmes genres, toutes provenant de localités européennes : *Palaeophyllophora quercyi* Revilliod, 1917 et *P. oltina* Delfortrie 1873 trouvés dans les remplissages karstiques de l'Eocène moyen et supérieur du Quercy (Sud Ouest de la France ; MP18 pour *P. oltina* et MP16 à MP19 pour *P. quercyi*) ; *Hipposideros (Pseudorhinolophus) schlosseri* Revilliod 1917 documenté depuis l'Eocène moyen (MP16) jusqu'à l'Oligocène inférieur (MP22) du Quercy, et *H. (Ps.) bouziguensis* Sigé 1978 décrit dans les phosphorites de Bouzigues (Sud de la France) et daté du Miocène inférieur. Les Rhinolophidae fossiles comprennent *Vaylatsia prisca* Revilliod 1920 provenant des poches karstiques du Quercy depuis le niveau MP17a (Eocène supérieur) jusqu'au niveau MP23 (Oligocène inférieur), et *Bianfua shanghuangensis* Ravel et al. (en préparation), provenant des karsts de Shanghuang en Chine et datés du milieu de l'Eocène moyen (cf. Chap. II). Les Hipposideridae actuels sont représentés par les espèces *Hipposideros bicolor* Temminck 1834 et *H. lankadiva* Kelaart 1850, qui sont communes dans le Sud Est de l'Asie (Hill et al., 2009). Les Rhinolophidae actuels comprennent *Rhinolophus ferrumequinum* Schreber 1774 et *Rhinolophus hipposideros* Bechstein 1800. Ces deux espèces sont très répandues de l'Afrique du Nord jusqu'à l'Asie de l'Est, en passant par l'Europe.

Analyse de parcimonie : étant donné le faible nombre de taxon (15), l'analyse a été effectuée en utilisant l'algorithme de recherche « *Branch and Bound* » (Annexe 3, Part. 3, Tab. A3.3). La méthode et les logiciels utilisés sont expliqués au chapitre I.

B.1.2 Résultats

Les recherches ont fourni un seul arbre (Fig. V.13) de 129 pas, avec un indice de consistance (I.C.) de 0.488 et un indice de rétention (I.R.) de 0.683. La même topologie est obtenue en considérant les caractères crâniens et postcrâniens. L'arbre obtenu possède 165 pas,

avec un I.C. de 0,593 et un I.R. de 0.707 (Fig. V.13). La topologie qui en résulte représente les Rhinolophidae et les Hipposideridae comme deux groupes monophylétiques bien distincts.

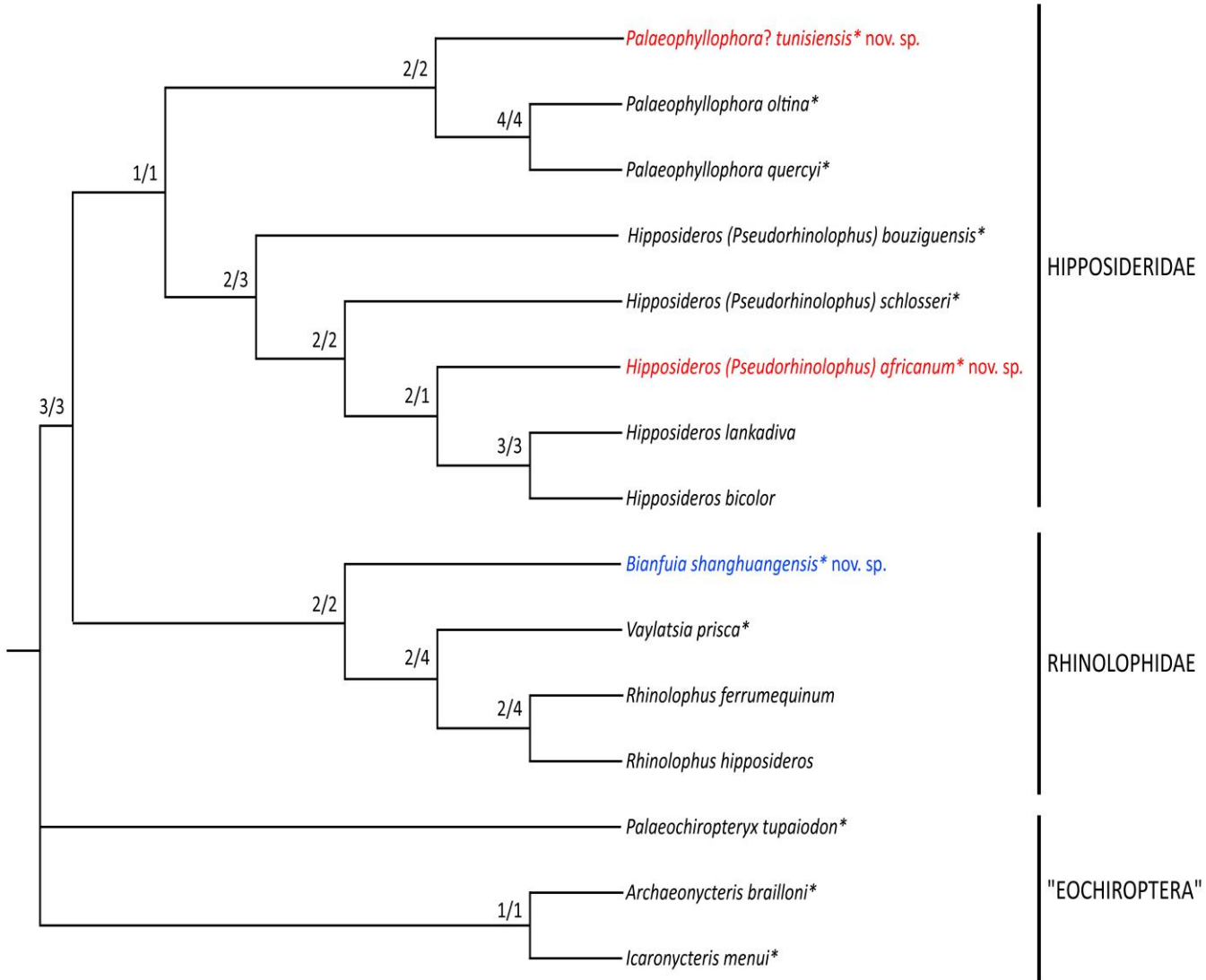


Figure V.13. Arbre le plus parcimonieux (129 pas, I.C.= 0.488 et I.R.= 0.683) issue de l'analyse cladistique en « Branch and Bound » réalisée à partir de 61 caractères dentaires et mandibulaires. Un seul arbre présentant une topologie similaire (165 pas, I.C.= 0.593 et I.R.= 0.683) est également obtenu à partir de l'analyse utilisant à la fois les caractères dentaires, crâniens et postcrâniens. Les caractères crâniens et postcrâniens sont issus de Hand et Kirsch, 2003. Les indices de Bremer sont indiqués en haut à gauche de chaque nœud. L'indice le plus à gauche correspond à la robustesse du nœud obtenue à partir de l'analyse basée uniquement sur les caractères dentaires et mandibulaires, celui de droite correspond à la robustesse du nœud obtenue après l'analyse comprenant l'ensemble des caractères dentaires, crâniens et postcrâniens. Les noms d'espèces suivis d'un « * » indiquent une espèce fossile. Le taxon en bleu représente l'espèce provenant de Shanghuang. Les espèces en rouge sont les taxons provenant de Chambi.

Les Hipposideridae forment un clade constitué des *Palaeophyllophora*, des deux espèces actuelles du genre *Hipposideros*, et des espèces du sous-genre *Pseudorhinolophus*. Le clade des Hipposideridae est supporté par une synapomorphie non ambiguë et non homoplasique qui est l'extension de la postprotocrista, laquelle ne rejoint ni le cingulum lingual ni le postcingulum (48^1 : I.C.= 1 ; I.R.= 1). Deux autres synapomorphies caractérisent les Hipposideridae : l'absence d'un cingulum buccal sur C1 (29^1 : I.C.= 0.50 ; I.R.= 0.83), cependant présent chez *P. oltina*, et l'absence d'un lobe mésiobuccal sur P4 (35^1 : I.C.= 1 ; I.R.= 1) qui est ambiguë pour les deux taxons de Chambi (leur P4 est inconnue). Au sein des Hipposideridae les *Palaeophyllophora*, forme un groupe naturel (Bremer = 2/2) bien soutenu par deux synapomorphies non homoplasiques et non ambiguës : la largeur du talonide inférieure à celle du trigonide (24^1 : I.C.= 0.66 ; I.R.= 0.66), et la protofossa n'ayant pas d'extension buccale (46^1 : I.C.= 1 ; I.R.= 1). Ce clade s'embranché à la base de tout les autres Hipposideridae. Le genre *Hipposideros sensu lato* (Bremer = 2/3) se définit par l'absence d'une p3 vestigiale (12^1 : I.C.= 1 ; I.R.= 1). Néanmoins, cette caractéristique ne peut pas être démontrée chez *H. (Ps.) africanum*. Le sous-genre *Pseudorhinolophus* apparaît totalement paraphylétique, comprenant une succession d'embranchement à la base des *Hipposideros*. *H. (Ps.) bouziguensis* se place à la base du clade, suivi de *H. (Ps.) schlosseri* et enfin de *H. (Ps.) africanum*. Le genre *Hipposideros sensu stricto*, constitué des deux espèces actuelles (*Hipposideros lankadiva* et *Hipposideros bicolor*), forme le groupe couronne des Hipposideridae. Ce dernier se définit par l'absence d'un rétrécissement mésiodistal des molaires supérieures à mi largeur de la couronne (37^1 : I.C.= 1 ; I.R.= 1). Les Rhinolophidae incluent les fossiles *Bianfua shanghuangensis* et *Vaylatsia frequens* ainsi que les deux espèces actuelles *Rhinolophus ferrumequinum* et *R. hipposideros*. Le groupe frère des Hipposideridae se caractérise ici par : l'apophyse coronoïde basse (1^1 ; I.C.= 1 ; I.R.= 1), la forte extension transversale du bassin de P4 (33^1 ; I.C.= 1 ; I.R.= 1), et le cingulum lingual discontinu qui présente cependant une convergence avec *H. (Ps.) africanum* (52^1 : I.C.= 0.50 ; I.R.= 0.75). L'agencement des taxons qui constituent le clade des Rhinolophidae est similaire au résultat obtenu de la précédente analyse (cf. Chap. II). Le taxon de Shanghuang (*Bianfua*) apparaît comme le plus basal des Rhinolophidae. Puis *Vaylatsia frequens* se positionne à la base du groupe couronne formé des deux espèces actuelles.

B.1.3 Discussion de l'arbre phylogénétique

B.1.3.a) Discussion sur le genre *Palaeophyllophora*

Le genre *Palaeophyllophora* semble être le premier témoin de la famille des Hipposideridae à apparaître dans les faunes de chiroptères éocènes. En effet, cet ensemble hipposidéride est attesté dès le niveau-repère MP13 dans le Quercy (Saint Maximin) avec un matériel qui demeure toutefois trop fragmentaire pour pouvoir en identifier l'espèce (Sigé, 1997). Une autre forme a été reconnue à Cuzal (MP13) par une unique P4 (Maitre, 2008 [thèse non publiée]). L'ensemble *Palaeophyllophora* inclue au total 5 espèces dont 3 sont nouvellement mentionnées dans Maitre (2008, thèse non publiée). Toutes ces espèces se répartissent en cinq lignées qui perdurent jusqu'à l'Oligocène inférieur (MP23 ; Sigé, 1978 ; Maitre, 2008 [thèse non publiée]). Les résultats de l'analyse cladistique semblent confirmer la présence d'une nouvelle espèce *Palaeophyllophora* dans l'Eocène inférieur terminal – Eocène moyen basal de l'Afrique du Nord. Cette nouvelle occurrence vieillit l'âge de l'apparition du genre dans le registre fossile et élargit également son aire de répartition. Les *Palaeophyllophora* se distinguent parmi les Hipposideridae en ayant une morphologie dentaire très primitive qui se traduit par une forte modification de la dilambdodontie de l'ectolophe, la conservation d'une p3 vestigiale, et le schéma nécromantodonte du talonide des molaires inférieures. Certains de ces traits de caractères sont accentués chez *P. tunisiensis* lui conférant une morphologie qui le rapproche d'avantage des formes primitives tel qu'*Icaronycteris* et *Archaeonycteris*. A cela s'ajoute d'autres caractères qui marquent un stade plus primitif pour le taxon tunisien par rapport aux formes européennes : la forte épaisseur du cingulum lingual, le développement du protocône, et le talonide légèrement plus long. En considérant l'ancienneté et la morphologie plus archaïque de *P. tunisiensis* par rapport aux formes européennes, on peut donc envisager que l'ensemble *Palaeophyllophora* est susceptible d'avoir effectué une migration depuis l'Afrique du Nord vers l'Europe du Sud à l'Eocène moyen.

B.1.3.b) Discussion sur le genre *Hipposideros*

Le genre *Hipposideros* est un vaste ensemble actuel regroupant une grande diversité de morphologie (par ex. : Hill et Smith, 1984 ; Koopman, 1994 ; Simmons et Conway, 2003). Dans le registre fossile, le genre se divise en deux sous-genres : *Pseudorhinolophus*, exclusivement documenté depuis l'Eocène moyen jusqu'au Miocène en Europe (Sigé, 1968 ; Sigé, 1990 ; Maitre, 2008 [thèse non publiée]), et *Brachipposideros* présent dans l'Oligocène supérieur et le Miocène d'Europe (Sigé, 1968 ; Sigé et al., 1991), dans l'Oligocène de Taqah au Sultanat d'Oman (Sigé, 1994), et au Miocène en Europe et en Australie (Sigé et al., 1982 ; Hand, 1998a&b ; Hand et Kirsch, 2003). *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*) représente le second genre Hipposideridae de l'Eocène du Quercy (Sigé, 1966, 1978, 1990, 1995 ; Sigé et Legendre, 1983 ; Maitre, 2008 [thèse non publiée]). Il constitue un ensemble d'espèce très courante dans le Quercy qui est attesté depuis la fin de l'Eocène moyen (MP16) jusque dans le Néogène. *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*) comprend 6 espèces (3 sont nouvellement nommées dans Maitre, 2008 [thèse non publiée]) constituant 4 lignées. Une septième espèce semble être identifiée dans la localité de Chamblon (MP13) et déterminerait une cinquième lignée, mais le trop peu de matériel ne permet pas de cerner son implication dans la phylogénie. Selon les résultats de l'analyse cladistique, le genre apparaît paraphylétique (Fig. V.13). Ce type d'agencement ne permet pas de statuer sur les relations de parenté entre *H. (Ps.) africanum* et les formes du Quercy. Le taxon africain semble tout de même se rapprocher des *Hipposideros* actuels par une morphologie significativement plus dérivée que les *Palaeophyllophora* contemporains. La présence de cette nouvelle espèce dans l'Eocène inférieur terminal - Eocène moyen basal recule considérablement l'âge d'apparition des *Hipposideros* dans le registre fossile. Il élargit également le champ de répartition du groupe *Pseudorhinolophus* jusque là documenté uniquement en Europe. Si on considère la hiérarchisation des positions entre les différents *Pseudorhinolophus*, l'espèce *H. (Ps.) africanum* paraît la plus dérivée, la plus basale étant l'espèce *H. bouziguensis*, laquelle paradoxalement est l'espèce la plus récente selon le registre fossile. Si un événement de dispersion entre l'Afrique du Nord et le sud de l'Europe semble évident, le sens de cette dispersion ne peut être déduit directement de la phylogénie. Seule l'ancienneté du taxon africain par rapport aux formes européennes soutiendrait une migration de l'Afrique du Nord vers le sud de l'Europe, comme cela semble être le cas pour les *Palaeophyllophora*.

B.2 Emballonuridae et Nycteridae

B.2.1 Matériel et méthode

Sélection des caractères : Les faunes de Kasserine et des Gour Lazib sont composées de nombreuses formes ayant de fortes affinités morphologiques avec les Nycteridae (c.-à-d., *Khoufechia gunelli* nov. gen. nov. sp.) et les Emballonuridae (c.-à-d., *Vespertiliavus kasserinensis* nov. sp., *Vespertiliavus? aenigma* nov. sp., et *Pseudovespertiliavus parva* nov. gen. nov. sp.). Cette analyse cladistique a pour objectif d'évaluer la position de ces nouveaux taxons au sein de la super-famille des Emballonuroïdea (Emballonuridae + Nycteridae). Pour ce faire, le choix s'est porté sur 65 caractères morphologiques dont 6 mandibulaires (caractères 1 à 6) et 59 en relation avec la morphologie dentaire (Annexe 3, Part. 4). Certains de ces caractères sont inspirés de la littérature (par ex. : Simmons et Geisler, 1998 ; Hand, 1998a ; Hand et Kirsch, 2003 ; Morgan et Czaplewski, 2003 ; Fracasso et al., 2011 ; Czaplewski et Morgan, 2012). Les caractères sont de poids égaux, et aucune suite additive de transformation morphologique n'a été définie sur les caractères multi-états (c.-à-d., caractères non-ordonnés).

Sélection des taxons : Le groupe interne regroupe des taxons fossiles et actuels appartenant à l'ensemble Emballonuroïdea. Les taxons fossiles incluent prioritairement les nouvelles espèces décrites dans les localités de Chambi et du Glib Zegdou, lesquelles présentent *a priori* des affinités morphologiques avec les Emballonuridae et/ou les Nycteridae, à savoir : *Khoufechia gunelli* nov. gen. nov. sp., *Vespertiliavus kasserinensis* nov. sp., *Vespertiliavus? aenigma* nov. sp., et *Pseudovespertiliavus parva* nov. gen. nov. sp. Parmi les chiroptères de Chambi, *Chambinycteris pusilli* nov. gen. nov. sp. est également inclus dans l'analyse afin d'évaluer son degré d'affinité avec l'une des deux familles. Deux des taxons présents à Chambi ont révélé de fortes similitudes morphologiques avec l'ensemble *Vespertiliavus* Schlosser 1887 documenté dans le Paléogène du Quercy (par ex. : Barghoorn, 1977 ; Legendre, 1980 ; Remy et al., 1987 ; Sigé, 1990 ; Sudre et al., 1990 ; Maitre, 2008 [thèse non publiée]). Trois des espèces les mieux documentées ont été incorporées dans l'analyse cladistique : *Vespertiliavus schlosseri* Revilliod 1920, *V. wingei* Revilliod 1920, et *V. gracilis* Revilliod 1920. *Tachypteron franzeni* Storch 2002 de Messel (MP11) a également été inclus dans la matrice dans la mesure où il représente l'un des

plus anciens jalons du groupe emballonuride. Les Emballonuridae sont également représentés par le genre *Dhofarella* Sigé 1994 dans l'Éocène terminal du Fayum (*D. sigei* Gunnell 2008) et dans l'Oligocène supérieur de Taqah (*D. thaleri* Sigé 1994). Le matériel associé à ce genre est très fragmentaire et se compose d'une part d'un seul fragment de mandibule portant les 3 molaires pour l'espèce *D. sigei*, et d'autre part de plusieurs dents isolées pour l'espèce *D. thaleri*. Seule l'espèce *D. thaleri* a été incluse dans l'analyse car elle permet de documenter à la fois la morphologie dentaire inférieure et supérieure du genre. *Chibanycteris herberti* Sigé 1994 représente un Nycteridae fossile découvert dans l'Oligocène inférieur de Taqah (Sigé, 1994). Ce taxon n'est documenté que par quelques dents isolées qui permettent de coder des caractères sur la denture inférieure et supérieure. Parmi les Emballonuridae actuels, les genres *Emballonura* Temminck, 1838 (*E. atrata* Peters, 1874) et *Taphozous* E. Geoffroy 1818 (*T. melanopogon* Temminck 1841) ont été sélectionnés car ils illustrent les deux morphotypes qui caractérisent au mieux les Emballonuridae (Emballonurinae et Taphozoinae). La famille des Nycteridae est monogénérique et ne comprend que le genre *Nycteris* Geoffroy et Cuvier 1795. Les Nycteridae fossiles trouvés dans le Quercy n'ont pas été inclus dans l'analyse car ces derniers ne sont pas encore figurés (Sigé, 2011b). Le choix s'est donc porté sur deux des espèces mises à disposition : *N. grandis* Peters, 1865 et *N. gambiensis* K. Andersen 1912. Pour enraciner l'arbre et permettre une polarisation *a posteriori* des caractères selon la méthode de Watrous et Wheeler (1981), un groupe externe a été considéré. Il est constitué de trois taxons primitifs découverts dans l'Éocène européen : *Icaronycteris menui* Russell et Savage 1973 et *Archaeonycteris brailloni* Russell et Savage 1973, tout deux de l'Éocène inférieur du Bassin de Paris (Mutigny et Avenay, MP8+9), et *Palaeochiropteryx tupaïodon* Revilliod 1917 de l'Éocène moyen de Messel (MP11).

Analyse de parcimonie : Étant donné le faible nombre de taxon (18), l'analyse a été effectuée en utilisant l'algorithme de recherche « *Branch and Bound* » (Annexe 3, Part. 4, Tab. A3.4). La méthode et les logiciels utilisés sont expliqués au chapitre I.

B.2.2 Résultats

La recherche en « *Branch and Bound* » a fourni trois arbres également parcimonieux de 132 pas chacun, avec un indice de consistance (I.C.) de 0.576, et un indice de rétention (I.R.) de

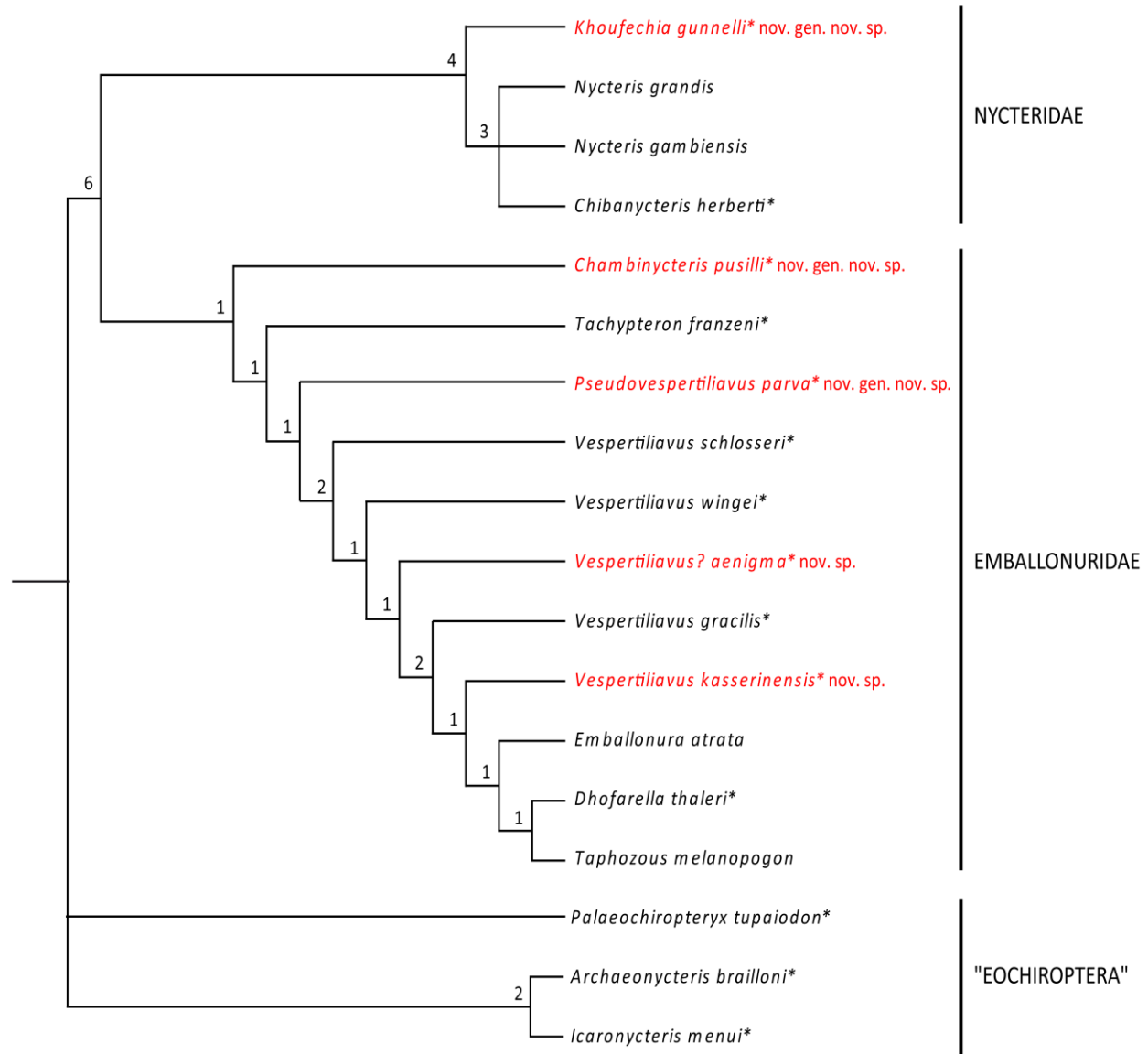


Figure V.14. Phylogénie des Emballonuroidea. Consensus strict des trois arbres les plus parcimonieux (132 pas, I.C.= 0.576 et I.R.= 0.741) issus d'une recherche en « Branch and Bound » réalisée à partir de 65 caractères dentaires et mandibulaires. Les indices de Bremer sont indiqués en haut à gauche de chaque nœud. Les noms d'espèces suivis d'un « * » indiquent les espèces fossiles. Les noms en rouge correspondent aux taxons découverts à Chambi.

0.741. Un arbre de consensus strict est illustré en figure V.14. Les différences entre les topologies se situent exclusivement au niveau de la position de *Chibanycteris herberti* au sein des Nycteridae. Dans les trois topologies équiprobables, les Nycteridae et les Emballonuridae forment deux groupes naturels distincts.

Le clade Nycteridae comprend *Nycteris gambiensis*, *N. grandis*, *Chibanycteris herberti*, et *Khoufechia gunnelli*. Ce groupe monophylétique (indice de Bremer de 4) se définit par quatre synapomorphies non homoplasiques : les cuspides du trigonide sont très peu élevées et ne sont pas bien individualisées (19^1 ; I.C.= 1 ; I.R.= 1) ; la distance entre le paraconide et le métaconide est nettement supérieure à la distance entre le métaconide et l'entoconide sur m2 (23^1 ; I.C.= 1 ; I.R.= 1) ; l'entoconide est très réduit voir absent (26^1 ; I.C.= 1 ; I.R.= 1) ; l'aplanissement distal du talon des M1-2 est très prononcé (58^0 ; I.C.= 1 ; I.R.= 1) ; la M3 est très réduite en taille (62^1 ; I.C.= 1 ; I.R.= 1). Certaines de ces synapomorphies ne peuvent être vérifiées pour *Chibanycteris herberti* à cause du manque de matériel lui étant associé. Au sein des Nycteridae, *Khoufechia gunnelli* se positionne à la base des trois autres taxons. A cause des données fragmentaires relatives à *C. herberti*, la position de ce taxon est très instable. Cette forme de Taqah est parfois espèce sœur de *Nycteris gambiensis*, parfois espèce sœur de *N. grandis*, ou alors se situe à la base du clade réunissant les deux espèces actuelles (*Emballonura atrata* et *Taphozous melanopogon*). Toutefois, ces trois taxons partagent un protocône très réduit qui constitue ainsi une synapomorphie exclusive et non ambiguë du clade (51^1 ; I.C.= 1 ; I.R.= 1). L'instabilité des positions de certains nyctéridés ne permet pas ici de résoudre les relations phylogénétiques intrafamiliales, notamment en ce qui concerne les relations entre les formes les plus dérivées. Un test a été réalisé en supprimant de la matrice le taxon fossile de Taqah (*C. herberti*). Aucun changement n'est apparu dans la topologie à l'exception d'une meilleure résolution du clade *Nycteris*. Ce regroupement d'espèces se caractérise par une synapomorphie non homoplasique et non ambiguë : la présence d'une unique prémolaire supérieure (36^2 ; I.C.= 1 ; I.R.= 1). Tous ces taxons partagent également la largeur du trigonide supérieure à celle du talonide sur m1-2 (25^1 ; I.C.= 0.66 ; I.R.= 0.66). Cette caractéristique représente toutefois une convergence avec *Palaeochiropteryx tupaiodon*.

Les Emballonuridae regroupent l'ensemble des espèces *Vespertiliavus* européennes et africaines, ainsi que *Tachypteron franzeni*, *Dhofarella thaleri* et les deux espèces actuelles, *Emballonura atrata* et *Taphozous melanopogon*. *Chambinycteris pusilli* se positionne à la base (premier rameau) du clade Emballonuridae. Ce clade est soutenu par 3 synapomorphies non homoplasiques et non ambiguës (I.C.= 1 ; I.R.= 1) : la position distale de l'hypoconulide par rapport à l'entoconide et de leur proximité (29^2) ; la dissymétrie très prononcée des « V » antérieurs et postérieurs de l'ectolophe sur M1 et M2 (41^1) ; la forte inclinaison du bord buccal de

M1 (42⁰). Si le clade des Emballonuridae est bien défini, le groupe se décompose en une succession d'embranchements. Cet agencement ne permet pas de mettre en évidence des regroupements intrafamiliaux. Il est cependant possible de noter une certaine cohérence dans la distribution des caractères au sein des Emballonuridae. Certains regroupements se font donc par le soutien de synapomorphies non homoplasiques et non ambiguës (I.C.= 1 ; I.R.= 1). Le genre *Tachypteran* se positionne proche de la base du clade juste après l'espèce *C. pusilli*. *Tachypteran* partage avec les autres Emballonuridae (excepté *Chambinycteris*) une protofosse étendue selon l'axe mésiodistal (54⁰) et un faible aplatissement du talon (58¹). Ce dernier est plus variable chez *Pseudovespertiliavus*. Le genre *Pseudovespertiliavus* se place entre *Tachypteran* et l'ensemble *Vespertiliavus*. *Pseudovespertiliavus*, *Vespertiliavus*, *Dhofarella* et les deux genres actuels forment un groupe monophylétique supporté par une synapomorphie exclusive et non ambiguë (I.C.= 1 ; I.R.= 1). Ces taxons présentent une ouverture distale à la protofosse (55¹). L'ensemble *Vespertiliavus* apparaît totalement paraphylétique et constitue une succession d'embranchements entre *Tachypteran franzeni* et *Emballonura atrata*. Les espèces des genres *Vespertiliavus*, *Dhofarella*, *Emballonura* et *Taphozous* partagent néanmoins un entoconide élevé et incliné distalement relevant ici une synapomorphie exclusive (26⁰ ; I.C.= 1 ; I.R.= 1). Un groupe formé des espèces *Vespertiliavus? aenigma*, *V. gracilis*, *V. kasserinensis*, *Emballonura atrata*, *Dhofarella thaleri* et *Taphozous melanopogon* est soutenu par la connexion entre une protofosse basse et le bassin du talon (56⁰ ; I.C.= 1 ; I.R.= 1). Enfin, *Vespertiliavus gracilis* et *V. kasserinensis* sont regroupés avec *E. atrata*, *D. thaleri* et *T. melanopogon* par la morphologie sinueuse de l'entocristide en vue occlusale (27¹ ; I.C.= 1 ; I.R.= 1). Au niveau du groupe couronne, le fossile *Dhofarella* se connecte préférentiellement avec *Taphozous*, ce clade étant groupe-frère du genre *Emballonura*.

B.2.3 Discussion de l'arbre phylogénétique

B.2.3.a) *Khoufechia gunnelli* nov. gen. nov. sp., taxon basal du clade Nycteridae

La description originale (Sigé, 1991b) de l'unique spécimen attribué à un Rhinolophoidea indet. (que nous référons ici à un nouveau genre et une nouvelle espèce), était basée sur un

fragment de molaire supérieure (Sigé, 1991b). Sur ce fragment buccal de dent, la morphologie de l'ectolophe, formant un « W » ouvert et presque symétrique, les faibles proportions de la protofosse, du protocône et des postprotocrêtes, et la présence d'un talon projeté distolingualement, non apparent mais nettement indiqué, ont conduit l'auteur à rapprocher cette forme de Chambi du grand ensemble Rhinolophoidea. Ce rapprochement fut remis en question par la comparaison du spécimen avec *Chibanycteris herberti* découvert dans l'Oligocène de Taqah (Sigé, 1994). L'auteur émit alors l'hypothèse que le spécimen de Chambi pourrait en fait représenter un Nycteridae très ancien. L'apport ici d'un matériel plus complet a permis de mieux cerner la morphologie dentaire de ce taxon et de définir *Khoufechia gunnelli* nov. gen. nov. sp.. D'un point de vue phylogénétique, nos résultats soutiennent la position de *K. gunnelli* à la base des Nycteridae. Les Nycteridae sont caractérisés par un entoconide très réduit et positionné proche de la base du métaconide. Chez *Khoufechia*, l'entoconide est légèrement plus développé et plus distal sur les m1-2. Ces états de caractères constituent un stade plus primitif au sein des Nycteridae.

B.2.3.b) *Pseudovespertiliavus parva*, un Emballonuridae primitif

La description et la comparaison de *Pseudovespertiliavus parva* ont permis de déceler une morphologie dentaire combinant des caractères que l'on retrouve au sein des deux groupes frères Emballonuridae et Nycteridae. Les résultats de l'analyse cladistique atteste de la position de *P. parva* au sein des Emballonuridae par la présence d'apomorphies partagées avec les autres taxons constituant cet ensemble : la position de l'hypoconulide, distale et très proche de l'entoconide (29^2 ; I.C.= 1 ; I.R.= 1) ; la dissymétrie très prononcée des « V » antérieur et postérieur de l'ectolophe sur M1 et M2 (41^1 ; I.C.= 1 ; I.R.= 1) ; la forte inclinaison du bord buccal de M1 (42^0 ; I.C.= 1 ; I.R.= 1). Les caractères partagés avec les Nycteridae, mais non exclusifs au groupe (c.-à-d., homoplasie structurée) ont contribué à positionner le taxon de Chambi proche de la base du clade Emballonuridae. Ils concernent notamment la présence d'un hypoconulide sur m3 (33^0 ; I.C.= 0.33 ; I.R.= 0.6), inclinaison forte de la cristide oblique (28^1 ; I.C.= 0.33 ; I.R.= 0.5), et l'épaisseur plus faible du cingulum lingual (61^{0+1} ; I.C.= 50 ; I.R.= 50). *Pseudovespertiliavus parva* apparaît toutefois moins basal que *Tachypteran franzeni* qui représente un taxon plus primitif du moins par sa morphologie dentaire. En effet, *Pseudovespertiliavus* présente une

ouverture nette et distale de la protofosse (55¹) qui constitue un état plus dérivé que chez *Tachypterion*, chez lequel la protofosse est fermée distalement (55⁰). Cette apomorphie présente chez *Pseudovespertiliavus* contribue à le rapprocher de l'ensemble *Vespertiliavus* et des taxons actuels.

B.2.3.c) La paraphyllie du genre *Vespertiliavus*

Le genre *Vespertiliavus* fut identifié par Schlosser en 1887 à partir d'un matériel fossile provenant des karsts paléogènes du Quercy. En l'état de nos connaissances actuelles du registre fossile, le genre regroupe 9 espèces (dont 4 ont été identifiées dans Maitre, 2008 [thèse non publiée]) formant 6 lignées qui s'étendent depuis l'Éocène moyen avec l'espèce *V. lapradensis* (Cuzal, MP13 ; Marandat et al., 1993) jusqu'à l'Oligocène supérieur avec l'espèce *V. gerscheli* (Garouillas, MP25 ; Sigé, 1990). Considérant ces occurrences, le genre *Vespertiliavus* représente l'une des plus anciennes formes emballonurides avec *Tachypterion franzeni*, présent dès le niveau repère MP11 de Messel (Storch, 2002). La position de *Vespertiliavus* au sein des Emballonuridae a été étudiée par Barghoorn (1977), lequel a réalisé une analyse phylogénétique à partir d'une vingtaine de caractères crâniens, en considérant uniquement l'espèce *V. bourguignati* pour laquelle le matériel crânien est particulièrement abondant et complet. Les résultats obtenus ont montré les affinités du genre *Vespertiliavus* avec les genres actuels tels que *Taphozous* et *Saccolaimus*, les trois formes formant un clade s'embranchant à la base des Emballonuridae. Les résultats de l'analyse cladistique obtenus dans ce travail ne permettent pas d'identifier des synapomorphies pouvant regrouper les différentes espèces du genre *Vespertiliavus*. Ceci s'explique notamment par l'importante variabilité interspécifique (mais également intraspécifique) de la morphologie dentaire du genre. Bien que paraphylétique, le groupe est bien défini entre le genre *Tachypterion* d'une part et le genre *Emballonura* (actuel) d'autre part. Les deux espèces de Chambi *V. ? aenigma* et *V. kasserinensis* sont également inclus dans ce regroupement paraphylétique. Étant donné l'âge du niveau fossilifère de Chambi (incluant les loci 1, 2 & 3 ; c.-à-d., Éocène inférieur terminal – Éocène moyen basal), ces deux nouvelles espèces représentent dès lors les plus anciennes occurrences du genre *Vespertiliavus*. Ces deux espèces permettent également d'élargir l'aire de répartition du genre, qui était jusque là documenté uniquement en Europe. En appui de nos résultats phylogénétiques, il apparaît que

l'hypothèse d'une origine africaine pour les *Vespertiliavus* depuis un groupe souche représenté par *Pseudovespertiliavus parva* semble se concrétiser. La présence du genre *Vespertiliavus* à Chambi et dans le Quercy permet de mettre en évidence une dispersion transthéthysienne, entre l'Afrique du Nord et le sud de l'Europe, qui a certainement prit place durant l'Éocène moyen.

B.2.3.d) *Chambynycteris pusilli*, la base des Emballonuridae ?

La description et la comparaison du matériel dentaire relatif à *Chambynycteris pusilli* n'ont pas permis de définir son appartenance à une famille de chiroptère moderne connue. La morphologie dentaire qui caractérise ce nouveau genre présente une mosaïque de caractères à la fois rhinolophoïdes et emballonuroïdes (et plus précisément emballonurides). Ce type de combinaison a déjà été observé au niveau de la morphologie dentaire des Mixopterigidae mais elle n'implique pas les mêmes structures. Le fait d'inclure *C. pusilli* dans l'analyse cladistique permet d'identifier la présence d'apomorphies exclusivement partagées avec l'ensemble des Emballonuridae, témoignant ainsi d'un plausible rattachement de ce taxon à cette famille. *C. pusilli* occupe en effet une position basale à l'intérieur du clade Emballonuridae (avant *Tachypteron franzeni* ; Fig. V.14). Les synapomorphies consistent en la position distale et très proche de l'hypoconulide par rapport à l'entoconide (29²), la dissymétrie très prononcée des « V » antérieur et postérieur de l'ectolophes sur M1 et M2 (41¹), et la forte inclinaison du bord buccal de M1 (42⁰). Il est alors envisageable que l'espèce *C. pusilli* représente le taxon le plus primitif au sein des Emballonuridae, mais cette hypothèse reste à confirmer par l'apport d'un matériel plus abondant.

C – Les implications Paléobiogéographiques

C.1 Les débuts de l'histoire évolutive des Hipposideridae

Les Hipposideridae actuels incluent 9 genres comprenant au total 65 espèces qui se répartissent exclusivement sur l'Ancien Monde (par ex. : Koopman, 1994 ; Simmons et Conway, 2003). Cette famille a longtemps été considérée comme un sous-ensemble des Rhinolophidae, partageant de nombreuses ressemblances anatomiques (par ex. : Miller, 1907 ; Simmons et

Geisler, 1998). D'un point de vue morphologique, les Hipposideridae se distinguent des Rhinolophidae par des ceintures pectorales et pelviennes qui sont plus différenciées (fusion des première et seconde côtes ainsi que des vertèbres lombaires associés, connexion du processus aciculaire avec l'avant de l'ilium formant un large foramen pré-acétabulaire), par la présence de deux phalanges à chaque doigt, et par des vertèbres lombaires fusionnées en une tige solide (Miller, 1907). De plus, l'articulation distale de l'humérus des Hipposideridae se différencie de celui des Rhinolophidae par la projection médiale moins prononcée de la trochlée, ainsi qu'une épitrochlée un peu moins développée avec un processus plus réduit (Sigé, 1990). Au niveau de la morphologie dentaire, les différences sont minces entre les deux familles. Seule l'absence d'une p3 vestigiale permet de distinguer nettement les Hipposideridae. Le reste des divergences concerne uniquement certains genres hipposidérides, comme par exemple les genres *Hipposideros*, *Asellia* et *Anthops* qui possèdent une M3 et une m3 très réduite comparées à celles des Rhinolophidae. Les récentes investigations phylogénétiques moléculaires et morphologiques supportent avec solidité la validité du groupe naturel Rhinolophidae + Hipposideridae. Certaines études ont estimés l'âge de divergence entre ces deux familles à l'Eocène supérieur, soit autour de 37 Ma, depuis un groupe souche asiatique (Agnarsson et al., 2010 ; Teeling et al., 2005). La localité de Chambi révèle deux genres Hipposideridae qui étaient déjà connus dans des niveaux plus récents (milieu de l'Eocène moyen) du Quercy en France. Cette découverte recule considérablement l'âge de divergence des Hipposideridae, estimé jusque là à l'Éocène moyen par les données paléontologiques et moléculaires (cf. Introduction, Fig. 1). La discussion à propos des deux genres représentés à Chambi met en évidence un échange faunique entre l'Afrique du Nord et l'Europe qui impliquerait l'ensemble des Hipposideridae (Fig. V.15). En parallèle, les Rhinolophidae ne sont pas documentés à Chambi malgré la grande diversité des chiroptères dans cette localité. La découverte de *Bianfusia shanghuangensis* du milieu de l'Eocène moyen de Shanghuang en Chine a permis de mettre en évidence une voie migratoire entre l'Asie de l'Est et l'Europe qui n'impliquait que les Rhinolophidae (Ravel et al., en préparation ; cf. Chap. II ; Fig. II.6). Cet événement de dispersion serait effectif à l'Eocène moyen compte tenu de la présence plus tardive des Rhinolophidae dans le Quercy par rapport aux Hipposideridae. Une origine commune pour les Hipposideridae et les Rhinolophidae en Asie centrale constituerait ainsi un scénario plus parcimonieux. Cependant l'absence totale de

chiroptère fossile paléogène dans cette province ne permet pas de confirmer ou infirmer cette hypothèse.

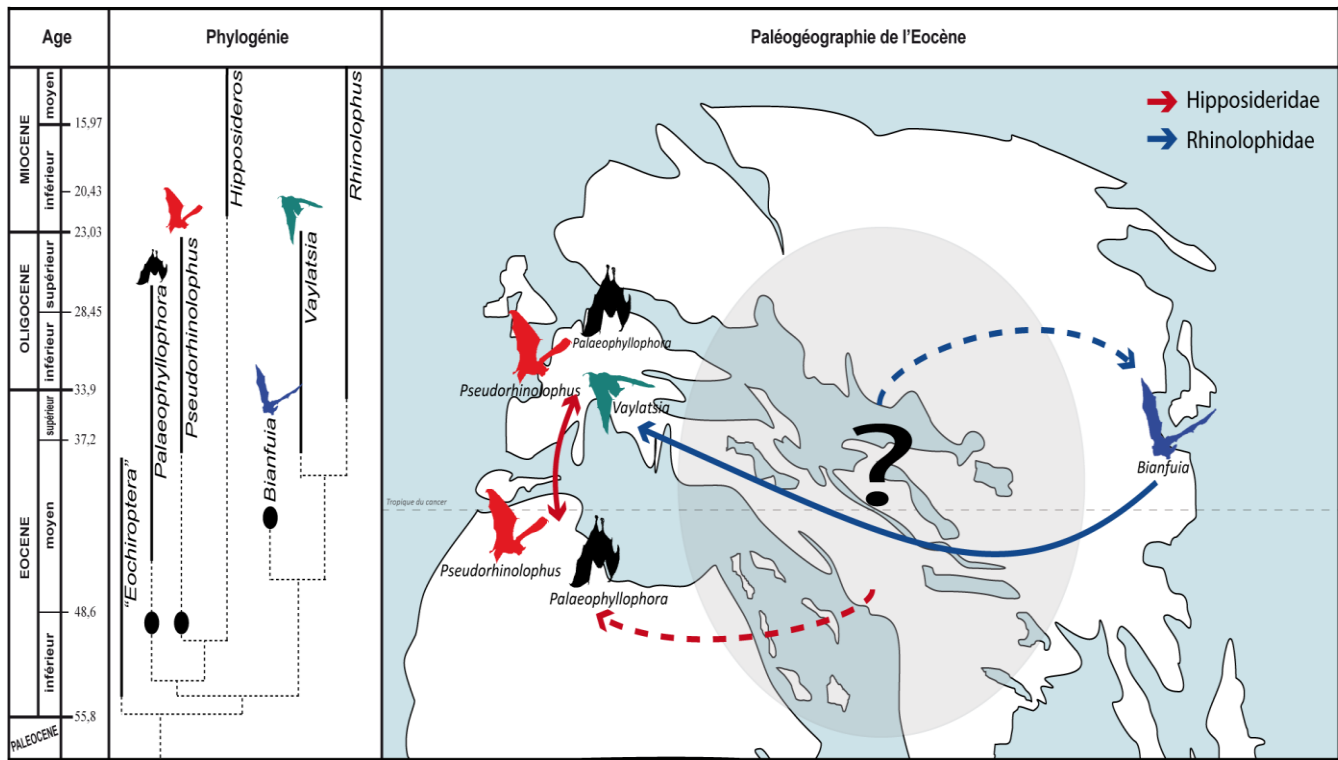


Figure V.15. Hypothèse paléo-phylogéographique sur les premières phases de dispersions des Rhinolophidae et Hipposideridae. L'échelle des temps géologiques est positionnée à gauche. L'hypothèse phylogénétique est reprise de l'arbre obtenu après l'analyse cladistique en « Branch and Bound » (Fig. V.13). Les événements de dispersion durant l'Eocène sont figurés à droite. Les flèches en trait continu illustre les mouvements de dispersion les plus probables supportés par les données fossiles. Les flèches en trait pointillé représentent les possibles événements de dispersion antérieurs, n'étant soutenus par aucune donnée paléontologique. Les flèches en bleu représentent les mouvements de dispersion concernant les Rhinolophidae uniquement. Les flèches en rouge représentent les mouvements de dispersion concernant les Hipposideridae uniquement.

C.2 Implication sur l'origine des Emballonuroidea

La super-famille Emballonuroidea forme un groupe naturel incluant les Emballonuridae et les Nycteridae. Ce regroupement est très bien soutenu par les différentes études phylogénétiques, qu'elles soient basées sur des données morphologiques ou moléculaires (par ex. : Eick et al., 2005 ; Simmons, 2005, 2010 ; Teeling, 2009 ; Teeling et al., 2012). Les données paléontologiques ont également contribué à soutenir ce clade, notamment par la découverte d'une forme fossile dans l'Oligocène supérieur du Quercy appartenant aux Nycteridae mais présentant également des affinités morphologiques avec les Emballonuridae (Sigé, 2011b). Les nouveaux

taxons fossiles de Chambi et des Gour Lazib apportent des arguments supplémentaires en faveur du regroupement des deux familles. Ceci est particulièrement soutenu par la morphologie dentaire de *Pseudovespertiliavus* qui se caractérise par une combinaison de caractères qui se retrouvent pour certains chez les Emballonuridae, et pour d'autre chez les Nycteridae. Les deux familles sont représentées dès l'Éocène inférieur terminal – Éocène moyen basal par des taxons qui apparaissent phylogénétiquement très proches de la divergence Emballonuridae/Nycteridae. Compte tenu de l'ancienneté et du degré évolutif des Nycteridae et des Emballonuridae de Chambi et du Glib Zegdou, une origine commune des deux familles depuis une souche africaine est fortement suggérée ici. Cependant la nature et les modes de dispersion qui ont suivi cette radiation africaine semblent avoir été très différents d'une famille à l'autre. Ces aspects là pour chaque famille, seront discutés dans les paragraphes suivants.

C.3 Une histoire évolutive des Nycteridae étroitement liée à l'Afrique

Le registre fossile de la famille des Nycteridae est particulièrement pauvre. L'essentiel des fossiles documente des espèces du Plio-Pléistocène d'Afrique centrale appartenant au genre *Nycteris* (Black et Krishtalka, 1986 ; Pocock, 1987). Une forme nyctéride est également signalée dans le Miocène inférieur d'Afrique orientale (Butler, 1984). Le matériel référé est cependant trop fragmentaire pour en effectuer une étude approfondie. Plusieurs dents isolées provenant de l'Oligocène supérieur (MP29) de Verneuil (Limagne bourbonnaise, France) pourraient appartenir à un Nycteridae (Hugueney, 1984). Cependant, le matériel est encore une fois trop fragmentaire pour l'attribuer avec certitude à cette famille. Jusqu'à présent, *Chibanycteris herberti* découvert dans l'Oligocène inférieur de Taqah, était le seul Nycteridae paléogène bien identifié (Sigé, 1994). C'est en comparant le taxon d'Oman avec le spécimen découvert à Chambi que Sigé (1994) émit l'hypothèse d'une probable affiliation entre les deux taxons. Dès lors, l'auteur émit l'hypothèse d'une origine africaine pour les Nycteridae durant l'Éocène inférieur terminal. L'analyse de la morphologie dentaire de *Khoufechia gunnelli* nov. gen. nov. sp. vient appuyer cette hypothèse par la confirmation du statut familial du taxon tunisien (c.-à-d., Nycteridae) et de sa position basale au sein de cette famille. De plus, la répartition actuelle des Nycteridae semble être corrélée avec une histoire fortement encrée en Afrique. En effet, dans la nature actuelle, le genre *Nycteris* comprend 14 espèces au total dont la grande majorité (c.-à-d., 11 des 14 espèces)

se retrouve en Afrique et quelques unes (c.-à-d., 3 des 14 espèces) se retrouvent à Madagascar, en Indonésie, en Thaïlande et en Malaisie (Miller, 1917 ; Van Cakenberghe et De Vree, 1985, 1993a&b, 1998 ; Simmons et Conway, 2003). Si l'évolution des Nycteridae est étroitement liée au continent africain depuis l'Éocène inférieur, un épisode de dispersion depuis l'Afrique vers l'Europe durant l'Oligocène supérieur a été révélé par la présence des Nycteridae fossiles dans le Quercy (Mas de Pauiffié [MP26] et La Devèze [MP26] ; Sigé, 2011b). Cette occurrence vient s'ajouter au possible Nycteridae plus récent de Verneuil. L'arrivée des Nycteridae en Europe durant l'Oligocène supérieur a probablement précédé la vague de dispersion plus récente vers l'Asie conduisant à la présence des quelques espèces en Asie du Sud-Est.

C.4 La dispersion des Emballonuridae durant l'Éocène

Les Emballonuridae sont bien diversifiés dans le Paléogène européen. C'est également la seule famille moderne présente dans la localité de Messel avec *Tachypteron franzenni* (Storch, 2002), ce qui en fait l'une des plus anciennes familles actuelles représentées dans le registre fossile. Mais c'est avant tout dans l'Éocène moyen du Quercy que les Emballonuridae montrent une grande diversité avec le genre *Vespertiliavus* (par ex. : Barghoorn, 1977 ; Legendre, 1980 ; Remy et al., 1987 ; Sigé, 1990 ; Sudre et al., 1990 ; Maitre, 2008 [thèse non publiée]). Dans le Paléogène d'Afrique et de la Péninsule Arabique, le groupe est documenté de manière plus sporadique avec le genre *Dhofarella* présent à l'Éocène supérieur et l'Oligocène inférieur (Sigé, 1994 ; Gunnell, 2008). La faune de Chambi décrite ici comprend une diversité spécifique non négligeable comptabilisant 3 à 4 espèces (si *Chambinycteris* est confirmé). Cette diversité implique autant de formes primitives (c.-à-d., *Chambinycteris pusilli* et *Pseudovespertiliavus parva*) que de morphologies plus dérivées et proches des formes du Quercy (c.-à-d., *Vespertiliavus? aenigma* et *Vespertiliavus kasserinensis*). Les affinités avec la faune du Quercy suggèrent l'existence d'une dispersion transthésienne pour les Emballonuridae de toute évidence durant l'Éocène moyen (Fig. V16), un événement qui avait déjà été envisagé par Sigé (1994). Ce scénario reste plausible mais semble ne concerner que l'ensemble *Vespertiliavus*. Les événements de dispersion sont moins évidents avec les formes plus primitives comprenant *Tachypteron*, *Pseudovespertiliavus* et *Chambinycteris*. En effet, les espèces qui présentent une morphologie conservatrice sont représentées en Afrique du Nord et en Europe mais les relations

phylogénétiques entre elles restent incertaines. Le registre fossile relatif aux Emballonuridae est pour le moment trop incomplet pour pouvoir préciser le sens et la fréquence des mouvements de dispersion des premiers Emballonuridae.

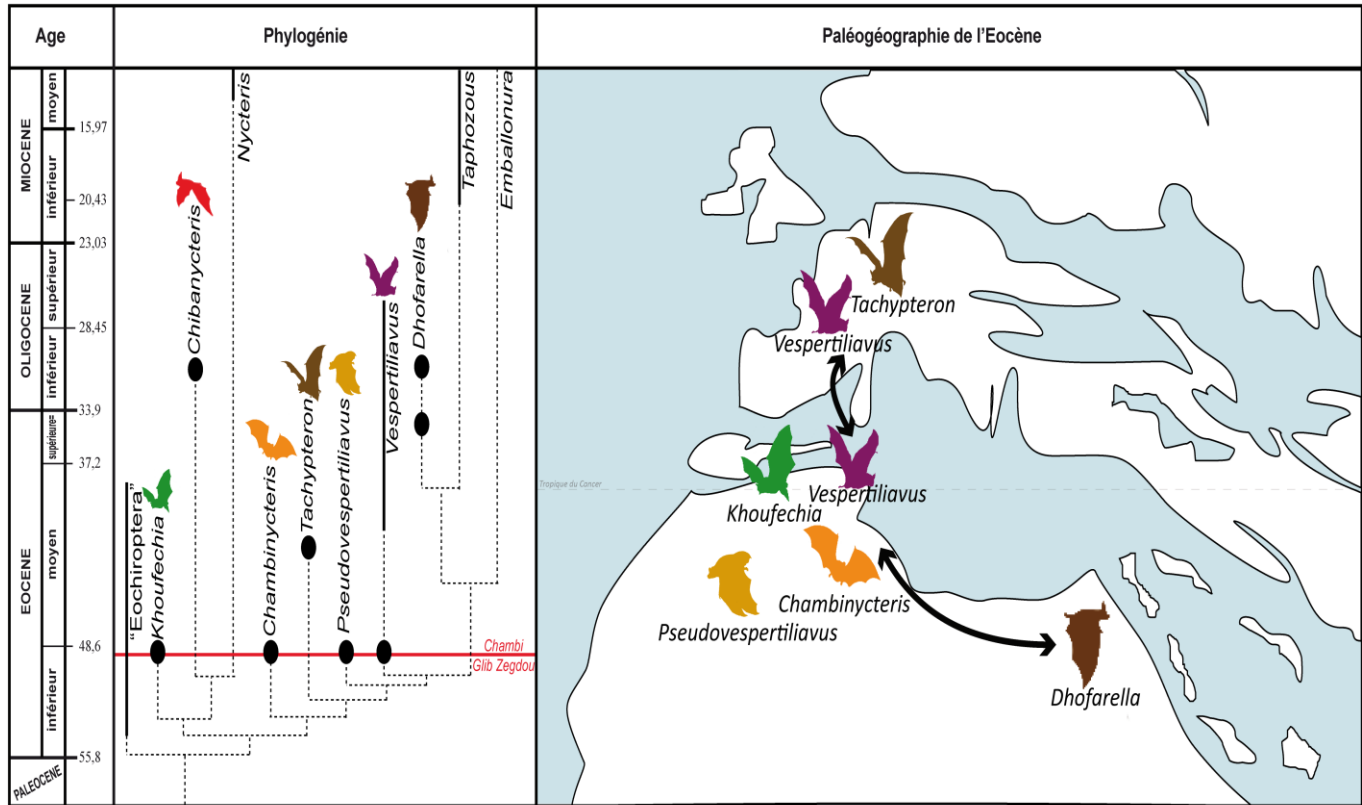


Figure V.16. Hypothèse paléo-phylogéographique sur les premières phases de dispersions des Emballonuridae et des Nycteridae. L'échelle des temps géologiques est positionnée à gauche. L'hypothèse phylogénétique est reprise de l'arbre de consensus strict (Fig. V.14). Les événements de dispersion durant l'Éocène sont figurés à droite. Les flèches illustrent les mouvements de dispersion impliquant les Emballonuridae.

D – Paléoécologie

D.1 Estimation des masses corporelles

D.1.1 Matériel et méthodes

Il est possible d'estimer la masse corporelle d'une chauve-souris fossile en utilisant les équations de régression linéaire associées aux relations allométriques (poids/surface) proposées

par Gunnell (2009). Plusieurs de ces relations utilisent les surfaces de certains loci dentaires, une approche qui correspond mieux au type de matériel dont nous disposons :

- pour p4 : la régression linéaire est décrite par l'équation $y = 0.8912x + 2.7063$ avec $r^2 = 0.857$; $y = \ln(\text{Masse Corporelle})$ et $x = \ln(\text{aire de p4}) = \ln(L \times l)$;
- pour m1 : la régression linéaire est décrite par l'équation $y = 1.0454x + 1.9738$ avec $r^2 = 0.829$; $y = \ln(\text{Masse Corporelle})$ et $x = \ln(\text{aire de m1}) = \ln(L \times l)$;
- pour M1 : la régression linéaire est décrite par l'équation $y = 1.049x + 1.4462$ avec $r^2 = 0.818$; $y = \ln(\text{Masse Corporelle})$ et $x = \ln(\text{aire de M1}) = \ln(L \times l)$.

Parmi ces relations, la surface de p4 et la surface de m1 sont plus corrélées à la masse corporelle de l'animal que ne l'est la surface de M1 (voir coefficient de corrélation « r » donné pour chaque équation). De plus, le poids calculé à partir de la surface de M1 est toujours surestimé par rapport au poids calculé à partir des deux autres types de dents (Gunnell, 2009). Pour certaines espèces, il n'a pas été possible de distinguer m1 de m2 car ces dernières sont très semblables d'un point de vue morphologique et similaire en taille. Les poids estimés pour ces espèces ont donc été calculés à partir de l'ensemble des molaires inférieures, excepté les m3s. Il convient également de préciser que la corrélation entre la surface des dents et la masse corporelle chez les chauves-souris, est beaucoup moins évidente en général que chez les autres petits mammifères (par ex. : Gingerich et Smith, 1984). En effet, les chauves-souris possèdent un squelette montrant des os particulièrement fins et graciles (c.-à-d., légers), afin de limiter le poids de l'animal par rapport à sa taille.

D.1.2 Résultats :

L'estimation des poids est donnée dans le tableau V.1. À l'exception de *Witwatia sigei* (chauve-souris « géante » ; Ravel et al., 2012), *Necromantis? fragmentum* et *Drakonycteris glibzegdouensis* sont clairement parmi les plus grandes espèces de la faune de Chambi et du Glib Zegdou. Ces deux espèces ont des masses corporelles supérieures à 20g (Fig. V.17). La valeur la plus élevée, qui est de 27,7g (estimée d'après la surface de M1), est atteinte par *D. glibzegdouensis*. *Palaeophyllophora? tunisiensis* et *Vespertiliavus? aenigma* constituent les

Tableau V.1 : estimation des masses corporelles (MC) pour chaque espèce fossile provenant de Chambi (Tunisie) et du Glib Zegdou (Algérie). Les valeurs obtenues sont données en grammes (g). Les paramètres suivi de « * » indique que le calcul a été réalisé à partir de M2 et m2 et non de M1 et m1.

Taxon	Paramètre	Estimation des MC (g)	Etendue des MC estimées (g)
<i>Witwtia sigei</i>	surface de M1*	79.6	
	surface m1*	40.5	
<i>Dyzzya exsultans</i>	surface de M1	9.3	9 à 10
	surface de m1	7.8	
<i>Necromantis? fragmentum</i>	surface de p4	23.8	23 à 25
	surface de m1	21.5	
<i>Palaeophyllophora? tunisiensis</i>	surface de M1	24	
	surface de p4	16.2	
	surface de m1	15.2	16 à 18
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	surface de M1	10.9	
	surface de m1	8.4	7 à 10
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	surface de M1	13.4	8 à 17
	surface de p4	9.3	
	surface de m1	8.7	7 à 10
<i>Vespertiliavus? aenigma</i>	surface de M1	19.1	17 à 21
	surface de p4	13	12 à 14
	surface de m1	12	10 à 15
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	surface de M1	9	8 à 10
	surface de m1	5.9	5 à 7
<i>Khoufechia gunnelli</i>	surface de M1	10.2	7 à 14
	surface de p4	9.5	8 à 11
	surface de m1	6.5	4 à 10
<i>Drakonycteris glibzegdouensis</i>	surface de M1	27.7	
	surface de m1	17.7	
<i>Chambinycteris pusilli</i>	surface de M1	10.1	
Vespertilionidae indet.	surface de m1	12.5	

espèces de poids intermédiaires, avec un poids moyen compris entre 12 et 20g (Fig. V.17). Ces deux espèces présentent des maximums très élevés (> 20g) induits par la surface des M1s (24g pour *P.? tunisiensis* et 20.9g pour *V.? aenigma*). La masse corporelle de *Chambinycteris pusilli* (10.1g ; Tab. V.1 et Fig. V.17) n'a pu être estimée qu'à partir de la seule M1 complète qui lui a été attribuée. Le manque de donnée ne permet pas d'avoir une grande précision sur le poids de cette espèce, et la valeur affichée ne reflète pas forcément la taille réelle du taxon (surestimation ?). Un seul résultat (12.5g ; Tab. V.1 ; Fig. V.17) est également obtenu pour le Vespertilionidae indéterminé qui n'est documenté que par des molaires inférieures dont une seule

est complète. Les autres espèces incluant *Vespertiliavus kasserinensis*, *Dizya exultans*, *Khoufechia gunnelli*, *Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum*, et *Pseudovespertiliavus parva* possèdent toutes des masses corporelles estimées aux alentours de 10g (Fig. V.17). La masse la plus basse est néanmoins obtenue avec *P. parva* qui atteint les 5.9g (Tab. V.1).

D.2 Discussion sur la Paléoécologie

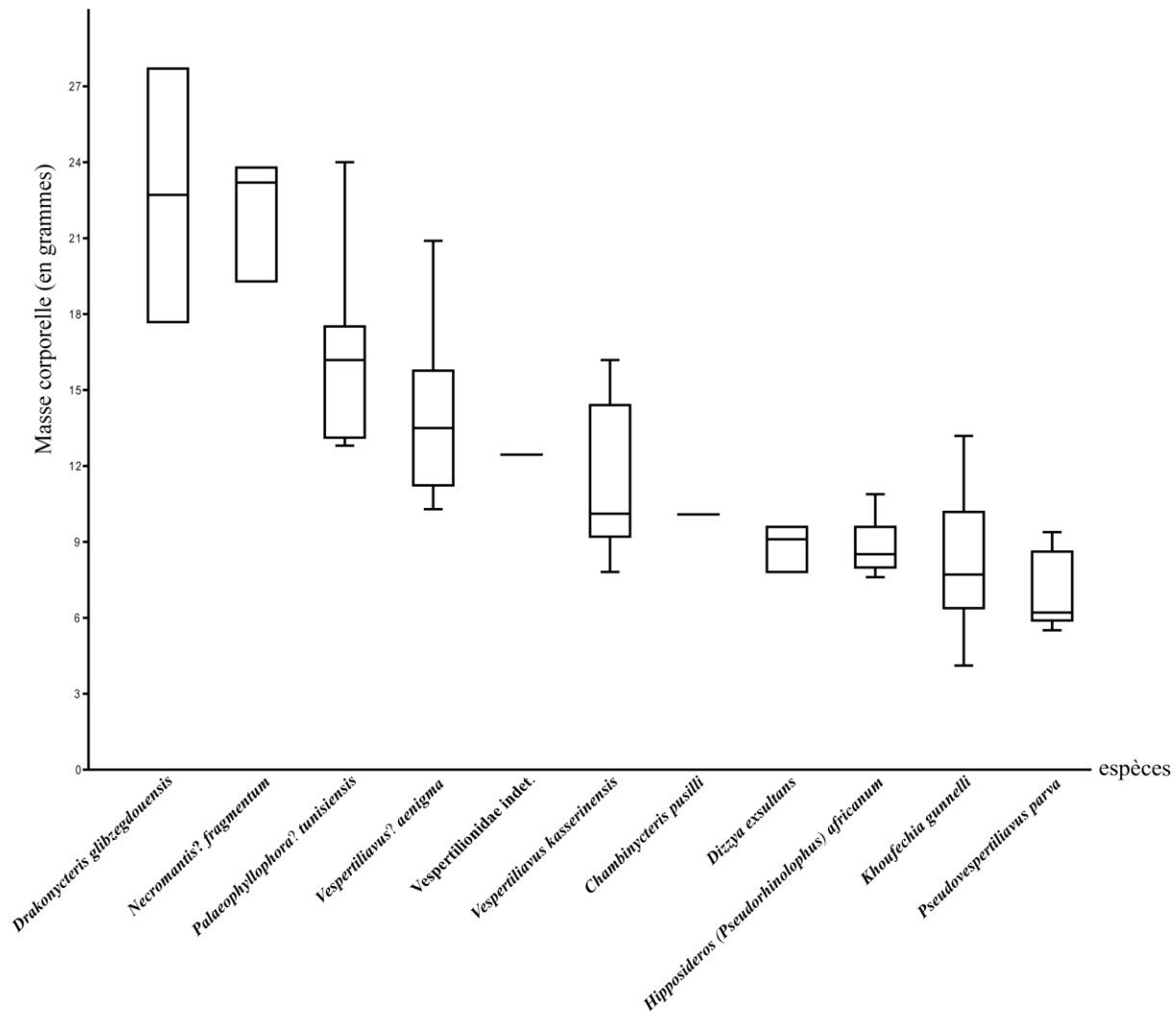


Figure V.17. Graphique en boîte à moustache représentant les masses corporelles estimées pour chaque espèce de Chambi et du Glib Zegdou. Par souci de clarté, *Witwatia sigei* n'est pas inclus du fait de sa taille trop grande (76-40g).

D.2.1 Paléobiodiversité

Les faunes de chiroptères de Chambi et du Glib Zegdou témoignent d'une grande diversité de tailles et de morphologies (Fig. V.17). Cette paléobiodiversité comprend des espèces comme *Witwatia sigei* (Ravel, 2012) pouvant atteindre les 100g ainsi que des espèces beaucoup plus petites dont le poids avoisinait les 10g (c.-à.-d., *Vespertiliavus kasserinensis*, *Dizzya exultans*, *Khoufechia gunnelli*, *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*) *africanum*, et *Pseudovespertiliavus parva* ; Fig. V.17). Ce sont ces petits chiroptères qui constituent l'essentiel de ces faunes : plus de 40% des spécimens découverts à Chambi sont attribués aux deux espèces *Khoufechia gunnelli* et *Vespertiliavus kasserinensis*. En revanche, les formes de plus grande taille comme *Witwatia* (Ravel et al., 2012), *Drakonycteris* et *Necromantis*, sont plus rares et sont documentées par un matériel très fragmentaire, comprenant environ 9% des spécimens à eux trois. La prolifération des petits chiroptères insectivores est généralement un indicateur de condition paléoclimatique de type tropical (par ex. : Hill et Smith, 1984 ; Simmons et Conway, 2003). Etant donné l'importante représentation de cette catégorie de formes à Chambi, on peut s'attendre à de telles conditions paléoenvironnementales et paléoclimatiques dans le Centre-Ouest de la Tunisie actuelle durant la fin de l'Éocène inférieur et le début de l'Éocène moyen. En outre, un climat chaud et humide devait être favorable à la prolifération d'insectes, constituant ainsi une abondante ressource pour une telle richesse spécifique de chiroptères (Currano et al., 2008).

D.2.2 La prédation chez les microchiroptères, rôle de l'écholocation et du vol

Chez les chauves-souris, la taille est un trait d'histoire de vie étroitement liée au vol et à l'écholocation effectuée au niveau du larynx (par ex. : Norberg, 1994 ; Giannini, 2012). Il a été démontré que la vitesse du vol et la durée des pulsations ultrasoniques sont positivement corrélées à la taille, tandis que la fréquence des ultrasons décroît avec la taille (par ex. : Calder, 1996 ; Jones, 1999). Le poids des microchiroptères est contraint par l'écholocation selon trois paramètres qui interviennent notamment lors de la chasse (Jones, 1999 ; Giannini et al., 2012) :

- 1) une vitesse contrôlée lors du vol est nécessaire afin d'obtenir suffisamment d'informations pour permettre une bonne lecture de son environnement ;
- 2) l'animal doit générer des ultrasons à hautes fréquences afin d'obtenir des échos suffisants pour pouvoir détecter de petites cibles (proies) ;
- 3) la chauve-souris doit également générer un fort taux de répétition des émissions d'ultrasons afin d'avoir suffisamment d'information pour localiser et suivre les petites proies très mobiles.

La masse corporelle peu élevée (environ 10g) de la plupart des chiroptères de Chambi et du Glib Zegdou permet ainsi d'avoir une bonne idée de la plausible niche écologique occupée par ces animaux à cette époque. Ces chauves-souris étaient probablement de petits microchiroptères insectivores pratiquant une écholocation à haute fréquence d'émission et avec un taux de répétition de ces émissions d'ultrasons très élevé. On peut envisager que ces petits animaux pratiquaient une chasse aérienne très dynamique pour capturer des petits insectes en plein vol (c.-à-d., de petits diptères ou lépidoptères nocturnes).

Les espèces de plus grande taille comme *Drakonyceris glibzegdouensis* et *Necromantis? fragmentum* pourraient quant à elles avoir pratiqué une chasse préférentiellement tournée vers des proies plus conséquentes et rampantes comme des coléoptères ou des myriapodes. Cette hypothèse est appuyée par la morphologie massive des dents de ces deux espèces pourvues de cuspidés saillantes et robustes ainsi que de crêtes hautes et épaisses. Ces caractéristiques sont particulièrement bien adaptées pour percer la cuticule épaisse de ce type d'arthropode. Chez les chiroptères actuels, les espèces de plus grande taille (> 20g) utilisent des fréquences plus basses et ont un taux de répétition des émissions d'ultrasons moins élevé (Giannini et al., 2012). Ceci a notamment été observé chez *Hipposideros commersoni* dont le poids peut atteindre les 95g. Cette espèce actuelle se nourrit presque exclusivement de scarabées bousiers (Vaughan, 1977). Les chiroptères sélectionnant ce type de proies sont souvent des glaneurs ou des chasseurs à l'affût depuis un perchoir fixe. La plus faible mobilité des proies ne nécessite pas une écholocation aussi sophistiquée que celle utilisée pour chasser des petites proies volantes.

Dans le cas extrême, les Philisidae, et plus particulièrement le genre *Witwatia*, constitue un ensemble de chiroptères qui pouvait atteindre les 100g. Cette taille, combinée à une morphologie dentaire très puissante, leur permettait probablement de chasser de petits vertébrés

(Ravel et al., 2012 ; Ravel et al., soumis ; cf. Chap. IV). La carnivorie, chez les microchiroptères, est un aboutissant extrême, étroitement lié à la capacité de portance et donc de la taille (Giannini et Kalko, 2005). La grande taille observée chez les Philisidae pourrait expliquer également leur endémisme. En effet, la niche écologique atteinte par les plus grandes espèces leur ont permis de s'affranchir d'une forte compétition avec le cortège de chiroptères de plus petites tailles. En l'absence de pression de compétitivité, les Philisidae n'avaient pas la nécessité de coloniser d'autres aires géographiques. Ce scénario est également soutenu par l'abondance des *Witwatia* au Fayum qui marque le succès des grands chiroptères dans le Nord de l'Afrique au Paléogène. À l'inverse, *Dizzya* représente la forme la plus petite des Philisidae et de ce fait rentrait directement en compétition avec les autres chiroptères. Cette pression de sélection a probablement entraîné l'extinction de *Dizzya* qui est absent dans les localités plus récentes que Chambi. En outre, La compétition interspécifique des petits chiroptères poussaient ces dernières à rechercher de nouvelles aires de colonisation entraînant des phases de dispersion qui ont pu être observées dans le registre fossile.

D.2.3 La taphonomie

La faune de Chambi est composée de 9 espèces appartenant à 5 familles modernes. Une telle concentration est surprenante pour un gisement caractérisé par des calcaires lacustres. La taphonomie, pour les chiroptères, est un élément important à prendre en compte pour pouvoir discuter de la paléoécologie, en particulier dans le domaine du type d'habitat (Kowalski, 1995). Dans le registre fossile, les chiroptères primitifs sont presque exclusivement issus de dépôts fluvio-lacustres contribuant parfois à la bonne préservation de leur squelette comme à Messel ou au Wyoming. Au contraire, les formes modernes semblent plus souvent associées aux remplissages karstiques (Sigé et Legendre, 1983). Les gisements du Quercy ou de Shanghuang (cf. Chap. II) en sont un parfait exemple. Ce type de dépôt, souvent associé avec un matériel abondant et bien préservé, est étroitement lié avec un habitat troglodyte qui est largement établi chez les microchiroptères. Sans s'y opposer, la sédimentologie caractérisant les localités de Chambi et du Glib Zegdou ne permet pas de confirmer le comportement cavernicole des chiroptères. Cependant, plusieurs faits notables viennent soutenir ce type de comportement. Plusieurs espèces de Chambi ont montrés des affinités avec des formes du Quercy qui, par le

contexte géologique, habitaient d'anciennes grottes. Dans un paragraphe précédent, il a été possible de montrer que les petites espèces étaient possiblement capables de repérer et de chasser de petites proies grâce à une écholocation sophistiquée. Cette capacité devait également leur permettre une grande manœuvrabilité dans des espaces clos avec une faible visibilité. La présence de chiroptères cavernicoles dans des sédiments fluvio-lacustres peut s'expliquer par l'accumulation de pelotes de déjection rejetées par les oiseaux de proies, principaux prédateurs des chauves-souris (Kowalski, 1995). La diversité des chiroptères relevée à Chambi paraît toutefois trop importante pour pouvoir être la conséquence d'une accumulation de pelotes de déjection. De plus, l'émail des dents ne possèdent pas de traces de digestion organique qui permettent de déceler une prédation sur les petits mammifères (par ex. : Dodson et Wexlar, 1979 ; Laudet et Selva, 2005). Un autre facteur pouvant intervenir dans l'agrégation de fossiles de chiroptères est le transport par l'eau (Kowalski, 1995). Cette dernière hypothèse paraît plus probable. L'amoncellement des fossiles que l'on retrouve à Chambi et au Glib Zegdou pourrait être alors la conséquence du lessivage d'un réseau de grottes ancien par une montée des eaux.

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

A – Conclusion

Le registre fossile est une source de documentation indispensable à la compréhension des radiations initiales des mammifères. L'étude approfondie réalisée dans ce travail sur les nouvelles faunes de chiroptères paléogènes d'Afrique et d'Asie, apporte de nombreux éclaircissements sur l'émergence et les débuts de l'histoire évolutive des formes modernes. À partir d'un matériel paléontologique totalement inédit, recueilli grâce aux efforts menés sur le terrain et en laboratoire, les analyses systématiques et phylogénétiques de ce travail contribuent :

- à identifier les groupes représentés en Afrique du Nord et en Asie du Sud-Est durant l'Éocène,
- à établir des relations de parenté entre les formes fossiles européennes, africaines et asiatiques,
- à mettre en évidence certains aspects des modalités évolutives de la morphologie dentaire de certaines familles,
- à proposer un contexte paléoécologique pour ces faunes anciennes,
- et à élaborer des scénarii paléobiogéographiques sur les événements de dispersions qui ont conditionné les débuts de la radiation initiale des chauves-souris modernes.

La faune de chiroptères provenant des gisements karstiques de Shanghuang montrent, pour la première fois dans le Paléogène asiatique, un ensemble de morphologies modernes qui contraste avec les faunes de chiroptères primitifs éocènes de Vastan en Inde (fin de l'Eocène inférieur ; Smith et al., 2007) et de Tuqiaogou en Chine (milieu de l'Eocène moyen ; Tong, 1997). L'essentiel des spécimens découverts dans les différentes poches karstiques étudiées est attribué à *Bianfuia shanghuangensis* nov. gen. nov. sp., qui représente un Rhinolophidae primitif (cf. Chap. II). En effet, une analyse cladistique a permis de clarifier la dichotomie entre les Hipposideridae et les Rhinolophidae fossiles et de préciser l'emplacement du taxon de Shanghuang au sein de la phylogénie des Rhinolophoidea. *Bianfuia shanghuangensis* se positionne à la base des Rhinolophidae et présente une affiliation probable avec le genre *Vaylatsia* (qui était jusqu'à présent considéré comme un Hipposideridae ; Revilliod, 1920 ; Legendre et al., 1995 ; Sigé et al., 1998b ; Sigé et Crochet, 2006 ; Maitre 2008 [thèse non publiée]). Considérant ces résultats, il a été possible de mettre en évidence un événement de dispersion pour les

Rhinolophidae durant l'Éocène moyen entre l'Asie et l'Europe. La faune de Shanghuang a révélé également d'autres formes rhinolophoïdes, attestées cependant par un matériel beaucoup plus sporadique, et un Rhinopomatidae probable qui pourrait être le plus ancien représentant de cette famille. L'analyse et l'identification des spécimens de Chine ont permis d'apporter des éléments de comparaison pour les fossiles d'Afrique du Nord subcontemporains.

L'échantillonnage d'un nouveau locus fossilifère (KD) à El Kohol en Algérie, daté du début de l'Eocène inférieur, a permis la découverte de quelques fragments de dents (une molaires supérieure, un trigonide et un talonide) appartenant à la plus ancienne chauve-souris d'Afrique (Ravel et al., 2011a ; cf. Chap. III). Malgré le matériel très fragmentaire, il est possible de rapprocher la morphologie de ces spécimens des formes primitives (« Eochiroptera ») qui constituent les « groupes souches » des chiroptères. Jusqu'à ces derniers temps, les chiroptères primitifs, de distribution quasi globale durant l'Eocène, n'étaient pas connus dans l'Éocène inférieur africain. La présence de ce nouveau taxon, bien que très fragmentaire, permet d'élargir l'aire de répartition déjà très étendue des formes les plus anciennes de chauves-souris. De plus, ce nouveau chiroptère d'El Kohol permet de révéler un groupe souche potentiel pour les formes modernes africaines incluant Rhinolophoidea, Emballonuroidea et Vespertilionoidea, qui semblent apparaître plus tardivement dans le registre fossile d'Afrique du Nord.

Certains des nouveaux fossiles récoltés dans l'Eocène inférieur terminal – début de l'Eocène moyen de Tunisie (Chambi) et d'Algérie (Gour Lazib - Glib Zegdou) ont été identifiés comme appartenant à la famille des Philisidae (cf. Chap. IV). Ces spécimens fossiles ont permis de mieux cerner la morphologie dentaire de *Dizzya exsultans* Sigé 1991 qui était jusqu'à présent documentée par une seule molaire supérieure et un fragment de mandibule. Une nouvelle espèce, de très grande taille, appartenant au genre *Witwatia* a été identifiée dans les localités de Chambi et du Glib Zegdou (Ravel et al., 2012, et Ravel et al., soumis). *W. sigei* Ravel 2012 contribue à l'extension du genre *Witwatia* à partir de l'Éocène inférieur jusqu'à l'Éocène supérieur. Une analyse phylogénétique (cladistique) comprenant l'ensemble des espèces de Philisidae vient soutenir la monophylie du groupe. Cette famille témoigne d'un fort endémisme nord africain dont l'histoire évolutive débute au milieu de l'Eocène inférieur, et semble s'éteindre à l'Oligocène inférieur. Les études phylogénétiques ont permis de positionner de manière formelle les

Philisidae à la base du clade Vespertilionoidea. Ce grand ensemble, très diversifié actuellement, possède probablement une origine africaine si l'on prend en considération la position phylogénétique des Philisidae et le registre fossile qui lui est attribué dans sa globalité. La présence de *Witwatia* et de *Dizzya* dans la même localité montre une étonnante diversité de formes pour les chiroptères paléogènes du Nord de l'Afrique. Une analyse morpho-fonctionnelle des dents de Philisidae a permis de mettre en évidence la puissance de l'appareil masticateur de ces formes primitives, lesquelles étaient bien adaptées pour briser et broyer leur bol alimentaire. La taille imposante de *Witwatia*, associée à la fonction brisante / broyeuse de la morphologie dentaire résulte d'une adaptation à un régime carnivore comprenant probablement des petits vertébrés. Ce type de régime, déjà constaté de manière convergente chez d'autres espèces de grande taille fossiles et actuelles, contraste radicalement avec l'insectivorie stricte couramment observée chez les autres microchiroptères de la même époque. Cette adaptation apparaît comme une réponse à une pression de sélection forte dans des faunes très diversifiées et dominées par des petits microchiroptères insectivores.

Enfin, une étude systématique de l'ensemble du matériel dentaire provenant de Chambi et du Glib Zegdou a permis de mettre en évidence une incroyable et surprenante diversité de chiroptères modernes dès la fin de l'Eocène inférieur (cf. Chap. V). À Chambi notamment, en plus des Philisidae (vespertilionoïdes), la faune de chiroptères comprend de nombreuses familles actuelles : des Hipposideridae (c.-à-d., *Palaeophyllophora tunisiensis* nov. sp. et *Hipposideros* (*Psuedorhinolophus*) *africanum* nov. sp.), des Emballonuridae (c.-à-d., *Vespertiliavus? aenigma* nov. sp., *Vespertiliavus kesserinensis* nov. sp., *Pseudovespertiliavus parva* nov. gen. nov. sp., et possiblement *Chambinycteris pusilli* nov. gen. nov. sp.), un Nycteridae (*Khoufechia gunnelli* nov. gen. nov. sp.), et un Vespertilionidae indéterminé. Un Necromantidae (*Necromantis? fragmentum* nov. sp.) est également identifié à Chambi par une espèce qui possède de nombreuses affinités avec le genre européen *Necromantis*. Une dernière espèce est reconnue au Glib Zegdou (*Drakonycteris glibzedouensis* nov. gen. nov. sp.). Ce taxon montre une morphologie trop originale pour pouvoir le rapprocher d'une famille connue. Du fait de la singularité morphologique de ce taxon, cette espèce pourrait éventuellement représenter une famille éteinte encore inconnue qui, comme les Philisidae, aurait une histoire profondément et essentiellement liée à l'Afrique. La plupart des autres genres identifiés à Chambi (*Vespertiliavus*, *Necromantis*,

Hipposideros (*Pseudorhinolophus*) et *Paleophyllophora*) reflète une composition taxonomique qui rappelle les faunes plus récentes du Quercy. Ces affinités, qui plus est phylogénétiques, sont de toute évidence le résultat d'échanges fauniques entre l'Afrique du Nord et le sud de l'Europe au cours de l'Éocène. Ces échanges impliquent les Hipposideridae, les Emballonuridae et les Necromantidae. En revanche, les Nycteridae et les Philisidae et plus globalement les Vespertilionoidea ont une aire de répartition plus limitée avec des occurrences exclusivement restreintes à l'Afrique durant l'Éocène inférieur et moyen. Il a été possible de calculer la masse corporelle des différents chiroptères de Chambi et du Glib Zegdou à partir de la surface de certains types de dents. Les résultats obtenus ont montré une grande diversité de taille avec toutefois une dominance des petites espèces (environ 10g). Ces chiroptères étaient probablement dotés d'une écholocation sophistiquée qui leur permettait de chasser de petits insectes volants. La taphonomie est généralement un bon indicateur pour renseigner le type d'habitat des chiroptères. Les formes modernes cavernicoles sont souvent associées à des remplissages karstiques. La présence des faunes de chiroptères dans les dépôts fluvio-lacustres de Chambi et du Glib Zegdou est peu commune. L'accumulation d'une telle richesse spécifique notamment à Chambi suggère un transport hydrique depuis un réseau ancien de grottes qui devait abriter de nombreuses colonies de chiroptères cavernicoles.

Les nombreux événements de dispersion mis en évidence à l'occasion de cette étude, soulignent les capacités de migration des chiroptères au cours du Paléogène – dispersions qui ont probablement été favorisées par leur étonnant mode de locomotion, certainement déjà bien développé dès le début de l'Eocène. En effet, la dispersion rapide sur de très grandes distances est de toute évidence à mettre en relation avec leur adaptation au vol. De nos jours, certaines chauves-souris peuvent parcourir plus de 3000 km en une saison (Fleming et Eby, 2003). Ce type de locomotion permet de surmonter des obstacles géographiques (par ex. : de bas reliefs ou des étendues d'eau) plus aisément que les autres petits mammifères, et facilite ainsi l'exploration de nouvelles niches. Cette mobilité devait permettre des flux migratoires beaucoup plus complexes et plus fréquents comprenant des migrations saisonnières qui ne peuvent pas faire l'objet d'un enregistrement fossiles. Cependant l'étude de ces fossiles nous a tout de même permis de déterminer les grands axes de dispersions ainsi que la période à laquelle ils se sont mis en place.

Le travail présenté ici constitue une première approche d'une problématique encore trop peu exploitée, documentée essentiellement par un matériel fossile encore très incomplet. Les analyses systématiques et phylogénétiques se sont focalisées sur le matériel dentaire qui s'est révélé relativement abondant. Les dents sont essentielles pour des comparaisons exhaustives et pertinentes avec les fossiles provenant d'autres localités contemporaines également documentées par ce type de matériel. L'étude des morphologies dentaires nous a permis d'avoir un aperçu de la diversité extraordinaire des chiroptères modernes en Afrique du Nord durant le Paléogène. Il existe également à Chambi des restes fossiles correspondant à du matériel crânien et postcrânien attribuable à du chiroptère, qui n'a pu encore être analysé. L'étude de ce matériel permettra d'aborder des problématiques plus en liaison avec la paléoécologie de ces formes primitives.

B – Perspectives

L'écholocation et le vol sont deux adaptation-clés qui ont contribué au succès du groupe. La question de savoir laquelle de ces adaptations, écholocation ou vol battu, est apparue en premier, ou encore si elles sont le fruit d'une coévolution, sont encore vivement débattues. Selon la tendance actuelle issue de l'étude d'*Onychonycteris finneyi*, le chiroptère du Wyoming, le vol pourrait être apparu avant l'écholocation (par ex. : Simmons et al., 2008, 2010 ; Veselka et al., 2010). Cette dernière serait apparue alors chez tous les autres chiroptères, et auraient été perdue chez les mégachiroptères. Ces conclusions sont déduites des analyses comparatives des morphologies de surface directement observables. Il s'agit de l'anatomie de la région auditive (configuration de la cochlée, présence de connexion entre l'os stylohyal et l'os tympanique) et de celle des membres antérieurs, mais aussi de relations allométriques (c.-à-d., ratio entre la longueur des membres antérieurs et celle des membres postérieurs, ratio entre la largeur de la cochlée et la largeur du basicrâne). Le matériel crânien provenant de Chambi comprend notamment des cochlées, isolées certes, mais non déformées. Une analyse comparative de la morphologie externe de ces structures conduira dans un premier temps à des identifications et des associations avec le matériel dentaire. Une fois les identifications faites, il sera possible de s'intéresser à la structuration interne de l'oreille grâce aux méthodes de microtomographie à rayonnement X qui permettent d'avoir accès à ce genre d'information sans détruire le matériel (Spoor et Zonneveld, 1995 ; Silcox et al., 2009 ; Macrini et al., 2010 ; Lebrun et al., 2010 ; Benoit

et al., 2012; Orliac et al., 2012). Cependant, la base de données sur la morphologie de l'oreille interne des chiroptères actuels ou fossiles est très peu fournie, et représente de ce fait un chantier qui mérite d'être entrepris (Davies et al., 2011 ; Habersetzer et al., 2012). Certaines localités karstiques du Quercy en France, ont livré des crânes inédits, non déformés, préservant la région auditive en trois dimensions. C'est le cas notamment pour un spécimen provenant de l'Éocène inférieur de Vielase qui permettrait pour la première fois d'observer la morphologie interne de l'oreille d'une forme primitive (« Eochiroptera »). L'élaboration d'une base de données exhaustive sur du matériel fossile et actuel permettra d'aborder des problématiques liées à l'évolution de l'appareil auditif chez les chiroptères. Ces descriptions de formes primitives auront très certainement d'importantes implications sur notre compréhension de la mise en place de l'écholocation et/ou du vol chez les premiers chiroptères.

Le reste du matériel de Chamby est constitué en partie d'humérus. Cet os long apporte également beaucoup d'informations morpho-fonctionnelles car c'est l'un des os qui conditionne et détermine la mobilité des membres antérieurs qui, chez les chiroptères, permet le vol battu (par ex. : Smith, 1972 ; Habersetzer et Storch, 1989 ; Simmons et Geisler, 1998). Outre l'intérêt morpho-fonctionnel, les articulations distale et proximale de l'humérus des chiroptères présentent de nombreux caractères pouvant être diagnostiques pour certaines familles (par ex. : l'articulation du coude permet de différencier un Hipposideridae d'un Rhinolophidae ; Sigé, 1990). La diversité morphologique des humérus reflète une grande variété de type de vol au sein des chiroptères. Il serait donc intéressant de vérifier si la grande diversité dentaire enregistrée à Chamby se traduit autrement, via une grande diversité de locomotion, à travers l'étude des restes d'humérus. Une étude approfondie des humérus apporterait également des précisions sur les niches écologiques des espèces de Chamby, sur leurs types de chasse, leur habitat et sur leur capacité de migration.

Dans ce travail, nous avons démontré le rôle majeur de l'Afrique du Nord et de l'Asie de l'Est dans la radiation initiale des chiroptères modernes, et mis en évidence l'existence de dispersions intercontinentales au cours de l'Eocène. Ces échanges fauniques permettent d'envisager des voies de passages, et notamment d'identifier de probables zones géographiques encore vierges de données fossiles pour les chiroptères du Paléogène. Le registre fossile des chiroptères africains est concentré essentiellement au Nord du continent. Pour le reste de

l'Afrique, on ne connaît actuellement qu'un squelette complet d'Afrique subéquatoriale (Tanzanie), appartenant à une possible forme primitive (Gunnell, 2002). L'Asie Centrale quant à elle apparaît comme un centre de dispersion et de flux migratoires intracontinentaux pour les Rhinolophoidea. Des lacunes demeurent pour l'ensemble de l'Asie qui pourront être réduites par l'étude de fossiles encore inédits, découverts par l'équipe dans la Formation de Pondaung au Myanmar (Eocène moyen terminal) et dans la Formation Chitarwata, des Collines Bugti au Pakistan (Oligocène inférieur). Dans sa globalité le registre fossile des chiroptères paléogène est beaucoup plus fourni dans l'ancien monde que dans le nouveau monde. Pourtant, l'Amérique et l'Australie ont révélé parmi les plus anciens chiroptères, ce qui montre l'importance de ces continents pour l'origine et la dispersion des formes primitives (Hand et al., 1994 ; Simmons, 2005 ; Teeling, 2005 ; Simmons et al., 2008 ; Hand, 2011). Mais les fossiles de ces régions sont particulièrement rares et/ou fragmentaires malgré la présence de quelques spécimens très bien préservés. Toutes ces zones d'ombres nécessitent d'investir davantage dans la recherche de terrain afin de mettre au jour de nouveaux gisements paléontologiques paléogènes pouvant révéler de nouveaux chiroptères fossiles. De nombreuses perspectives de recherches nous sont offertes par la découverte potentielle de nouveaux fossiles et par l'utilisation de nouvelles technologies permettant des études plus approfondies sur le matériel. Ces nouvelles approches apporteront sans doutes de nouvelles révélations sur les débuts de l'histoire évolutive des chiroptères, l'un des groupes de mammifères les plus emblématiques de la biodiversité actuelle.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Agnarsson, I., C. M. Zambrana-Torrel, N. P. Flores-Saldana, & L. J. May-Collado. 2011. A time calibrated species-level phylogeny of bats (Chiroptera, Mammalia). *PloS Currents. Tree of Life* **3**.
- Arita, H. T., & M. B. Fenton. 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Tree* **12** : 53-58.
- Badgley, C., W. S. Bartels, M. E. Morgan, A. K. Behrensmeyer, & S. M. Raza. 1995. Taphonomy of vertebrate assemblages from the Paleogene of northwestern Wyoming and the Neogene of northern Pakistan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **115** : 157-180.
- Barghoorn, S. F. 1977. New material of *Vespertiliavus* Schlosser (Mammalia, Chiroptera) and suggested relationships of emballonurid bats based on cranial morphology. *American Museum Novitates* **2618** : 1-29.
- Beard, K. C. 1993. Origin and evolution of gliding in early Cenozoic Dermoptera (Mammalia, Primatomorpha) ; pp. 63-90 in R. D. E. MacPhee (éd.), *Primates and their relatives in phylogenetic perspective*. Plenum, New York.
- Beard, K. C. 1998. East of Eden: Asia as an important center of taxonomic origination in Mammalian evolution ; pp. 5-39 in C. K. Beard, & M. R. Dawson (éds.), *Dawn of the age of mammals in Asia*. Bulletin of Carnegie Museum of Natural History Pittsburgh.
- Beard, K. C., B. Sigé, & L. Krishtalka. 1992. A primitive vespertilionoid bat from the Early Eocene of Central Wyoming. *Compte rendu de l'Académie des Sciences de Paris* **314** : 735-741.
- Beard, K. C., T. Qi, M. R. Dawson, B. Wang, & C. Li. 1994. A diverse new primate fauna from the Middle Eocene fissure-fillings in southeastern China. *Nature* **368** : 604-609.
- Beard, K. C., H. Tong, M. R. Dawson, J. Wang, & X. Huang. 1996. Earliest complete dentition of an anthropoid primate from the late Middle Eocene of Shanxi Province, China. *Science* **272** : 82-85.
- Benoit, J., M. Orliac, & R. Tabuce. 2012. The petrosal of the earliest elephant shrew *Chambius* (Macroscelidea, Afrotheria) from the late early Eocene locality of Chambi (Tunisia) and

- the evolution of the middle and inner ear of elephant-shrews. *Journal of Systematic Palaeontology* **221** : 417-426.
- Berggren, W. A., & D. R. Prothero. 1992. Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution: an overview ; pp. 1-28 in W. A. Berggren, & D. R. Prothero (éds.), Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. Princeton University Press, Princeton.
- Black, C. C., & L. Krishtalka. 1986. Rodents, bats, and insectivores from the Plio-Pleistocene sediments to the East of Lake Turkana, Kenya. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles Co* **372** : 1-15.
- Blumenbach, J. F. 1779. Handbuch der Naturgeschichte. *Gottingen* **1**:448.
- Bogdanowicz, W., & R. D. Owen. 1998. In the Minotaur's labyrinth: the phylogeny of the bat family Hipposideridae ; pp. 27-42 in T. H. Kunz, & P. A. Racey (éds.), Bat biology and conservation. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Bonis (de), L. D., J.-Y. Crochet, J.-C. Rage, B. Sigé, J. Sudre, & M. Vianey-Liaud. 1973. Nouvelles faunes de vertébrés oligocènes des Phosphorites du Quercy. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 3e série, Science de la Terre* **174** : 105-113.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistic* **10**:295-304.
- Butler, P. M. 1984. Macroscelidae, Insectivora and Chiroptera from the Miocene of East Africa. *Palaeovertebrata* **14** : 117-200.
- Calder, W. A. 1996. Size, function and life history. *New York: Dover Publication*.
- Coster, P., M. Benammi, M. Mahboubi, R. Tabuce, M. Adaci, L. Marivaux, M. Bensalah, S. Mahboubi, A. Mahboubi, F. Mebrouk, C. Maameri, & J.-J. Jaeger. 2012. Chronology of the Eocene continental deposits of Africa: magnetostratigraphy and biostratigraphy of the El Kohol and Glib Zegdou Formations. *Geological Society of America Bulletin* **124** : 1590-1606.
- Court, N., & M. Mahboubi. 1993. Reassessment of lower Eocene *Seggeurius amourensis*: aspects of primitive dental morphology in the mammalian order Hyracoidea. *Journal of Paleontology* **67** : 889-893.
- Currano, E. D., P. Wilf, S. L. Wing, C. C. Labandeira, E. C. Lovelock, & D. L. Royer. 2008. Sharply increased insect herbivory during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA* **105** : 1910-1964.

- Czaplewski, N. J., T. Masanaru, T. M. Naeher, N. Shigehara, & T. Setoguchi. 2003. Additional bats from the middle Miocene La Venta fauna of Colombia. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Fisicas y Naturales* **27** : 263-282.
- Czaplewski, N. J., G. S. Morgan, & S. A. McLeod. 2008. Chiroptera ; pp. 174-197 in C. M. Janis, G. F. Gunnell, & M. D. Uhen (éds.), *Evolution of Tertiary mammals of North America*. Vol.2. Small mammals, xenarthrans, and marine mammals. Cambridge University Press, Cambridge.
- Czaplewski, N. J., & G. S. Morgan. 2012. New basal noctilionoid bats (Mammalia: Chiroptera) from the Oligocene of subtropical North America ; pp. 162-209 in G. F. Gunnell, & N. B. Simmons (éds.), *Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Davies, K. T. J., N. MacLeod, P. Bates, E. C. Teeling, & S. J. Rossiter. 2011. Echolocation, flight and inner-ear adaptation in bats ; pp. 50-51 in T. Lehmann, & S. F. K. Schaal (éds.), *The world at the time of Messel*. Mosbrugger, H. C. Volker Senckenberg Research Institute and Natural History Museum, Frankfurt.
- Dawson, M. R., & B. Wang. 2001. Middle Eocene Ischyromyidae (Mammalia: Rodentia) from the Shanghuang fissures, southeastern, China. *Annals of Carnegie of Natural History* **70** : 221-230.
- Dawson, M. R., X. Huang, C. Li, & B. Wang. 2003. Zelomyidae, a new family of Rodentia (Mammalia) from the Eocene of Asia. *Vertebrata Palasiatica* **41** : 249-270.
- Delfortrie, E. 1872. Les gîtes de chaux phosphatée dans le département du Lot ; leur faune, le mode et l'époque probable de leur formation. *Actes de la Société Linéenne de Bordeaux* **28** : 505-518.
- Dodson, P., & D. Wexlar. 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology* **5** : 275-284.
- Ducrocq, S., J.-J. Jaeger, & B. Sigé. 1993. Un mégachiroptère dans l'Eocène supérieur de Thaïlande : incidence dans la discussion phylogénique du groupe. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* **9** : 561-575.
- Eick, g. N., D. S. Jacobs, & C. A. Mathee. 2005. A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical biogeography of extant bats (Chiroptera). *Molecular Biology and Evolution* **22** : 1869-1886.

- Eiting, T. P., & G. F. Gunnell. 2009. Global completeness of bat fossil record. *Journal of Mammalian Evolution* **16** : 151-173.
- Evans, A. R., I. S. Harper, & G. D. Sanson. 2001. Confocal imaging, visualization and 3-D surface measurement of small mammalian teeth. *Journal of Microscopy* **204** : 108-109.
- Filhol, H. 1876. Recherche sur les Phosphorites du Quercy. *Annales de la Société Géologique* **7** : 44-48.
- Fleming, T. H., & P. Eby. 2003. Ecology of bat migration ; pp. 156-208 in T. H. Kunz, & M. B. Fenton (éds.), *Bat ecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Fracasso, M. P. A., L. D. de O. Salles, & F. A. Perini. 2011. Upper molar morphology and relationships among higher taxa in bats. *BioOne* **92** : 421-432.
- Freeman, P. W. 1984. Functional cranial analysis of large animalivorous bats (Microchiroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* **21** : 387-408.
- Freeman, P. W. 1988. Frugivorous and animalivorous bats (Microchiroptera): dental and cranial adaptations. *Biological Journal of the Linnean Society* **33** : 249-272.
- Freeman, P. W. 2000. Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evolutionary Ecology Research* **2** : 317-335.
- Gheerbrant, E., H. Cappetta, M. Feist, J.-J. Jaeger, J. Sudre, M. Vianey-Liaud, & B. Sigé. 1992. La succession des faunes de vertébrés d'âge Paléocène supérieur et Éocène inférieur dans le bassin d'Ouarzazate, Maroc. Contexte géologique, bilans biostratigraphique et paléogéographique. *Newsletters on Stratigraphy* **28** : 33-58.
- Gheerbrant, E., H. Cappetta, M. Iarochene, M. Amaghazaz, & B. Bouya. 2002. A new large mammal from the Ypresian of Morocco: evidence of surprising diversity of early proboscideans. *Acta Palaeontologica Polonica* **47** : 493-506.
- Gheerbrant, E., H. Cappetta, C. Mourer-Chauviré, E. Bourdon, M. Iarochene, M. Amaghazaz, & B. Bouya. 2003. Les localités à mammifères des carrières de Grand Daoui, bassin des Ouled Abdoun, Maroc, Yprésien : premier état des lieux. *Bulletin de la Société Géologique de France* **174** : 279-293.
- Gheerbrant, E., J. Sudre, P. Tassy, M. Amaghazaz, B. Bouya, & M. Iarochene. 2005. Nouvelles données sur *Phosphattherium escuellei* (Mammalia, Proboscidea) de l'Eocène inférieur du Maroc, apports à la phylogénie des Proboscidea et des ongulés lophodontes. *Geodiversitas* **27** : 239-333.

- Giannini, N. P. 2012. Early evolution of body size in bats ; pp. 556-555 in G. F. Gunnell, & N. B. Simmons (éds.), *Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Giannini, N. P., & E. K. V. Kalko. 2005. The guild structure of animalivorous leaf-nosed bats of Barro Colorado Island, Panama, revisited. *Acta Chiropterologica* **7** : 131-146.
- Gingerich, P. D. 1987. Early Eocene bats (Mammalia, Chiroptera) and other vertebrates in freshwater limestones of the Willwood formation, Clark's Fork Basin, Wyoming. *Contributions from the Museum of paleontology, The university of Michigan* **27** : 275-320.
- Gingerich, P. D. 2006. Environment and evolution through the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Trends in Ecology and Evolution* **21** : 246-253.
- Gingerich, P. D., & B. H. Smith. 1984. Allometric scaling in the dentition of primates and insectivores ; pp. 257-272 in W. L. Jungers (éd.), *Size and scaling in primate biology*. Plenum Publishing Corporation, New York.
- Gunnell, G. F. 2010. Chiroptera ; pp. 587-604 in L. Wenderlin, and W. J. Sanders (éds.), *Cenozoic mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.
- Gunnell, G. F., B. F. Jacobs, P. S. Herendeen, J. J. Head, E. Kowalski, C. P. Msuya, F. A. Mizambwa, T. Harrison, J. Habersetzer, & G. Storch. 2003. Oldest placental mammal from sub-Saharan Africa: Eocene microbat from Tanzania - evidence for early evolution of sophisticated echolocation. *Palaeontologica Electronica* **5** : 1-10.
- Gunnell, G. F., & N. B. Simmons. 2005. Fossil evidence and the origin of bats. *Journal of Mammalian Evolution* **12** : 209-246.
- Gunnell, G. F., E. L. Simons, et E. R. Seiffert. 2008. New Bats (Mammalia: Chiroptera) from the Late Eocene and Early Oligocene, Fayum Depression, Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28** : 1-11.
- Gunnell, G. F., S. R. Worsham, E. R. Seiffert, & E. L. Simons. 2009. *Vampyravus orientalis* Schlosser (Chiroptera) from the Early Oligocene (Rupelian), Fayum, Egypt - body mass, humeral morphology and affinities. *Acta Chiropterologica* **11** : 271-278.
- Gunnell, G. F., J. Habersetzer, E. Schlosser-Sturm, N. B. Simmons, & T. Smith. 2011. Primitive chiropteran teeth: the complete dentition of the Messel bat *Archaeonycteris trigonodon* ;

- pp. 139 in T. Lehmann, & S. F. K. Schaal (éds.), *The world at the time of Messel*. Mosbrugger, H. C. Volker Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt.
- Gunnell, G. F., T. P. Eiting, & E. L. Simons. 2012. African Vespertilionoidea (Chiroptera) and the antiquity of Myotinae ; pp. 252-266 in G. F. Gunnell, & N. B. Simmons (éds.), *Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Guo, J., M. R. Dawson, & K. C. Beard. 2000. *Zhailimeryx*, a new lophiomerycid artiodactyl (Mammalia) from the late Middle Eocene of Central China and the early evolution of ruminants. *Journal of Mammal Evolution* **7** : 239-258.
- Habersetzer, J., & G. Storch. 1987. Klassifikation und funktionelle flügelmorphologie paläogener fledermäus (Mammalia, Chiroptera). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **91** : 117-150.
- Habersetzer, J., & G. Storch. 1992. Cochlea size in extant chiroptera and Middle Eocene microchiropterans from Messel. *Naturwissenschaften* **79** : 462-466.
- Habersetzer, J., E. Schlosser-Sturm, G. Storch, & B. Sigé. 2012. Shoulder joint and inner ear of *Tachypteron franzeni*, an emballonurid bat from the Middle Eocene of Messel ; pp. 67-104 in G. F. Gunnell, & N. B. Simmons (éds.), *Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hand, S. 1998a. *Riversleigha williamsi* gen. et sp. nov., a large Miocene hipposiderid (Microchiroptera) from Riversleigh, Queensland. *Alcheringa* **22** : 259-276.
- Hand, S. 1998b. *Xenorhinos*, a new genus of old world leaf-nosed bats (Microchiroptera: Hipposideridae) from the Australian Miocene. *Journal of Vertebrate Paleontology* **18** : 430-439.
- Hand, S. 2011. Eocene biogeography of eastern Gondwanan bats; pp. 79 in T. Lehmann, & S. F. K. Schaal (éds.), *The world at the time of Messel*. Mosbrugger, H. C. Volker Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt.
- Hand, S., M. Novacek, H. Godthelp, & M. Archer. 1994. First Eocene bat from Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology* **14** : 375-381.
- Hand, S., & J. A. W. Kirsch. 1998. A southern origin for the Hipposideridae (Microchiroptera)? Evidence from the Australian fossil record ; pp. 72-90 in T. H. Kunz, & P. A. Racey

- (éds.), Bats: phylogeny, morphology, echolocation, and conservation biology. Smithsonian Institution Press.
- Hand, S., & J. A. W. Kirsch. 2003. *Archerops*, a new annectant hipposiderid genus (Mammalia: Microchiroptera) from the Australian Miocene. *Journal of Paleontology* **77** : 1139-1151.
- Hand, S., B. Sigé, & E. Maitre. 2012. *Necromantis* Weithofer, 1887, large carnivorous Middle and Late Eocene bats from the French Quercy Phosphorites: new data and unresolved relationships ; pp. 210-251 in G. F. Gunnell, and N. B. Simmons (éds.), Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Harrison, D. L., & J. J. Hooker. 2010. Late Middle Eocene bats from the Creechbarrow Limestone Formation Dorset, southern England with description of a new species of *Archaeonycteris* (Chiroptera: Archaeonycteridae). *Acta Chiropterologica* **12** : 1-18.
- Hartenberger, J.-L., J.-Y. Crochet, C. Martinez, B. Marandat, & B. Sigé. 2001. The Eocene mammalian fauna of Chambi (Tunisia) in its geological context ; pp. 237-249 in G. F. Gunnell (éd.), Eocene Biodiversity: unusual occurrences and rarely sampled habitats. Kluwer Academic/Plenum, New York.
- HersHKovitz, P. 1972. The recent mammals of the neotropical region: a zoogeographic and ecological review ; pp. 311-432 in A. Keast, F. C. Erk, & B. Glass (éds.), Evolution, mammals, and southern continents. University of New York Press, New York.
- Hill, J. E., & J. D. Smith éds (1984) Bats: a natural history. Vol. 877, pp. 243. British Museum (Natural History) Publications, London, United Kingdom.
- Hill, J. E., A. Zubaid, & G. W. H. Davison. 2009. The taxonomy of leaf-nosed bats of the *Hipposideros bicolor* group (Chiroptera: Hipposideridae) from southeastern Asia. *Mammalia* **50** : 535-540.
- Hooker, J. J. 1996. A primitive emballonurid bat (Chiroptera, Mammalia) from the earliest Eocene of England. *Palaeovertebrata* **25** : 287-300.
- Horáček, I., O. Fejfar, & P. Hulva. 2006. A new genus of vespertilionid bat from the Early Miocene of Jebel Zelten, Libya, with comments on *Scotophilus* and early history of vespertilionid bats (Chiroptera). *Lynx (Praha)* **37** : 131-150.
- Hugueney, M. 1984. Verneuil (Allier), gisement de petits mammifères de l'Oligocène supérieur. *Revue Scientifique du Bourbonnais* **1984** : 128-140

- Hutcheon, J. M., & J. A. W. Kirsch. 2006. A moveable face: deconstructing the microchiroptera and a new classification of extant bats. *Acta Chiropterologica* **8** : 1-10.
- Jepsen, G. L. 1966. Early Eocene bat from Wyoming. *Science* **154** : 1333-1339.
- Jodot, P. 1953. Les *Pseudoceratodes* du Nummulitique continental circumsaharien. *Bulletin du Service de la Carte Géologique de l'Algérie* **17** : 124
- Jones, G. 1999. Scaling of echolocation call parameters in bats. *Journal of Experimental Biology* **202** : 3359-3367.
- Jones, G., & E. C. Teeling. 2006. The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology and Evolution* **21** : 149-156.
- Koopman, K. F. 1985. A synopsis of the families of bats, Part VII. *Bat Research News* **25** : 25-27.
- Koopman, K. F. 1994. Chiroptera: systematics. *Handbook of Zoology. Mammalia VIII*, **60** : 1-217.
- Kowalski, K. 1995. Taphonomy of bats (Chiroptera). *Geobios* **18** : 251-256.
- Lack, J. B., Z. P. Roehrs, G. E. Stanley, R. Manuel, & R. A. Van Den Bussche. 2010. Molecular phylogenetics of *Myotis* indicate familial-level divergence for the genus *Cistugo* (Chiroptera). *Journal of Mammalogy* **91** : 976-992.
- Lapointe, F.-J., J. A. W. Kirsch, & J. M. Hutcheon. 1999. Total evidence, consensus, and bat phylogeny: a distance-biased approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **11** : 55-66.
- Laudet, F., et N. Selva. 2005. Ravens as small bone accumulators: first taphonomic study on mammal remains in raven pellets. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **226** : 272-286.
- Lebrun, R., M. P. De Léon, P. Tafforeau, & C. Zollikofer. 2010. Deep evolutionary roots of strepsirrhine primate labyrinthine morphology. *Journal of Anatomy* **216**:368-380.
- Leche, W. 1911. Einige Dauertypen aus der Klasse der Säugetiere. *Zoologischen Anzeiger* **38** : 551-559.
- Legendre, R. S. 1980. Un chiroptère emballonuridé dans le Néogène d'Europe occidentale ; considération paléobiogéographiques. *Geobios* **13** : 839-847.

- Legendre, R. S. 1984. Etude odontologique des représentants actuels du groupe *Tadarida* (Chiroptera, Molossidae). Implications phylogénétiques, systématiques et zoogéographiques. *Revue Suisse de Zoologie* **91** : 399-442.
- Legendre, R. S. 1985. Molossidés (Mammalia, Chiroptera) cénozoïques de l'Ancien et du Nouveau Monde : statut systématique ; intégration phylogénétique des données. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* **170** : 205-227.
- Legendre, R. S., & B. Sigé. 1982. La place du "Vespertilion de Montmartre" dans l'histoire des chiroptères molossidés. *Actes du Symposium paléontologique Georges Cuvier* : 347-361.
- Legendre, R. S., B. Marandat, J. A. Remy, B. Sigé, J. Sudre, M. Vianey-Liaud, J.-Y. Crochet, & M. Godinot. 1995. Coyrou 1-2, une nouvelle faune de mammifères des Phosphorites du Quercy, niveau intermédiaire (MP 20-21) proche de la "Grande Coupure". *Géologie de la France* **1** : 63-68.
- Levasseur, C., P.-A. Landry, V. Makarenkov, J. A. W. Kirsch, & F.-J. Lapointe. 2003. Incomplete distance matrices, supertrees and bat phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **27** : 239-246.
- Macrini, T. E., J. J. Flynn, D. A. Croft, & R. Wyss. 2010. Inner ear of a notoungulate placental mammal: anatomical description and examination of potentially phylogenetically informative characters. *Journal of Anatomy* **216** : 600-610.
- Mahboubi, M., R. Ameur, J.-Y. Crochet, & J.-J. Jaeger. 1986. El Kohol (Saharian Atlas, Algeria): a new eocene mammal locality in Northwestern Africa. Stratigraphical, phylogenetic and paleobiogeographical data. *Palaeontographica Abteilung A* **192** : 15-49.
- Mahboubi, M., R. Ameur, J.-Y. Crochet, & J.-J. Jaeger. 1984. Earliest known proboscidean from early Eocene of north-west Africa. *Nature* **308** : 543-544.
- Maitre, E. 2008. Les chiroptères paléokarstiques d'Europe occidentale, de l'Éocène moyen à l'Oligocène inférieure, d'après les nouveaux matériaux du Quercy (SW France) : systématique, phylogénie, paleobiologie, 282 pp. Université Claude Bernard-Lyon 1, Lyon, thèse non publiée.
- Maitre, E., B. Sigé, & G. Escarguel. 2008. A new family of bats in the Paleogene of Europe: Systematics and implications for the origin of emballonurids and rhinolophoids. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen* **250** : 199-216.

- Marandat, B. 1991. Mammifères de l'Ilerdien moyen (Éocène inférieur) des Corbières et du Minervois (Bas-Languedoc, France). Systematique, biostratigraphie, correlations. *Palaeovertebrata* **20** : 55-144.
- Marandat, B., J.-Y. Crochet, M. Godinot, J.-L. Hartenberger, R. S. Legendre, J. A. Remy, B. Sigé, J. Sudre, & M. Vianey-Liaud. 1993. Une nouvelle faune de mammifères d'âge Eocène moyen dans les Phosphorites du Quercy. *Geobios* **26** : 617-623
- Marivaux, L., M. Adaci, M. Bensalah, H. G. Rodrigues, L. Hautier, M. Mahboubi, F. Mebrouk, R. Tabuce, & M. Vianey-Liaud. 2011a. Zegdoumyidae (Rodentia, Mammalia), stem anomaluroid rodents from the Early to Middle Eocene of Algeria (Gour Lazib, Western Sahara): new dental evidence. *Journal of Systematic Palaeontology* **9** : 563-588.
- Marivaux, L., R. Tabuce, R. Lebrun, A. Ravel, M. Adaci, M. Mahboubi, et M. Bensalah. 2011b. Talar morphology of azibiids, strepsirrhine-related primates from the Eocene of Algeria: phylogenetic affinities and locomotor adaptation. *Journal of Human Evolution* **61** : 447-457.
- Mebrouk, F. 2011. Les charophytes du Maghreb, systématique, biostratigraphie et environnements crétacés-paléogènes, pp. 136. Université d'Oran, Oran.
- Mebrouk, F., M. Mahboubi, M. Bessedik, & M. Feist. 1997. L'apport des charophytes à la stratigraphie des formations continentales paléogènes de l'Algérie. *Geobios* **30** : 171-177.
- Menu, H. 1985. Morphotypes dentaires actuels et fossiles des chiroptères vespertilioninés. 1^{ère} partie : étude des morphologies dentaires. *Palaeovertebrata* **15** : 71-128.
- Menu, H. 1987. Morphotypes dentaires actuels et fossiles des chiroptères vespertilioninés. 2^{ème} partie : implications systématiques et phylogénétiques. *Palaeovertebrata* **17** : 77-150.
- Menu, H., & B. Sigé. 1971. Nyctalodontie et mytodontie, important caractères de grades évolutifs chez les chiroptères entomophages. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **272** : 1735-1738.
- Métais, G., T. Qi, J. Guo, & K. C. Beard. 2008. Middle Eocene artiodactyls from Shanghuang (Jiangsu Province, Coastal China) and the diversity of basal dichobunoids in Asia. *Naturwissenschaften* **95** : 1121-1135.
- Miller-Butterworth, C. M., W. J. Murphy, S. J. O'Brien, D. S. Jacobs, M. S. Springer, & E. C. Teeling. 2007. A family matter: conclusive resolution of the taxonomic position of the long-fingered bats, *Miniopterus*. *Molecular Biology and Evolution* **24** : 1553-1561.

- Miller, G. S. 1907. The families and genera of bats. *Bulletin of the United States National Museum* **57** : 282pp.
- Morgan, G. S., & N. J. Czaplewski. 2003. A new bat (Chiroptera: Natalidae) from the Early Miocene of Florida, with comments on natalid phylogeny. *Journal of Mammalogy* **84** : 729-752.
- Morgan, G. S., & N. J. Czaplewski. 2012. Evolutionary history of the Neotropical Chiroptera: the fossil record ; pp. 105-161 in G. F. Gunnell, & N. B. Simmons (éds.), *Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mourer-Chauviré, C., R. Tabuce, M. Mahboubi, M. Adaci, & M. Bensalah. 2011. A phororhacoid bird from the Eocene of Africa. *Naturewissenschaften* **98** : 815-823.
- Myamoto, M. M. 1996. A congruence study of molecular and morphological data for eutherian mammals. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **6** : 373-390.
- Myers, P. 1978. Sexual dimorphism in size of vespertilionid bats. *The American Naturalist* **112** : 701-711.
- Nikaido, M., M. Harada, Y. Cao, M. Hasegawa, & N. Okada. 2000. Monophyletic origin of the order Chiroptera and its phylogenetic position among Mammalia, as inferred from the complete sequence of the mitochondrial DNA of a Japanese Megabat, the Ryukyu flying fox (*Pteropus dasymallus*). *Journal of Molecular Evolution* **51** : 318-328.
- Nikaido, M., K. Kawai, Y. Cao, M. Harada, S. Tomita, N. Okada, & M. Hasegawa. 2001. Maximum likelihood analysis of the complete mitochondrial genomes of eutherians and a reevaluation of the phylogeny of bats and insectivores. *Journal of Molecular Evolution* **53** : 508-516.
- Nishihara, H., M. Hasegawa, & N. Okada. 2006. Pegasoferae, an unexpected mammalian clade revealed by tracking ancient retroposon insertions. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **103** : 9929-9934.
- Norberg, U. M. 1994. Wing design, flight performance, and habitat use in bats ; pp. 205-239 in P. C. Wainright, and M. Reill (éds.), *ecological morphology: integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Norberg, U. M., & M. B. Fenton. 1988. Carnivorous bats? *Biological Journal of the Linnean Society* **33** : 383-394.

- Nouhbani, A., L. Hautier, J.-J. Jaeger, M. Mahboubi, et R. Tabuce. 2008. Variabilité dentaire et crânienne de *Numidotherium koholense* (Mammalia, Proboscidea) from El Kohol, Algérie. *Geobios* **41** : 515-531.
- Onuma, M., Y. Cao, M. Hasegawa, & S. Kusakabe. 2000. A close relationship of Chiroptera with Eulipotyphla (core Insectivora) suggested by four mitochondrial genes. *Zoological Science* **17** : 1327-1332.
- Orliac, M., J. Benoit, & M. A. O'Leary. 2012. The inner ear of *Diacodexis*, the oldest artiodactyl mammal. *Journal of Anatomy* **221** : 417-426.
- Pocock, T. N. 1987. Adequacy, completeness and the fossil record ; pp. 1-22 in S. K. Donovan, & C. R. C. Paul (éds.), The adequacy of the fossil record. John Wiley & Sons, Chichester.
- Qi, T., & K. C. Beard. 1996. *Nanotitan Shanghuangensis*, gen. et sp. nov.: the smallest known brontothere (Mammalia: Perissodactyla). *Journal of Vertebrate Paleontology* **16** : 578-581.
- Qi, T., K. C. Beard, B. Wang, M. R. Dawson, J. Guo, & C. Li. 1996. The Shanghuang mammalian fauna, Middle Eocene of Jiangsu: history of discovery and significance. *Vertebrata Palasiatica* **34** : 202-214.
- Qi, T., G. Zong, & Y. Wang. 1991. Discovery of *Lushilagus* and *Miacis* in Jiangsu and its zoogeographical significance. *Vertebrata Palasiatica* **29** : 59-63.
- Rana, R. S., H. Singh, A. Sahni, K. D. Rose, & P. K. Saraswati. 2005. Early Eocene chiropterans from a new mammalian assemblage (Vastan Lignite Mines, Gujarat, western peninsular margin): oldest known bats from Asia. *Journal of the Palaeontological Society of India* **50** : 93-100.
- Ravel, A., L. Marivaux, R. Tabuce, M. Adaci, M. Mahboubi, F. Mebrouk, & M. Bensalah. 2011a. The oldest African bat from the Early Eocene of El Kohol (Algeria). *Naturwissenschaften* **28** : 149A
- Ravel, A., L. Marivaux, R. Tabuce, M. Adaci, M. Mahboubi, F. Mebrouk, M. Bensalah, M. Ben Haj Ali, E. M. Essid, & M. Vianey-Liaud. 2011b. Eocene Chiroptera from Tunisia and Algeria: New insight into the early evolution of bats in North Africa ; pp. 139 in T. Lehmann, and S. F. K. Schaal (éds.), The world at the time of Messel. Mosbrugger, H. C. Volker Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt.

- Ravel, A., L. Marivaux, R. Tabuce, M. Ben Haj Ali, & E. M. Essid. 2012. A new large philisid (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionoidea) from the late Early Eocene of Chambi, Tunisia. *Palaeontology* **55** : 1034-1041.
- Remy, J. A., J.-P. Aguilar, J.-Y. Crochet, S. Duffaud, G. Escarguel, M. Godinot, B. Marandat, J. Michaux, J.-C. Rage, B. Sigé, J. Sudre, & M. Wiénin. 1997. Les remplissages karstiques polyphasés (Éocène, Oligocène, Pliocène) de Saint-Maximin (Phosphorites du Gard) et leur apport à la connaissance des faunes européennes, notamment pour l'Éocène moyen (MP 13). 1. Introduction, systématique (pars) et synthèse ; pp. 711-728 in J.-P. Aguilar, S. Legendre, & J. Michaux, (éds.) Actes du Congrès BiochroM'97. Mémoire des Travaux E.P.H.E., Institut de Montpellier, Montpellier.
- Remy, J. A., J.-Y. Crochet, B. Sigé, J. Sudre, L. de Bonis, M. Vianey-Liaud, M. Godinot, J.-L. Hartenberger, B. Lange-Badré, & B. Comte. 1987. Biochronologie des Phosphorites du Quercy : Mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* **10** : 169-188.
- Revilliod, P. 1917. Contribution à l'étude des chiroptères des terrains tertiaires. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse* **43** : 58pp.
- Revilliod, P. 1920. Contribution à l'étude des chiroptères des terrains tertiaires. Deuxième partie. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse* **44** : 63-129.
- Revilliod, P. 1922. Contribution à l'étude des chiroptères des terrains tertiaires. Troisième partie et fin. *Mémoire de la Société Paléontologique Suisse* **45** : 131-195.
- Russell, D. E., & B. Sigé. 1970. Révision des chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne). *Palaeovertebrata* **3** : 83-182.
- Russell, D. E., P. Louis, & D. E. Savage. 1973. Chiroptera and Dermoptera of the French Early Eocene. 57 pp. University of California Press.
- Russell, D. E., & P. D. Gingerich. 1981. Lipotyphla, Proteutheria (?), and Chiroptera (Mammalia) from the Early-Middle Eocene Kuldana Formation of Kohat (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology, The University of Michigan* **25** : 277-287.
- Schlosser, M. 1910. Über einige fossile Säugetiere aus dem Oligocän von Ägypten. *Zoologischen Anzeiger* **35** : 500-508.

- Schutt, W. A., et N. B. Simmons. 1998. Morphology and Homology of the Chiropteran Calcar, with Comments on the Phylogenetic Relationships of *Archaeopteropus*. *Journal of Mammalian Evolution* **5** : 1-32.
- Seiffert, E. R. 2006. Revised age estimates for the later Paleogene mammal faunas of Egypt and Oman. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **103** : 5000-5005.
- Seiffert, E. R. 2010. Chronology of Paleogene Mammal Localities ; pp. 19-26 in W. J. Sanders, and L. Werdelin (éds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley.
- Seiffert, E. R., T. M. Bown, W. C. Clyde, & E. L. Simons. 2008. Geology, paleoenvironment, and age of Birket Qarun locality 2 (BQ-2), Fayum Depression, Egypt. *Developments in Primatology: Progress and Prospects Section 2* : 71-86.
- Sevilla, P. 1990. Rhinolophoidea (Chiroptera, Mammalia) from the upper Oligocene of Carrascosa del Campo (Central Spain). *Geobios* **23** : 173-188.
- Shattuck, M. R., & S. A. Williams. 2010. Arboreality has allowed for the evolution of increased longevity in mammals. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **107** : 4635-4639.
- Sigé, B. 1966. Les chiroptères fossiles de Bouzigues (Hérault) ; recherches anatomiques sur *Pseudorhinolophus bouziguensis* n. sp., 248 pp. Thèse de 3ème cycle, Paris (non publié).
- Sigé, B. 1968. Les chiroptères du Miocène inférieur de Bouzigues, I. Etude systématique. *Palaeovertebrata* **1** : 65-133.
- Sigé, B. 1974. Données nouvelles sur le genre *Stehlinia* (Vespertilionoidea, Chiroptera) du Paléogène d'Europe. *Palaeovertebrata* **6** : 253-272.
- Sigé, B. 1978. La poche à phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. *Palaeovertebrata* **8** : 249-268.
- Sigé, B. 1982. An Australian Miocene *Brachipposideros* (Mammalia, Chiroptera) related to Miocene representatives from France. *Palaeovertebrata* **12** : 149-172.
- Sigé, B. 1985. Les chiroptères Oligocènes du Fayum, Egypte. *Geologica et Palaeontologica* **19** : 161-189.
- Sigé, B. 1990. Nouveaux chiroptères de l'Oligocène moyen des Phosphorites du Quercy, France. *Compte rendu de l'Académie des Sciences de Paris* **310** : 1131-1137.
- Sigé, B. 1991a. Morphologie dentaire lactéale d'un chiroptère de l'Eocène inférieur-moyen d'Europe. *Geobios* **13** : 231-236.

- Sigé, B. 1991b. Rhinolophoidea et Vespertilionoidea (Chiroptera) du Chambi (Eocène inférieur de Tunisie). Aspect biostratigraphique, biogéographique et paléoécologique de l'origine des chiroptères modernes. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen* **182** : 355-376.
- Sigé, B. 1995. Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. 5. Chiroptères. *Palaontographica Abteilung A* **236** : 77-124.
- Sigé, B. 1997. Les remplissages karstiques polyphasés (Eocène, Oligocène, Pliocène) de Saint-Maximin (phosphorite du Gard) et leur apport à la connaissance des faunes européennes, notamment pour l'Eocène moyen (MP13). 3-Systématique : euthériens entomophages ; pp. 737-750 in J.-P. Aguilar, R.-S. Legendre, and J. Michaux (éds.), Actes du Congrès BiochroM'97. Mémoires et Travaux de l'Ecole pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier, Montpellier.
- Sigé, B. 2011a. *Cryptobune* nov. gen., chiroptère carnivore des Phosphorites du Quercy, SW France. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* **147** : 47-54.
- Sigé, B. 2011b. A nycterid bat from the late Oligocene paleokarstic fillings, Quercy, SW France ; pp. 155 in T. Lehmann, and S. F. K. Schaal (éds.), The world at the time of Messel. Volker Mosbrugger, Frankfurt.
- Sigé, B., & R. S. Legendre. 1983. L'histoire des peuplements de chiroptères du bassin méditerranéen : l'apport comparé des remplissages karstiques et des dépôts fluvio-lacustres. *Mémoire Biospéologique* **10** : 209-225.
- Sigé, B., H. Thomas, S. Sen, E. Gheerbrant, J. Roger, & Z. Al-Sulaimani. 1994. Les chiroptères de Taqah (Oligocène inférieur, Sultanat d'Oman). Premier inventaire systématique. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* **26** : 35-48.
- Sigé, B., J.-Y. Crochet, J. Sudre, J.-P. Aguilar, & G. Escarguel. 1997. Nouveaux sites d'âges variés dans les remplissages karstiques du Miocène inférieur de Bouzigues (Hérault, Sud de la France). Partie I : sites et faunes 1 (Insectivores, Chiroptères, Artiodactyles). *Geobios* **20** : 477-483.
- Sigé, B., J. Habersetzer, & G. Storch. 1998a. The deciduous dentition and dental replacement in the Eocene bat *Palaeochiropteryx tupaiodon* from Messel: The primitive condition and beginning of specialization of milk teeth among Chiroptera. *Lethaia* **31** : 349-358.

- Sigé, B., M. Hugueney, J.-Y. Crochet, R.-S. Legendre, C. Mourer-Chauviré, J.-C. Rage, & R. Simon-Coignon. 1998b. Baraval, nouvelle faune de l'Oligocène inférieur (MP22) des Phosphorites du Quercy. Apport à la signification chronologique des remplissages karstiques. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* **134** : 85-90.
- Sigé, B., & J.-Y. Crochet. 2006. Marsupiaux, insectivores s.l., chiroptères, créodontes et carnivores paléogènes d'Europe décrits ou révisés d'après les nouvelles collections du Quercy (SW France) ; pp. 189-205 in Strata (éd.), 30 millions d'années de biodiversité dynamique dans le paléokarst du Quercy, Lalbenque-Limogne.
- Sigé, B., E. Maitre, & S. Hand. 2007. The primitive condition of the lower molars among bat. *Journal of Vertebrate Paleontology* **27** : 146a.
- Silcox, M. T., J. I. Bloch, D. M. Boyer, M. Godinot, T. M. Ryan, F. Spoor, & A. Walker. 2009. Semicircular canal system in early primates. *Journal of Human Evolution* **56** : 315-327.
- Simmons, N. B. 1993. The importance of methods: Archontan phylogeny and cladistic analysis of morphological data ; pp. 1-61 in R. D. E. MacPhee (éd.), Primates and their relatives in phylogenetic perspective. Plenum, New York.
- Simmons, N. B. 1995. Bat relationships and the origin of flight ; pp. 27-43 in P. A. Racey, and S. M. Swift (éds.), Ecology, evolution and behavior of bats. Symposia of the Zoological Society of London, London.
- Simmons, N. B. 2005a. Chiroptera ; pp. 159-173 in K. D. Rose, and J. D. Archibald (éds.), The rise of placental mammals: origins and relationships of the major extant clades. The Johns Hopkins University Press Baltimore, Maryland.
- Simmons, N. B. 2005b. An Eocene Big Bang for bats. *Science* **307** : 527-528.
- Simmons, N. B., & J. H. Geisler. 1998. Phylogenetic relationships of *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, and *Palaeochiropteryx* to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera. *Bulletin of the United States National Museum* **235** : 1-182.
- Simmons, N. B., & T. M. Conway. 2003. Evolution of ecological diversity in bats ; pp. 493-535 in T. H. Kunz, and M. B. Fenton (éds.), Bat ecology. The university of Chicago, Chicago.
- Simmons, N. B., K. L. Seymour, J. Habersetzer, & G. F. Gunnell. 2008. Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. *Nature* **451** : 818-821.

- Simmons, N. B., K. L. Seymour, J. Habersetzer, & G. F. Gunnell. 2010. Inferring echolocation in ancient bats. *Nature* **466** : E8.
- Smith, T., J. Habersetzer, N. B. Simmons, & G. F. Gunnell. 2012. Systematics and paleobiogeography of early bats ; pp. 23-66 in G. F. Gunnell, & N. B. Simmons (éds.), *Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Smith, T., R. S. Rana, P. Missiaen, K. D. Rose, A. Sahni, H. Singh, & L. Singh. 2007. High bat (Chiroptera) diversity in the Early Eocene of India. *Naturwissenschaften* **94** : 1003-1009.
- Speakman, J. R. 2001. The evolution of flight and echolocation in bats: another leap in the dark. *Mammal Review* **31** : 111-130.
- Spoor, F., & F. Zonneveld. 1995. Morphometry of the primate bony labyrinth: a new method based on high-resolution computed tomography. *Journal of Anatomy* **186** : 271-286.
- Springer, M. S., W. J. Murphy, E. Eizirik, & S. J. O'Brien. 2003. Placental mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary boundary. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA* **100** : 1056-1061.
- Springer, M. S., M. J. Stanhope, O. Madsen, & W. W. Jong. 2004. Molecules consolidate the placental mammal tree. *Trends in Ecology and Evolution* **19** : 430-438.
- Storch, G., B. Sigé, & J. Habersetzer. 2002. *Tachypteron franzeni* n. gen., n. sp., earliest emballonurid bat from Middle Eocene of Messel (Mammalia, Chiroptera). *Paläontologische Zeitschrift* **76** : 189-199.
- Storer, J. E. 1984. Mammals of the Swift Current Creek local fauna (Eocene: Uintan), Saskatchewan. *Natural History Contributions (Saskatchewan Culture and Recreation)* **7** : 1-158.
- Sudre, J. 1979. Nouveaux mammifères éocènes du Sahara occidental. *Palaeovertebrata* **9** : 83-115.
- Sudre, J., B. Sigé, J. A. Remy, B. Marandat, J.-L. Hartenberger, M. Godinot, & J.-Y. Crochet. 1990. Une faune de niveau d'Egerkingen (MP 14 ; Bartonien inférieur) dans les Phosphorites du Quercy (Sud de la France). *Palaeovertebrata* **20** : 1-32.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP - Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods), Vol. Version 4.0, 128pp. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

- Szalay, F. S. 1969. Mixodectidae, Microsyopidae, and the insectivore-primate transition. *Bulletin of American Museum of Natural History* **140** : 163-330.
- Szalay, F. S., & S. G. Lucas. 1993. Cranioskeletal morphology of archontans, and diagnoses of Chiroptera, Volitientia, and Archonta ; pp. 187-226 in R. D. E. MacPhee (éd.), *Primates and their relatives in phylogenetic perspective*. Plenum, New York.
- Tabuce, R., S. Adnet, H. Cappetta, A. Noubhani, & F. Quillevère. 2005. Aznag (bassin d'Ouarzazate, Maroc), nouvelle localité à sélaciens et mammifères de l'Éocène moyen (Lutétien) d'Afrique. *Bulletin de la Société Géologique de France* **176** : 381-400.
- Tabuce, R., M. T. Antunes, & B. Sigé. 2009. A new primitive bat from the earliest Eocene of Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology* **29** : 627-630.
- Tabuce, R., A.-L. Charruault, M. Adaci, M. Bensalah, M. Ben Haj Ali, E. M. Essid, L. Marivaux, M. Vianey-Liaud, & M. Mahboubi. 2011. The early Eocene radiation of Hyracoidea (Mammalia, Afrotheria): newfieldwork evidence from northwestern Africa ; pp. 161-162 in T. Lehmann, & S. F. K. Schaal (éds.), *the world at the time of Messel*, Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt.
- Tabuce, R., L. Marivaux, M. Adaci, M. Bensalah, J.-L. Hartenberger, M. Mahboubi, F. Mebrouk, P. Tafforeau, & J.-J. Jaeger. 2007. Early Tertiary mammals from North Africa reinforce the molecular Afrotheria clade. *Proceeding of the Royal Society B* **274** : 1159-1166.
- Teeling, E. C. 2009. Hear, hear: the convergent evolution of echolocation in bats? *Trends in Ecology and Evolution* **24** : 351-354.
- Teeling, E. C., S. Dool, & M. S. Springer. 2012. Phylogenies, fossils and functional genes: the evolution of echolocation in bats ; pp. 1-22 in G. F. Gunnell, and N. B. Simmons (éds.), *Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology*. Cambridge University Press, New York.
- Teeling, E. C., O. Madsen, R. A. Van Den Bussche, W. W. Jong, M. J. Stanhope, & M. S. Springer. 2002. Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in old world rhinolophoid microbats. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **99** : 1431-1436.
- Teeling, E. C., M. S. Springer, O. Madsen, P. Bates, S. J. O'Brien, et W. J. Murphy. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science* **307** : 580-584.

- Tong, Y.-S. 1997. Middle Eocene small mammals from Liguangqiao Basin of Henan Province and Yuanqu Basin of Shanxi Province, Central China. *Palaeontologica Sinica* **18** : 26-256.
- Tong, Y.-S., S. Zheng, & Z. Qiu. 1995. Cenozoic mammal ages of China. *Vertebrata Palasiatica* **33** : 290-314.
- Van Cakenberghe, V., & F. De Vree. 1985. Systematic of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera) ; pp. 53-90 in K.-L. Schuchmann (éd.), Proceedings of the international symposium on African vertebrates: systematics, phylogeny and evolutionary ecology. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.
- Van Cakenberghe, V., & F. De Vree. 1993a. The systematic status of southeast Asian *Nycteris* (Chiroptera: Nycteridae). *Mammalia* **57** : 227-244.
- Van Cakenberghe, V., & F. De Vree. 1993b. Systematics of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera). Part II. The *Nycteris hispida* group. *Bonner Zoologische Beiträge* **44** : 299-332.
- Van Cakenberghe, V., & F. De Vree. 1998. Systematics of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera). Part III. The *Nycteris thebaica* group. *Bonner Zoologische Beiträge* **48** : 123-166.
- Van Valen, L. 1979. The Evolution of Bat. *Evolutionary Theory* **4** : 103-121.
- Vaughan, T. A. 1977. Foraging behavior of the giant leaf-nosed bat (*Hipposideros commersoni*). *East African Wildlife Journal* **15** : 237-249.
- Veselka, N., D. D. McErlain, D. W. Holdsworth, J. L. Eger, R. K. Chlem, M. J. Mason, K. L. Brain, P. A. Faure, & M. B. Fenton. 2010. A bony connection signals laryngeal echolocation in bats. *Nature* **463** : 939-942.
- Vianey-Liaud, M., J.-J. Jaeger, J.-L. Hartenberger, & M. Mahboubi. 1994. Les rongeurs de l'Éocène d'Afrique Nord-Occidentale (Glib Zegdou, Algérie ; Chambi, Tunisie) et l'origine des Anomaluridae. *Paleovertebrata* **23** : 93-118.
- Wang, B., & M. R. Dawson. 1994. A primitive cricetid (Mammalia, Rodentia) from the middle Eocene of Jiangsu Province, China. *Annals of Carnegie of Natural History* **63** : 239-256.
- Wang, D., T. Oakley, J. Mower, L. C. Shimmin, S. Yim, R. L. Honeycutt, H. Tsao, & W.-H. Li. 2004. Molecular evolution of bat color vision genes. *Molecular Biology and Evolution* **21** : 295-302.

- Watrous, L. E., & Q. D. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Biology* **30** : 1-11.
- Weithofer, A. 1887. Zur kenntniss der fossilen cheiropteren der französischen Phosphorite. *Mathematisch-naturwissenschaftlich Classe* **96** : 341-360.
- Wible, J. R., & J. M. Novacek. 1988. Cranial evidence for the monophyletic origin of bats. *American Museum Novitates* **2911** : 16-19
- Williams, D. F., & J. S. Findley. 1979. Sexual Dimorphism in vespertilionid bats. *American Midland Naturalist* **102** : 113-126.
- Wilson, D. E., & D. M. Reeder. 2005. Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference, 3rd edition. 142 pp. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Winge, H. 1893. Jordfundne og nulevende Flagermus fra Lagoa Santa Minas Geraes, Brasilien: med udsigt over flagermusenes indbyrdes slaegtskab. *Museo lundii* **2** : 92 pp.

ANNEXES

Annexe 1 :

Planches

Planche I : <i>Necromantis? fragmentum</i> nov. sp.	245
Planche II : <i>Palaeophyllophora? tunisiensis</i> nov. sp.	247
Planche III : <i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i> nov. sp.	249
Planche IV : <i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i> nov. sp.	251
Planche V : <i>Vespertiliavus kasserinensis</i> nov. sp.	253
Planche VI : <i>Vespertiliavus kasserinensis</i> nov. sp.	255
Planche VII : <i>Vespertiliavus? aenigma</i> nov. sp.	257
Planche VIII : <i>Pseudovespertiliavus parva</i> nov. gen. nov. sp.	259
Planche IX : <i>Khoufechia gunnelli</i> nov. gen. nov. sp.	261
Planche X : <i>Khoufechia gunnelli</i> nov. gen. nov. sp.	263
Planche XI : <i>Vespertilionidae</i> indet.	265
Planche XII : <i>Draconycteris glibzegdouensis</i> nov. gen. nov. sp.	267
Planche XIII : <i>Chambinycteris pusilli</i> nov. gen. nov. sp.	269
Planche XIV : <i>Chambinycteris pusilli</i> nov. gen. nov. sp.	271

Planche I

Necromantis? fragmentum nov. sp. provenant des loci 1, 2 et 3 de Chambi (barre d'échelle = 1mm).

- A. CBI-2-010, C1 droite en vue linguale.
- B. CBI-1-243, tubercule de C1 gauche en vue buccale.
- C. CBI-2-007, ectolophe de M1/2 gauche en vue occlusale.
- D. CBI-2-008, partie linguale de M1/2 gauche en vue occlusale.
- E. CBI-2-009, M3 droite en vue occlusale.
- F. CBI-2-016, c1 droite en vue buccale.
- G. CBI-2-017, p2 gauche en vue buccale.
- H. CBI-2-018, p2 gauche en vue linguale.
- I. CBI-2-013, p4 droite en vue buccale.
- J. CBI-2-014, p4 gauche en vue occlusale.
- K. CBI-1-244, m1 droite en vue occlusale.
- L. CBI-3-003, m1 droite en vue occlusale.
- M. CBI-2-011, m2 droite en vue occlusale.
- N. CBI-2-012, m1/2 droite en vue occlusale.

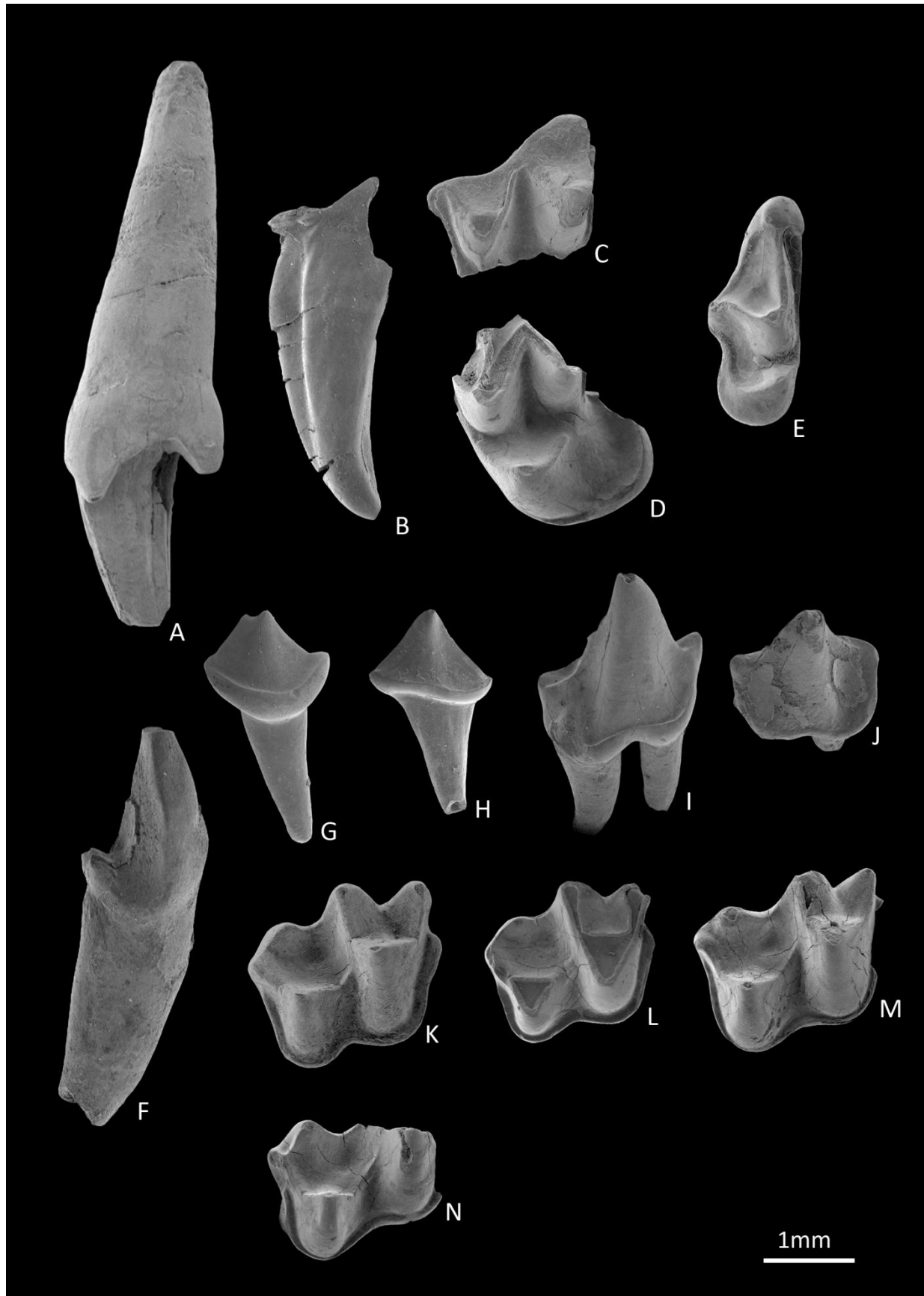


Planche II

Palaeophyllophora? tunisiensis nov. sp. provenant des loci 1 et 2 de Chambi (barre d'échelle = 1mm).

- A. CBI-2-025, C1 droite en vue linguale.
- B. CBI-1-245, M1 droite en vue occlusale.
- C. CBI-2-024, M2 gauche en vue occlusale.
- D. CBI-2-027, p2 gauche en vue occlusale.
- E. CBI-2-029, m1/2 gauche en vue occlusale.
- F. CBI-2-030, m1/2 gauche en vue occlusale.
- G. CBI-2-031, m1/2 gauche en vue occlusale.
- H. CBI-2-032, m1/2 gauche en vue occlusale.
- I. CBI-2-033, m3 gauche en vue occlusale.

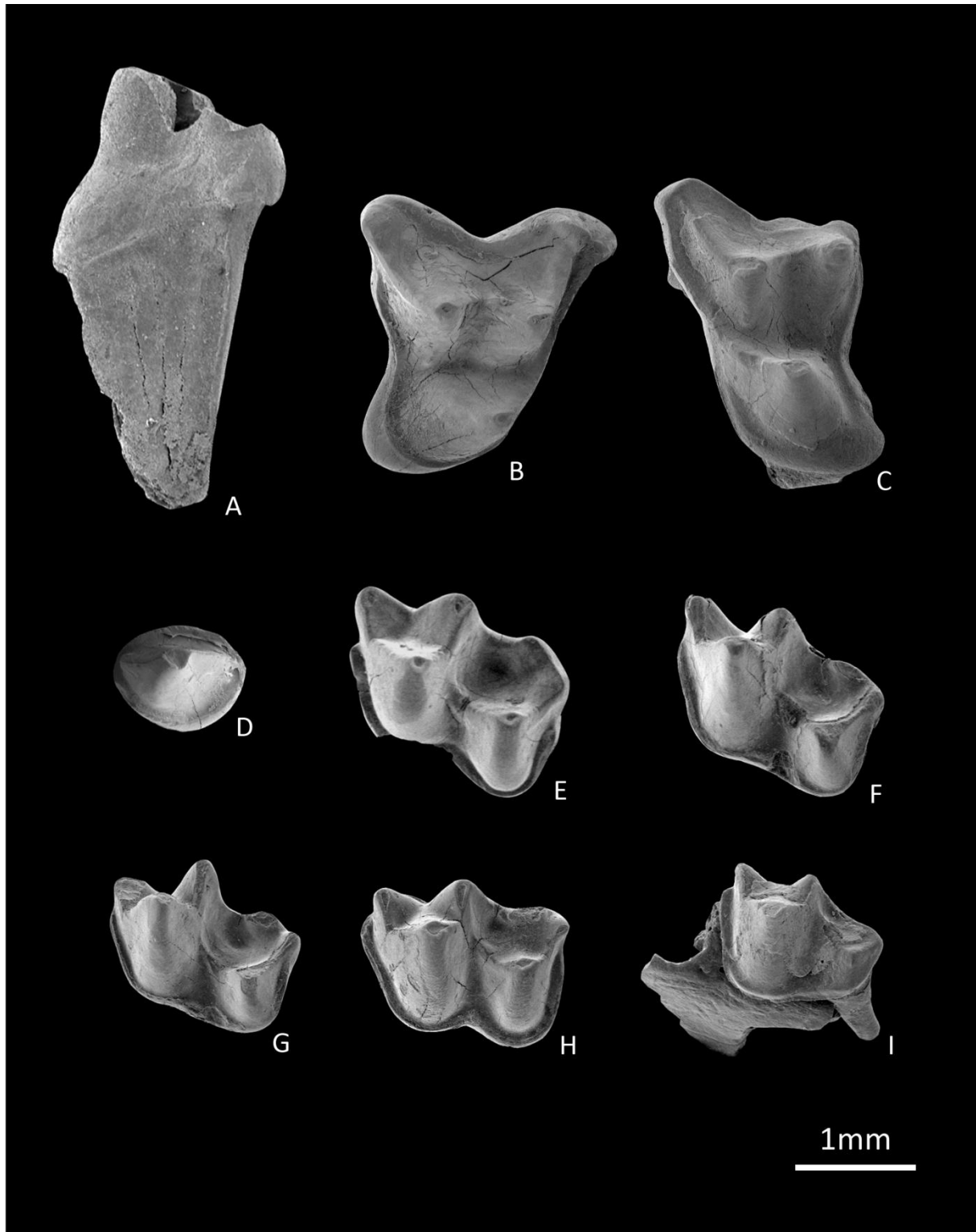


Planche III

Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum nov. sp. provenant des loci 1, 2 et 3 de Chambi
(barre d'échelle = 1mm).

- A. CBI-2-045, C1 droite en vue linguale.
- B. CBI-2-046, C1 gauche en vue buccale.
- C. CBI-1-247, fragment de maxillaire droit avec M2 et M3 en vue occlusale.
- D. CBI-1-248, M1 droite en vue occlusale.
- E. CBI-2-057, c1 droite en vue linguale.
- F. CBI-2-056, c1 gauche en vue buccale
- G. CBI-2-053, fragment de dentaire droit avec m2 et m3 en vue buccale.
- H. CBI-2-054, p2 droite en vue buccale.
- I. CBI-2-055, p2 droite en vue linguale.
- J. CBI-1-250, m1/2 gauche en vue occlusale.
- K. CBI-2-051, m1/2 droite en vue occlusale.
- L. CBI-2-052, m1/2 gauche en vue occlusale.

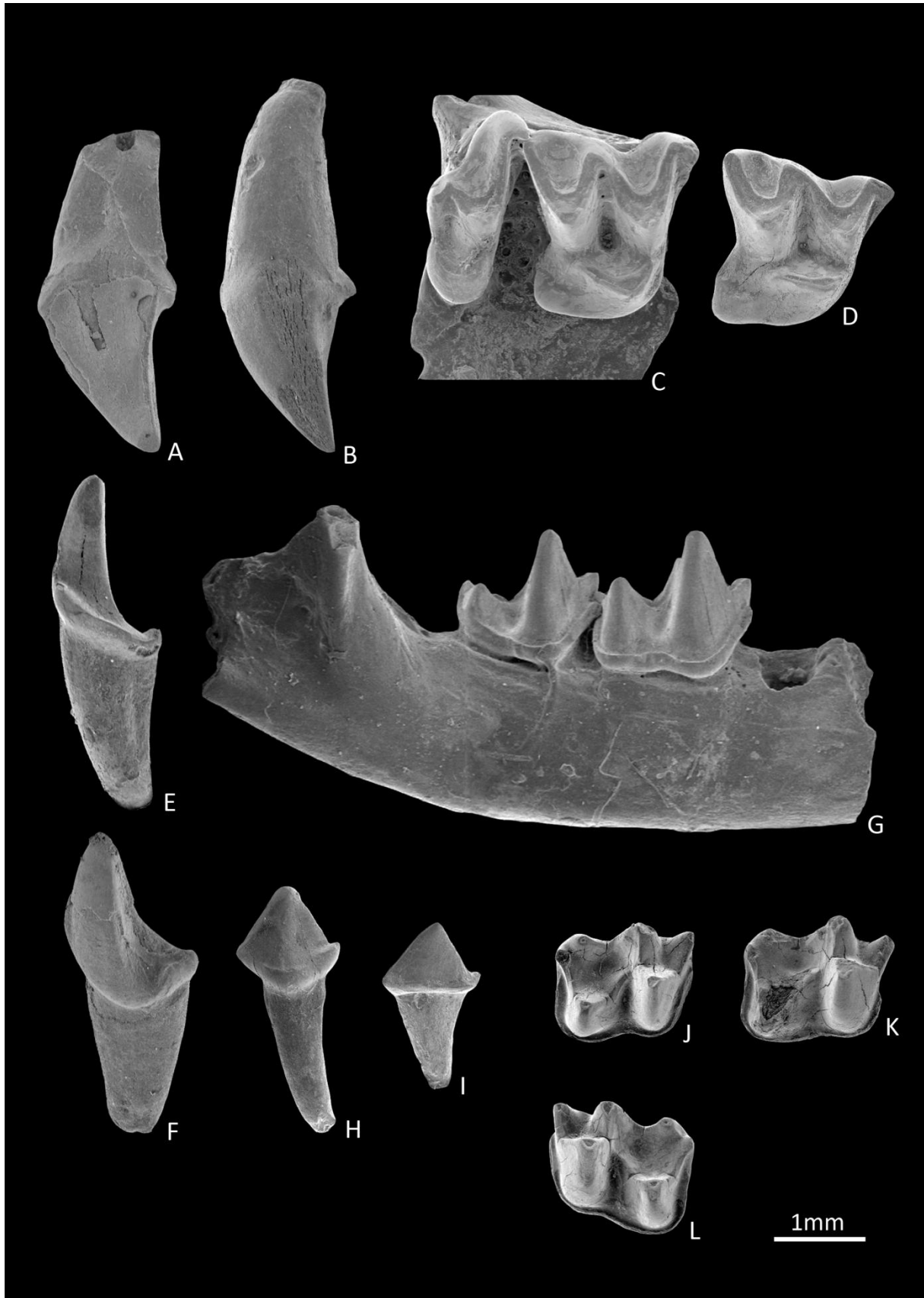


Planche IV

Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum nov. sp. provenant des loci 1, 2 et 3 de Chambi
(barre d'échelle = 1mm).

- A. CBI-2-048, C1 droite en vue linguale.
- B. CBI-2-047, C1 droite en vue buccale.
- C. CBI-2-039, M2 droite en vue occlusale.
- D. CBI-2-043, M2 droite en vue occlusale.
- E. CBI-2-044, M2 droite en vue occlusale.
- F. CBI-2-042, M3 droite en vue occlusale.
- G. CBI-2-041, M3 droite en vue occlusale.
- H. CBI-2-058, c1 droite en vue buccale.
- I. CBI-3-004, p2 gauche en vue semi-buccale.
- J. CBI-1-249, m1/2 gauche en vue occlusale.
- K. CBI-2-050, m1/2 droite en vue occlusale.

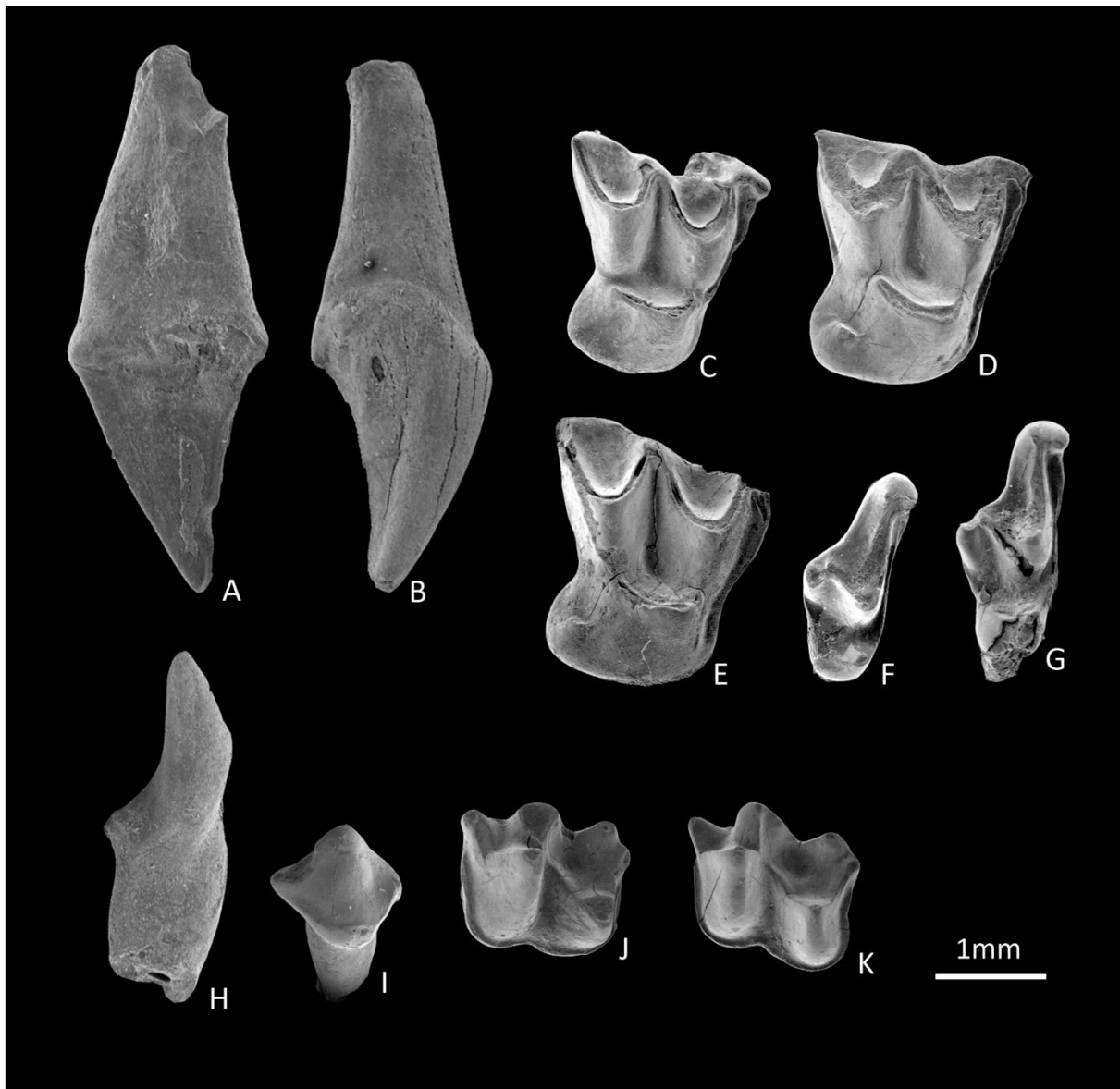


Planche V

Vespertiliavus kasserinensis nov. sp. provenant des loci 1, 2 et 3 de Chambi (barre d'échelle = 1mm).

- A. CBI-2-072, C1 droite en vue buccale.
- B. CBI-2-068, P4 gauche en vue occlusale.
- C. CBI-2-070, P4 droite en vue occlusale.
- D. CBI-2-061, M1 gauche en vue occlusale.
- E. CBI-2-062, M2 gauche en vue occlusale.
- F. CBI-2-065, M3 droite en vue occlusale.
- G. CBI-1-251, p4 gauche en vue buccale.
- H. CBI-2-074, m1/2 gauche en vue occlusale.
- I. CBI-2-075, m1/2 gauche en vue occlusale.
- J. CBI-2-078, m3 gauche en vue occlusale.
- K. CBI-2-080, m1/2 droite en vue occlusale.
- L. CBI-2-081, m1/2 droite en vue occlusale.
- M. CBI-2-079, m3 gauche en vue occlusale.

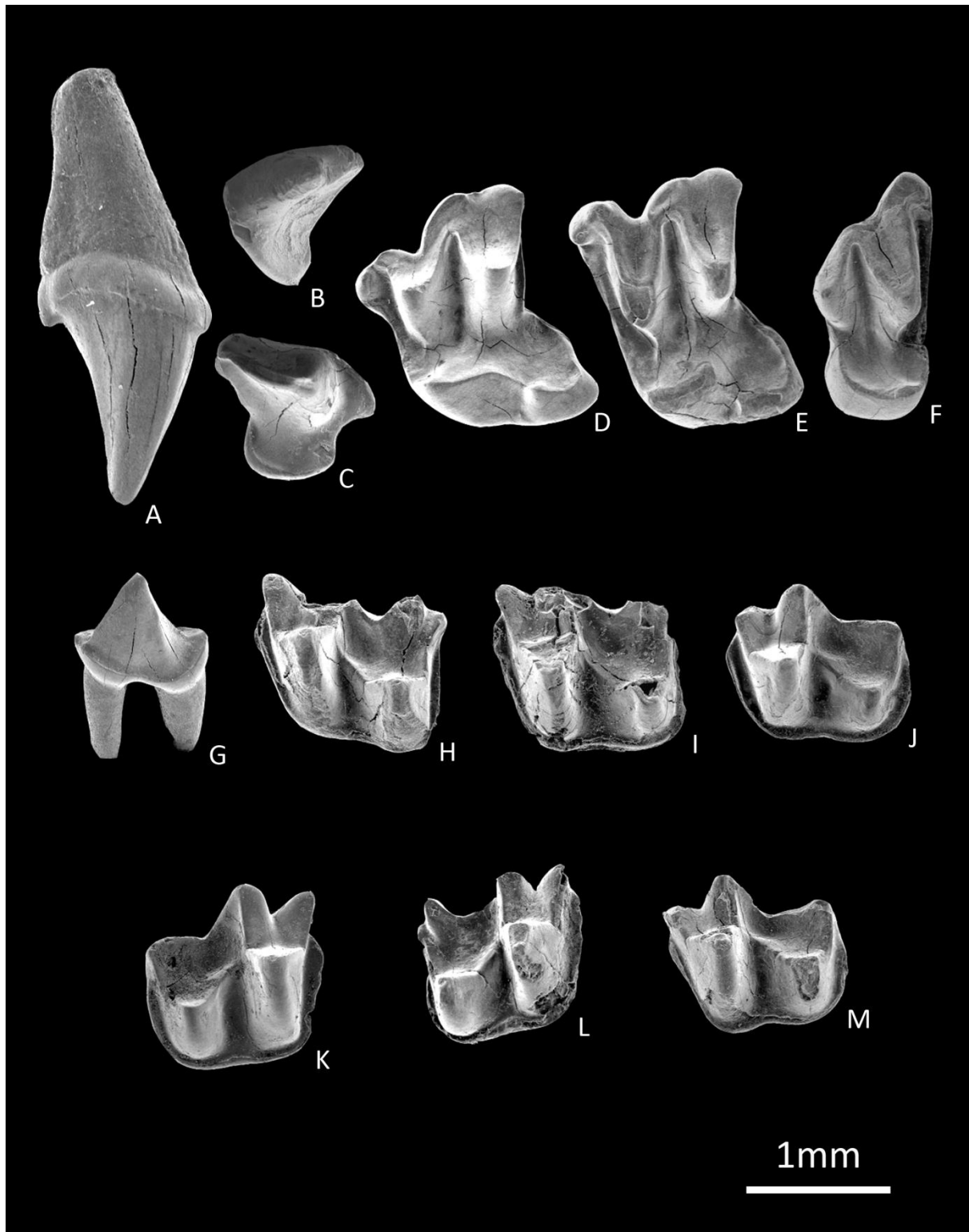


Planche VI

Vespertiliavus kasserinensis nov. sp. provenant des loci 1, 2 et 3 de Chambi (barre d'échelle = 1mm).

- A. CBI-2-069, P4 gauche en vue distolinguale.
- B. CBI-2-071, P4 gauche en vue mésiobuccale.
- C. CBI-2-063, M1 gauche en vue occlusale.
- D. CBI-2-067, M3 droite en vue occlusale.
- E. CBI-2-066, M3 gauche en vue occlusale.
- F. CBI-2-064, M1 gauche en vue occlusale.
- G. CBI-2-059, M1 droite en vue occlusale.
- H. CBI-2-060, M1 droite en vue occlusale.
- I. CBI-2-076, m1/2 gauche en vue occlusale.
- J. CBI-2-077, m1/2 gauche en vue occlusale.

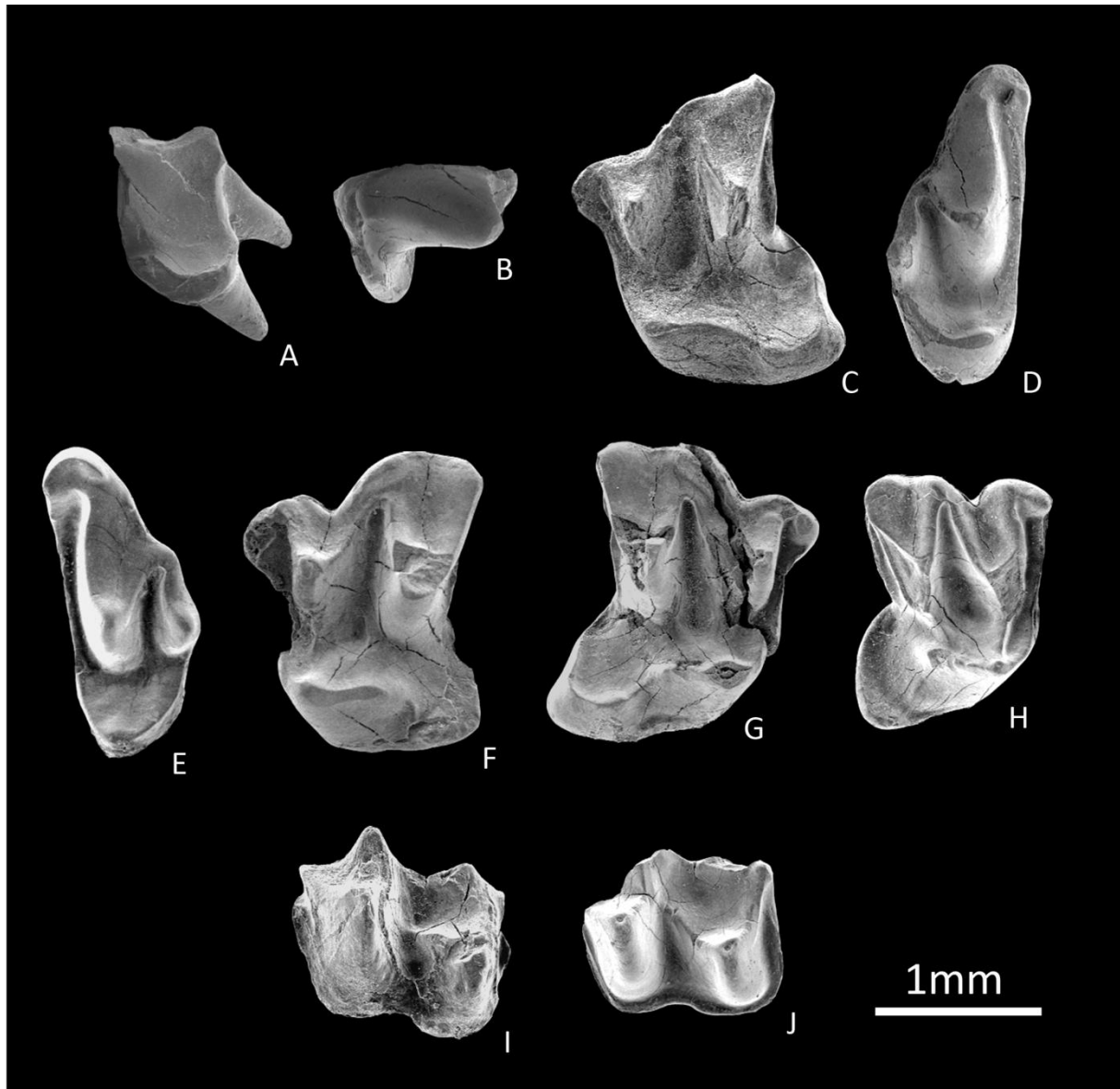


Planche VII

Vespertiliavus? aenigma nov. sp. provenant des loci 1, 2 et 3 de Chambi (barre d'échelle = 1mm).

- A. CBI-2-175, C1 droite en vue linguale.
- B. CBI-2-176, C1 gauche en vue linguale.
- C. CBI-2-177, C1 gauche en vue linguale.
- D. CBI-2-174, P4 gauche en vue occlusale.
- E. CBI-2-169, M1 droite en vue occlusale.
- F. CBI-2-170, M1-2 gauche en vue occlusale.
- G. CBI-2-171, ectopophe de M2 droite en vue occlusale.
- H. CBI-2-172, M3? gauche en vue occlusale.
- I. CBI-3-013, M3? gauche en vue occlusale.
- J. CBI-2-205, c1 droite en vue linguale.
- K. CBI-2-183, p4 droite en vue buccale.
- L. CBI-2-182, p4 gauche en vue semi buccale.
- M. CBI-2-181, m1/2 droite en vue occlusale.
- N. CBI-2-179, m1/2 droite en vue occlusale.
- O. CBI-2-180, m1/2 gauche en vue occlusale.
- P. CBI-2-178, m1/2 droite en vue occlusale.



Planche VIII

Pseudovespertiliavus parva nov. gen. nov. sp. provenant du niveau HGL50 du Glib Zegdou
(barre d'échelle = 1mm).

- A. UM/HGL50-432, C1 droite en vue linguale.
- B. UM/HGL50-431, C1 gauche en vue buccale.
- C. UM/HGL50-433, C1 droite en vue buccale.
- D. UM/HGL50-420, M1 gauche en vue occlusale.
- E. UM/HGL50-421, M2 gauche en vue occlusale.
- F. UM/HGL50-422, M2 droite en vue occlusale.
- G. UM/HGL50-423, M1 droite en vue occlusale.
- H. UM/HGL50-425, M2 droite en vue occlusale.
- I. UM/HGL50-424, M1 gauche en vue occlusale.
- J. UM/HGL50-436, m1/2 gauche en vue occlusale.
- K. UM/HGL50-434, m1/2 gauche en vue occlusale.
- L. UM/HGL50-435, m1/2 droite en vue occlusale.
- M. UM/HGL50-437, m3 droite en vue occlusale.



Planche IX

Khoufechia gunnelli nov. gen. nov. sp. provenant des loci 1, 2 et 3 de Chambi (barre d'échelle = 1mm).

- A. CBI-1-257, C1 droite en vue linguale.
- B. CBI-2-124, C1 gauche en vue linguale.
- C. CBI-2-120, P4 gauche en vue occlusale.
- D. CBI-2-121, P4 droite en vue occlusale.
- E. CBI-2-118, M1 gauche en vue occlusale.
- F. CBI-2-113, M2 droite en vue occlusale.
- G. CBI-2-114, M1 droite en vue occlusale.
- H. CBI-2-138, c1 gauche en vue buccale.
- I. CBI-2-136, p4 gauche en vue buccale.
- J. CBI-1-260, p4 droite en vue buccale.
- K. CBI-2-127, m1 gauche en vue occlusale.
- L. CBI-2-125, m1 gauche en vue occlusale.
- M. CBI-2-130, m2 droite en vue occlusale.
- N. CBI-2-131, m3 gauche en vue occlusale.

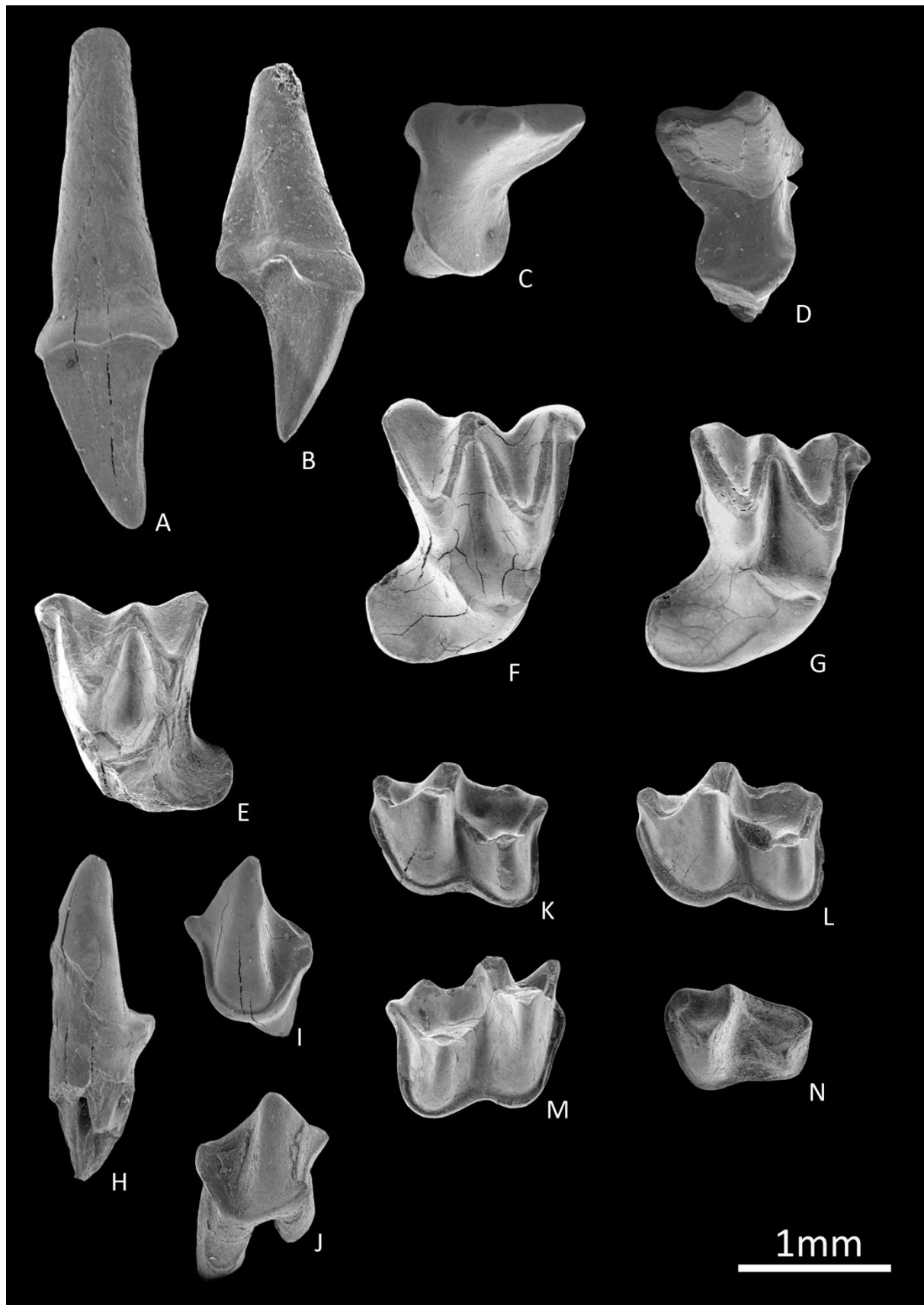


Planche X

Khoufechia gunnelli nov. gen. nov. sp. provenant des loci 1, 2 et 3 de Chambi (barre d'échelle = 1mm).

- A. CBI-2-123, C1 gauche en vue linguale.
- B. CBI-2-122, P4 droite en vue occlusale.
- C. CBI-2-119, M2 gauche en vue occlusale.
- D. CBI-2-117, M1 gauche en vue occlusale.
- E. CBI-2-115, M1 droite en vue occlusale.
- F. CBI-2-116, M2 droite en vue occlusale.
- G. CBI-2-139, c1 droite en vue linguale.
- H. CBI-2-137, p4 gauche en vue semi buccale.
- I. CBI-1-259, p4 droite en vue semi-buccale.
- J. CBI-2-135, p4 droite en vue buccale.
- K. CBI-2-134, p4 gauche en vue buccale.
- L. CBI-2-129, m1 droite en vue occlusale.
- M. CBI-2-126, m2 gauche en vue occlusale.
- N. CBI-2-128, m1 droite en vue occlusale.
- O. CBI-2-132, m3 gauche en vue occlusale.

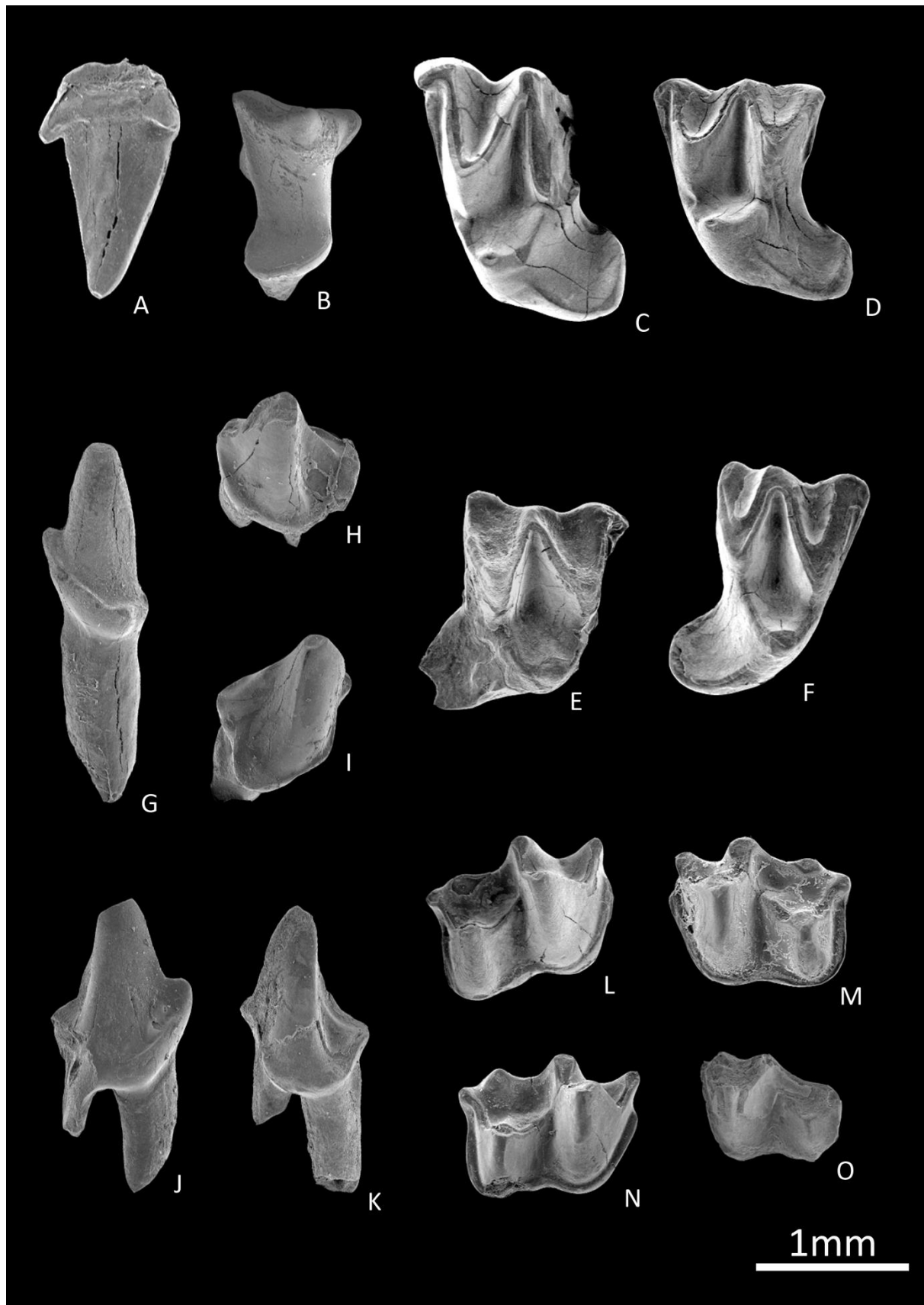


Planche XI

Vespertilionidae indet. provenant du locus 2 de Chambi (barre d'échelle = 1mm).

- A. CBI-2-179, talonide de m1/2 droite en vue occlusale.
- B. CBI-2-182, m1-2 droite en vue occlusale.
- C. CBI-2-181, talonide de m1/2 droite en vue occlusale.
- D. CBI-2-180, talonide de m1/2 gauche en vue occlusale.

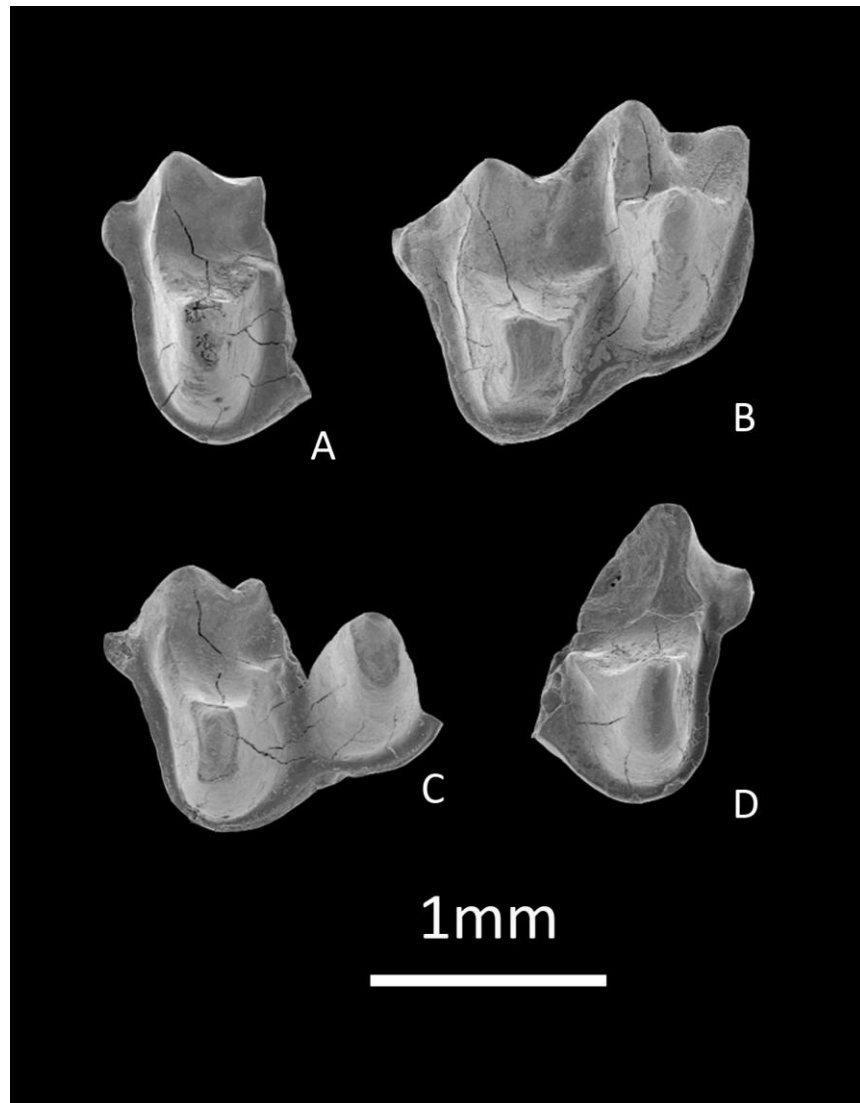


Planche XII

Draconycteris glibzegdouensis nov. gen. nov. sp. provenant du niveau HGL50 du Glib Zegdou
(barre d'échelle = 1mm).

- A. UM/HGL50-414, M2 droite en vue occlusale.
- B. UM/HGL50-415, M1 droite en vue occlusale.
- C. UM/HGL50-416, P3 droite en occlusale.
- D. UM/HGL50-417, m1/2 gauche en vue occlusale.
- E. UM/HGL50-418, m3 gauche en vue occlusale.
- F. UM/HGL50-419, m3 gauche en vue occlusale.

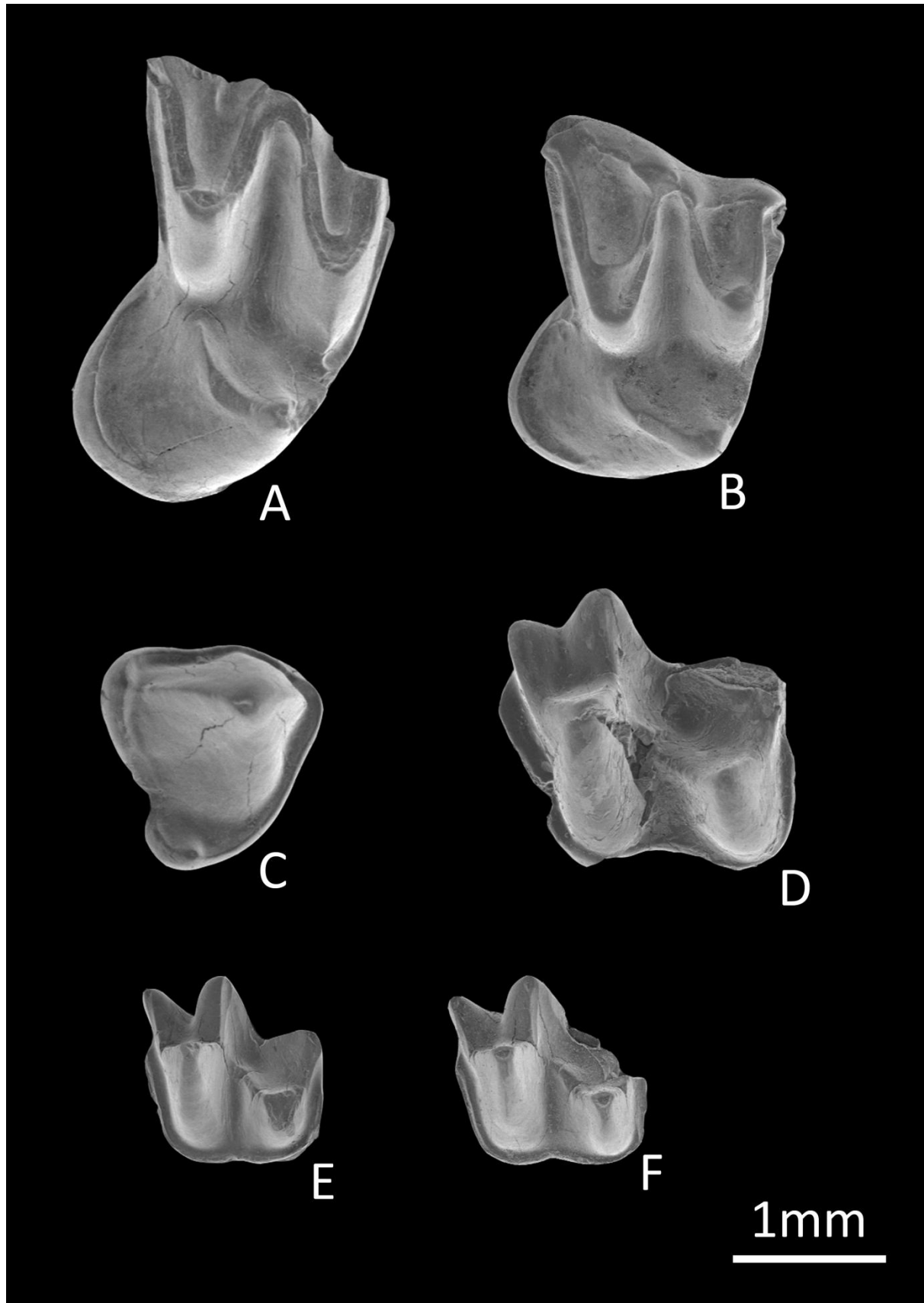


Planche XIII

Chambinycteris pusilli nov. gen. nov. sp. provenant des loci 2 et 3 de Chambi (barre d'échelle = 1mm).

- A1. CBI-2-189, fragment de maxillaire droit avec M3 en vue buccale.
- A2. CBI-2-189, fragment de maxillaire droit avec M3 en vue occlusale.
- B1. CBI-2-190, dentaire droit avec m2 en vue semi buccale.
- B2. CBI-2-190, dentaire droit avec m3 en vue semi occlusale.

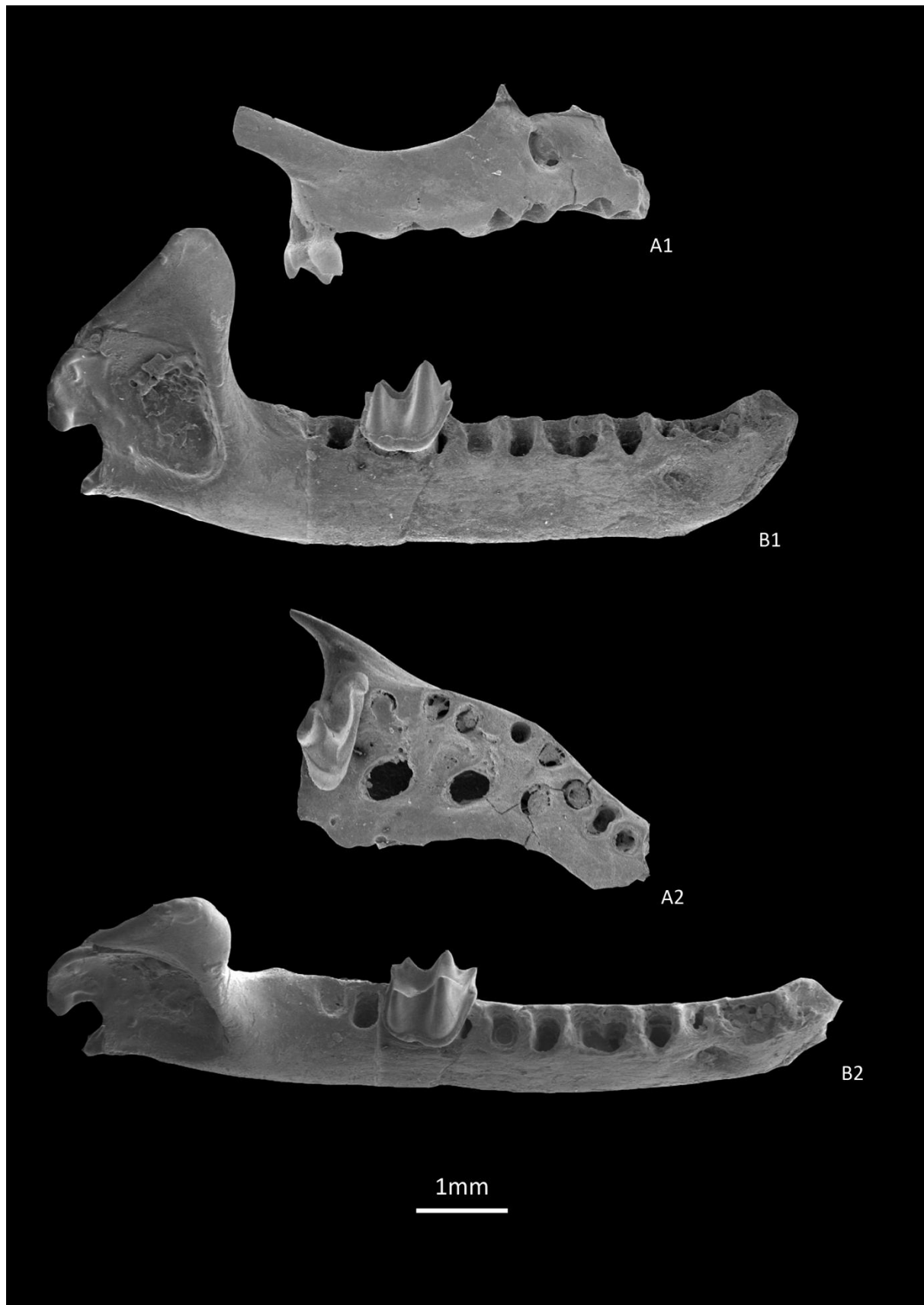
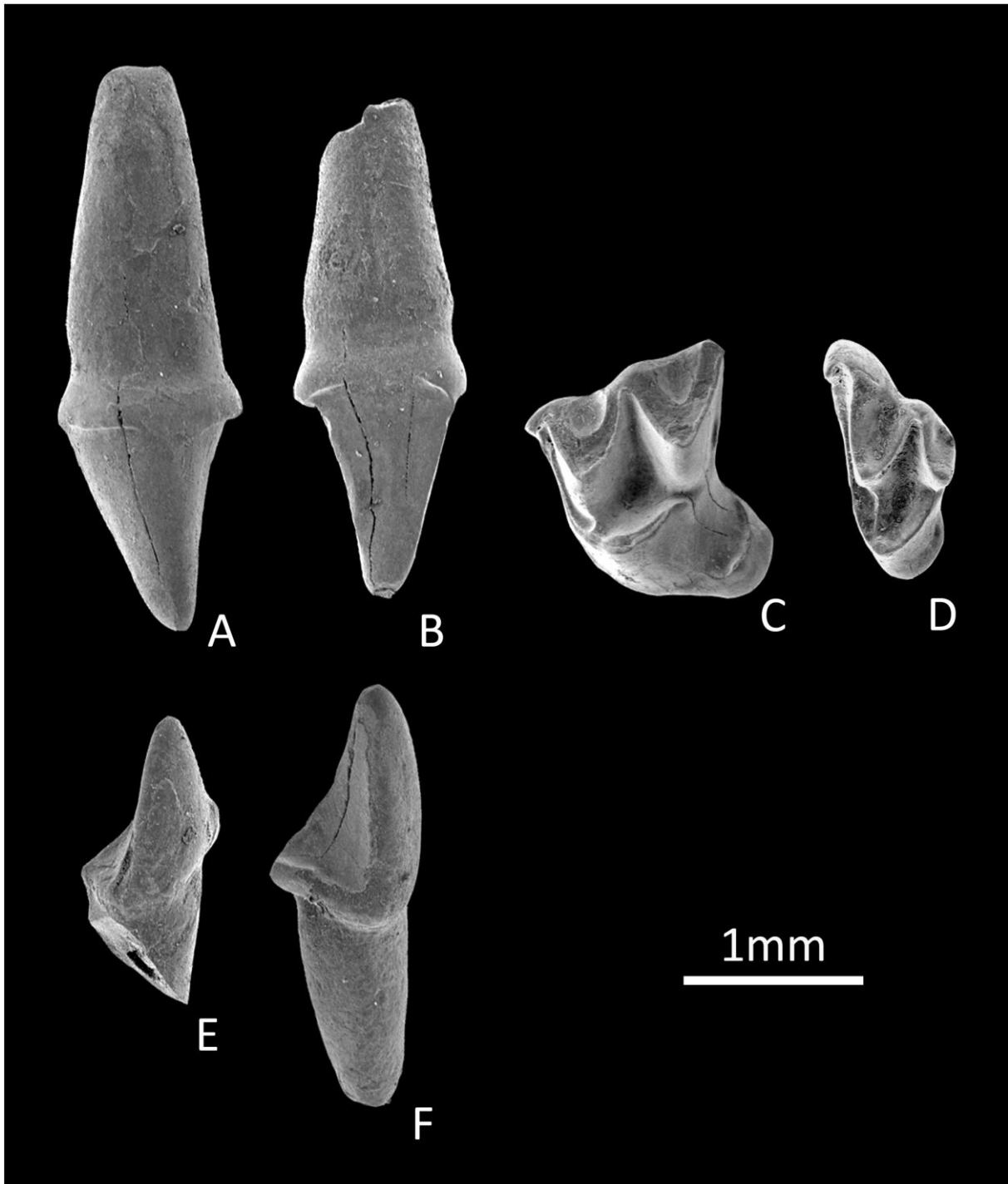


Planche XIV

Chambinycteris pusilli nov. gen. nov. sp. provenant des loci 2 et 3 de Chambi (barre d'échelle = 1mm).

- A. CBI-2-196, C1 gauche en vue buccale.
- B. CBI-2-197, C1 gauche en vue linguale.
- C. CBI-2-204, M1 gauche en vue occlusale.
- D. CBI-3-015, M3 gauche en vue occlusale.
- E. CBI-2-206, c1 droite en vue buccale.
- F. CBI-2-207, c1 droite en vue distolinguale.



Annexe 2 :

Mesures et références des spécimens

Tableau A2.1. Measures of the Shanghuang specimens. Lenght (L), width (w), and height (H).

Taxa	fissure	Specimen	tooth	L	w	H
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-01	right C1	1.79	1.04	2.74
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SHA-02	rihgt C1	1.84	1.18	2.64
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-03	right C1	1.79	1,12	2,36
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-04	right C1	1.8	0.98	2
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure C	SH-C-02	right C1	1.76	1.11	2.44
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure E	SH-E-02	left C1	1.87	1.17	2.47
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure C	SH-C-01	left C1	1.52	1.11	1.9
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure D	SH-D-03	right P4	2,15	1,58	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-05	left P4	1.49	1.59	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-58	left P4	1.38	1.6	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-13	right M1	1.7	1.89	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-15	right M1	1.77	2.01	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure B	SH-B-05	right M1	1.78	2.3	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure B	SH-B-06	right M1	1.88	2.32	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure C	SH-C-04	right M1	1.55	2.06	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure D	SH-D-06	right M1	1.69	2.09	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-08	left M1	1.84	2.06	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-10	left M1	1.73	2.23	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure B	SH-B-08	left M1	1.84	2.18	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure C	SH-C-05	left M1	1.97	1.97	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure E	SH-E-01	left M1	1.79	2.25	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-14	right M2	1.73	2.23	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-16	right M2	1.74	2.35	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-19	right M2	1.67	2.29	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure B	SH-B-07	right M2	1.82	2.39	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure D	SH-D-04	right M2	1.71	2.23	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure D	SH-D-05	right M2	1.67	2.21	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-60	right M2	1.68	2.23	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-09	left M2	1.67	2.09	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure C	SH-C-06	left M2	1.77	2.19	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure C	SH-C-07	left M2	2.02	2.5	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure B	SH-B-09	left M2	2.09	2.35	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-23	right M3	0.81	1.72	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-61	right M3	0.9	1.83	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-24	left M3	0.9	1.99	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure B	SH-B-11	left M3	0.91	1.86	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-25	right c1	1.07	0.84	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-31	right c1	1.18	0.99	2.16
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-62	right c1	1.13	0.98	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure C	SH-C-08	right c1	1.29	1.06	2.2
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-26	left c1	1.16	0.85	1.84
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-27	left c1	1.06	0.89	1.84

Tableau A2.1. Measures of the Shanghuang specimens. Length (L), width (w), and height (H).

Taxa	fissure	Specimen	tooth	L	w	H
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-28	left c1	1.22	1.04	2.28
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-29	left c1	1.06	0.85	1.79
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-30	left c1	1.11	0.89	1.81
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-32	left c1	1.18	1.05	2.11
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure B	SH-B-12	left c1	1.19	0.92	1.63
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure E	SH-E-03	left c1	1.22	1.02	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure D	SH-D-09	right p2	1.01	0.9	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure D	SH-D-11	left p2	0.96	0.95	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure E	SH-E-4	left p2	0.86	0.82	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-34	left p2	1.06	0.73	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-35	right p4	1.28	0.9	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-37	right p5	1.32	0.87	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-36	left p4	1.33	0.86	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure B	SH-B-13	left p5	1.26	0.86	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-44	right m1	1.82	1.18	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure E	SH-E-06	left m1	1.92	1.26	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-63	left m2	1.75	1.16	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure D	SH-D-08	left m2	1.75	1.34	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure E	SH-E-07	left m2	1.85	1.1	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-40	left m3	1.33	0.88	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure B	SH-B-14	left m3	1.67	1.06	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure B	SH-B-15	left m3	1.6	1.04	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-47	dentary	11.77	2.85	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	Shanghuang fissure A	SH-A-51	dentary	12.79	2.58	
?Rhinolophidae	Shanghuang fissure B	SH-B-03	right M2	1.4	1.75	
?Rhinolophidae	Shanghuang fissure B	SH-B-04	left M2	1.46	1.79	
?Rhinolophidae	Shanghuang fissure B	SH-B-10	left M3	1.01	1.58	
Rhinolophoidea indet.	Shanghuang fissure C	SH-C-03	left M1/2	1,3	1,45	
?Rhinopomatidae	Shanghuang fissure A	SH-A-07	left M2	1,7	1,9	
Microchiroptera indet.	Shanghuang fissure E	SH-E-05	dentary with p4	0,81	0,73	

Tableau A2.2. Mesures des spécimens de Chambi et du Glib Zegdou. La méthode de mesure est expliquée Chapitre I (Fig. I.3). Longueur (L), largeur (I), hauteur (H), Longueur du trigonide (Ltrd), largeur du trigonide (ltrd), Longueur du talonide (Ltlid) et largeur du talonide (ltld). Le « * » derrière une valeur indique un biais dans la mesure causé par l'altération de la couronne.

Taxon	Localité	Spécimen	type de matériel	L	I	H	Ltrd	ltrd	Ltlid	ltld	Remarques
<i>Witwatia sigei</i>	Chambi 1	CBI-230	M2 gauche	3.8	4.3						
<i>Witwatia sigei</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-345	M3 droite	1.9	2.6*						émail érodé et partie linguale cassée
<i>Witwatia sigei</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-346	M3 gauche	2.1	3.3						
<i>Witwatia sigei</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-347	m1/2	2.9	1.8		1.3	1.7	1.6	1.8	
<i>Dizya exsultans</i>	Chambi 1	CBI-1-236	M1 droite	1.26	1.66						
<i>Dizya exsultans</i>	Chambi 1	CBI-1-237	M1 droite	1.28	1.7						couronne encore partiellement encroutée dans le sédiment
<i>Dizya exsultans</i>	Chambi 1	CBI-1-238	M1 droite	1.27							ectoploche seulement
<i>Dizya exsultans</i>	Chambi 2	CBI-2-001	M1 gauche	1.28*	1.74						région métastylaire cassée
<i>Dizya exsultans</i>	Chambi 1	CBI-1-239	M2 droite	1.17*	1.66						métacône cassé
<i>Dizya exsultans</i>	Chambi 1	CBI-1-235	M2 gauche	1.21	1.69						
<i>Dizya exsultans</i>	Chambi 1	CBI-1-240	M3 droite	0.9	1.33						
<i>Dizya exsultans</i>	Chambi 2	CBI-2-002	M3 droite	0.97	1.48						
<i>Dizya exsultans</i>	Chambi 1	CBI-1-242	M3 droite	1.04	1.68						
<i>Dizya exsultans</i>	Chambi 1	CBI-1-241	m1 gauche	1.3	0.83		0.7	0.74	0.62	0.83	
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 1	CBI-1-243	C1 gauche	1.17*	1.04	3.15*					racine et base de la couronne manquantes
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-010	C1 droite	1.66	1.28	2.70*					apex cassé
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-007	M1/2 gauche	1.83	1.8						uniquement l'ectoploche
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-008	M1/2 gauche	2.19*	2.47*						partie linguale uniquement, région de mésostyle conservé
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-009	M3 droite	1.1	2.45						
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-016	c1 droite	1.26	1.27	2.15*					partie apicale manquante
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-021	p2 droite	1.36	0.73						
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-023	p2 droite	1.30*	0.95						extrémité distale cassée
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-017	p2 gauche	1.43	0.91						
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-018	p2 gauche	1.39	0.82						
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-019	p2 gauche	1.31	0.93						
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-020	p2 gauche	1.33	0.61						
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-022	p2 gauche	1.69	0.75						
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-013	p4 droite	1.85	1.01						
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-015	p4 droite	1.76*	0.93						
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-014	p4 gauche	1.75	0.99						
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 1	CBI-1-244	m1 droite	2.24	1.4		1.36	1.3	1.09	1.4	
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 3	CBI-3-003	m1 droite	2.02	1.27		1.17	1.26	0.84	1.28	
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-011	m2 droite	2.26	1.38		1.18	1.33	1.08	1.38	
<i>Necromantis ? fragmentum</i>	Chambi 2	CBI-2-012	m1/2 droite						1.12	1.41	trigonide à moitié cassé, seule une partie du protoconide est conservée

Tableau A2.2. Mesures des spécimens de Chambi et du Glib Zegdou. La méthode de mesure est expliquée Chapitre I (Fig. I.3). Longueur (L), largeur (I), hauteur (H), Longueur du trigonide (Ltrd), largeur du trigonide (ltrd), Longueur du talonide (Ltlld) et largeur du talonide (ltld). Le « * » derrière une valeur indique un biais dans la mesure causé par l'altération de la couronne.

Taxon	Localité	Spécimen	type de matériel	L	I	H	Ltrd	ltrd	Ltlld	ltld	Remarques
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-025	C1 droite	2.04	1.4	3.09*					apex cassé
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 1	CBI-1-245	M1 droite	2.13	2.45						
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 1	CBI-1-246	M2 droite	1.67*	2.46						couronne érodée, partie distale très altérée, métastyle manquant et talon cassé
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-024	M2 gauche	1.69*	2.49						couronne très érodée, structures très émoussées
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-038	c1 droite	1.41	1.25						apex du tubercule cassé
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-028	p2 droite	1.12	0.79						
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-027	p2 gauche	1.13	0.9						
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-026	p4 droite	1.35	0.81						
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-035	m1/2 droite	2.02	1,11		1.11	1.11	0.91	1.11	entoconide cassé
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-036	m1/2 droite				1.16	1.36			trigonide seulement
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-037	m1/2 droite						0.94	1.39	talonide seulement
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-029	m1/2 gauche	1.85	1.16		1.1	1.06	0.75	1.16	
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-030	m1/2 gauche	1.83	0.97		1.15	0.93	0.69	0.97	
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-031	m1/2 gauche	1.74	1		1.06	0.95	0.69	1	
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-032	m1/2 gauche	1.83	1.02		1.17	0.98	0.66	1.02	
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-034	m1/2 gauche	2.03	1.15		1.15	1.13	0.9	1.15	couronne très érodée
<i>Palaeophyllophora ? Tunisiensis</i>	Chambi 2	CBI-2-033	m3 gauche	1.52	0.83		0.95	0.83	0.55	0.5	la dent est encore enracinée dans un petit fragment du dentaire
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-045	C1 droite	1.22	0.85	1.77					
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-047	C1 droite	1.31	0,86	2.31					
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-048	C1 droite	1.54	0.82	2.24					
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-046	C1 gauche	1.18	0.8	1.77					
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-049	C1 gauche	1.38	0.95	2.42					
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 1	CBI-1-247	fragment de maxillaire droit avec M2/M3	1.55/0.82	1.70/1.70						
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 1	CBI-1-248	M1 droite	1.53	1.6						
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-039	M2 droite	1.54	1.79						
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-043	M2 droite	1.66	1.87						
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-044	M2 droite	1.69	1.97						
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-041	M3 droite	0.96	1.62*						protocône cassé
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-042	M3 droite	0.89	1.6						
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-040	M3 gauche	0.86	1.74*						bord lingual du protocône cassé
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-057	c1 droite	0.95	0.7	1.61					
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-058	c1 droite	1	0.61	1.61					
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-056	c1 gauche	1.14	0.79	1.67					
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-054	p2 droite	0.92	0.64						

Tableau A2.2. Mesures des spécimens de Chambi et du Glib Zegdou. La méthode de mesure est expliquée Chapitre I (Fig. I.3). Longueur (L), largeur (I), hauteur (H), Longueur du trigonide (Ltrd), largeur du trigonide (ltrd), Longueur du talonide (Ltlid) et largeur du talonide (ltld). Le « * » derrière une valeur indique un biais dans la mesure causé par l'altération de la couronne.

Taxon	Localité	Spécimen	type de matériel	L	I	H	Ltrd	ltrd	Ltlid	ltld	Remarques
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-055	p2 droite	0.91	0.63						
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 3	CBI-3-004	p2 gauche	0.9	0.47						
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-220	p2 gauche	0.99	0.65						
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-053	fragment de dentaire droit avec m2/m3	1.52/1.34	0.87/0.85		0.88/0.81	0.84/0.85	0.65/0.58	0.85/0.55	
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-050	m1/2 droite	1.26	0.84		0.89	0.83	0.56	0.84	
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-051	m1/2 droite	1.39	0.82		0.82	0.8	0.57	0.82	
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 1	CBI-1-249	m1/2 gauche	1.32	0.84		0.78	0.77	0.54	0.84	
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 1	CBI-1-250	m1/2 gauche	1.3	0.81		0.78	0.74	0.51	0.81	
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) africanum</i>	Chambi 2	CBI-2-052	m1/2 gauche	1.35	0.87		0.74	0.77	0.62	0.87	
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-072	C1 droite	1.23	0.72	1.74					
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-096	C1 droite	1.23	0.74	1.4*					apex cassé
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-097	C1 droite	1.17	0.69	1.33					
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-100	C1 droite	0.98	0.61	1.74					
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-073	C1 gauche	0.98	0.75	1.67*					apex cassé
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-098	C1 gauche	1.22	0.79	1.5*					apex cassé
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-099	C1 gauche	1.1	0.7	1.61					
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-101	C1 gauche	1.18	0.69	1.58					
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-070	P4 droite	1.16	0.93						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-068	P4 gauche	1.04	0.87						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-069	P4 gauche	0.9	0.88						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-071	P4 gauche	1.14	0.93						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-059	M1 droite	1.91	1.88						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-060	M1 droite	1.4	1.63						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-061	M1 gauche	1.84	1.78						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-063	M1 gauche	1.7	1.89						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-064	M1 gauche	1.64*	1.87						talon altéré
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-089	M1 gauche	1.76	1.78						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-090	M1 gauche	1.81	1.88						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 3	CBI-3-005	M1 gauche	1.72*	2.17						extrémité distale du talon cassée
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-094	M2 droite	1.37*	1.28*						uniquement l'ectolophe
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-144	M2 droite	1.44*	1.78						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-062	M2 gauche	1.76	1.96						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-091	M2 gauche	1.18*	2.08*						couronne altérée avec partie linguale cassée
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-092	M2 gauche	1.43*	1.39*						ectolophe uniquement

Tableau A2.2. Mesures des spécimens de Chambi et du Glib Zegdou. La méthode de mesure est expliquée Chapitre I (Fig. I.3). Longueur (L), largeur (I), hauteur (H), Longueur du trigonide (Ltrd), largeur du trigonide (ltrd), Longueur du talonide (Lltd) et largeur du talonide (l ltd). Le « * » derrière une valeur indique un biais dans la mesure causé par l'altération de la couronne.

Taxon	Localité	Spécimen	type de matériel	L	I	H	Ltrd	ltrd	Lltd	l ltd	Remarques
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-093	M2 gauche	1.48*	1.40*						ectolophe uniquement
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-065	M3 droite	0.96	1.83						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-067	M3 droite	0.96	2.01						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-095	M3 droite	0.83*	1.85						partie distale cassé, métacône manquant
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-066	M3 gauche	0.99	1.99						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-088	c1?	0.93	0.76						seule la partie basale de la couronne est conservée
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-086	p2 droite	0.82	0.42						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-087	p2 droite	0.81	0.52*						couronne altérée
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-085	p2 gauche	0.87	0.51						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-082	p3 droite	1.1	0.48						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-083	p3 droite	1.26	0.54						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 1	CBI-1-251	p3 gauche	0.91	0.47						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-084	p3 gauche	1.26	0.59						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 3	CBI-3-006	p3 gauche	1.07	0.55						
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 1	CBI-1-255	m2 gauche	1.01	0.72		0.58	0.66	0.43	0.72	m2 déraciné du fragment de dentaire CBI-1-254
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-080	m1/2 droite	1.36	0.93		0.72	0.93	0.64	0.77	
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-081	m1/2 droite	1.28	0.86*		0.67	0.86	0.59	0.86*	partie linguale cassée au niveau du talonide
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-110	m1/2 droite						0.64	1.06	talonide complet, trigonide cassé avec métaconide et une partie du paraconide
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-107	m1/2 droite						0.85	0.85	uniquement le talonide
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-108	m1/2 droite				0.68	0.93			uniquement le trigonide et une partie de l'hypoconide sont conservés
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-074	m1/2 gauche	1.39	0.98		0.66	0.92	0.72	0.98	
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-075	m1/2 gauche	1.30*	0.97		0.69	0.91	0.64*	0.97	extrémité distale de la couronne cassée
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-076	m1/2 gauche	1.37*	0.90*		0.73	0.9	0.64*	0.90*	couronne très érodée avec structures très émoussées
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-077	m1/2 gauche						0.72	0.88	
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-104	m1/2 gauche	1.37	0.81		0.72	0.81	0.65	0.63	
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-105	m1/2 gauche	1.24	0.87		0.68	0.84	0.56	0.87	
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-103	m1/2 gauche				0.7	0.85			seul le trigonide est bien préservé
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 1	CBI-1-252	m1/2 gauche				0.68	0.76			seul le trigonide est bien préservé
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-106	m3 droite	1.37	0.85*		0.78	0.85*	0.59	0.64	couronne cassée aux extrémités, protocône en partie cassé
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-111	m3 droite	1.23	0.88		0.67	0.88	0.55	0.68	
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-078	m3 gauche	1.36	0.85		0.7	0.85	0.64	0.71	
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-079	m3 gauche	1.28	0.83		0.62	0.83	0.66	0.67	
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-102	m3 gauche	1.23	0.78		0.65	0.78	0.59	0.69	

Tableau A2.2. Mesures des spécimens de Chambi et du Glib Zegdou. La méthode de mesure est expliquée Chapitre I (Fig. I.3). Longueur (L), largeur (I), hauteur (H), Longueur du trigonide (Ltrd), largeur du trigonide (ltrd), Longueur du talonide (Ltlid) et largeur du talonide (ltld). Le « * » derrière une valeur indique un biais dans la mesure causé par l'altération de la couronne.

Taxon	Localité	Spécimen	type de matériel	L	I	H	Ltrd	ltrd	Ltlid	ltld	Remarques
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-109	m3 gauche	1.25	0.74*		0.66	0.74*	0.59	0.63*	partie linguale cassé au niveau du talonide
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-2-112	m3 gauche	1.37	0.9		0.76	0.9	0.61	0.67	
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 1	CBI-1-253	m3 gauche	1.37	0.87		0.74	0.87	0.62	0.74	
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 2	CBI-1-256	m3 gauche	0.94	0.58		0.49	0.58	0.45	0.5	m3 déracinée du fragment de dentaire CBI-1-254
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	Chambi 3	CBI-1-254	fragment dentaire gauche	4.45	0.71						avec alvéoles de m2/m3 qui correspondent avec CBI-1-255 (m2) et CBI-1-256 (m3)
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-175	C1 droite	1.39	0.91	2.20*					apex cassé
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-176	C1 gauche	1.27	0.86	2.22*					couronne émoussée
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-177	C1 gauche	1.35	0.91	2.11*					couronne émoussée
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-174	P4 gauche	1.28	1.03						
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-169	M1 droite	2.2	2.08						région du parastyle érodée
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-170	M1 gauche	1.79*	2.13						uniquement ectolophe
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-171	M2 droite	1.51*	1.48*						
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 3	CBI-3-013	M3? gauche	1.42	2.04						
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-172	M3? gauche	1.37	2						
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-173	M3? Droite								ectolophe cassé, seul le métaconide est préservé
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-205	c1 droite	1.02	0.63	1.48*					apex cassé
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-183	p4 droite	1.18	0.66						
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-182	p4 gauche	1.28	0.72						
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-178	m1/2 droite	1.56	0.92		0.76	0.83	0.8	0.92	
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-179	m1/2 droite	1.53*	1.08		0.73*	0.80*	0.81	1.08	
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-181	m1/2 droite	1.79	1.07		0.89	1.07	0.9	1.07	
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 1	CBI-1-262	m1/2 droite	1.7	1.04		0.82	0.92	0.78		
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	Chambi 2	CBI-2-180	m1/2 gauche	1.47	0.96		0.67	0.74*	0.8	0.96	
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-433	C1 droite	0.83	0.63	1.25					
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-431	C1 gauche	0.85	0.62	1.04*					
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-432	C1 gauche	0.89	0.74	1.24*					apex cassé
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-429	P3? Gauche	0.64	0.58						apex cassé
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-430	P3? Droite		0.73*						la partie buccale est cassé
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-423	M1 droite	1.13*	1.31						Le parastyle est manquant
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-427	M1 droite	1.37	1.55						
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-420	M1 gauche	1.42	1.38						
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-424	M1 gauche	1.24*	1.47						talon manquant
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50', Glib Zegdou	UM/HGL50'-58	M1 gauche								
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-422	M2 droite	1.17	1.45						

Tableau A2.2. Mesures des spécimens de Chambi et du Glib Zegdou. La méthode de mesure est expliquée Chapitre I (Fig. I.3). Longueur (L), largeur (I), hauteur (H), Longueur du trigonide (Ltrd), largeur du trigonide (ltrd), Longueur du talonide (Lltd) et largeur du talonide (ltd). Le « * » derrière une valeur indique un biais dans la mesure causé par l'altération de la couronne.

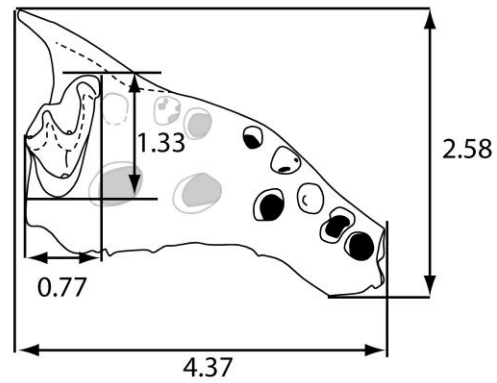
Taxon	Localité	Spécimen	type de matériel	L	I	H	Ltrd	ltrd	Lltd	ltd	Remarques
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-425	M2 droite	1.06	1.34						
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-428	M2 droite	1.49*	0.98*						uniquement ectolophe
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-421	M2 gauche	1.39	1.63						
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-426	M1/2 gauche								
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-435	m1-2 droite	1.08	0.71		0.53	0.69	0.55	0.71	
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-439	m1-2 droite	1.04*	0.73*						dent très fracturée et recollée
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50', Glib Zegdou	UM/HGL50'-59	m1/2 droite				0.47	0.66			uniquement un trigonide
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-434	m1/2 gauche	1.16	0.75		0.56	0.7	0.6	0.75	
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-436	m1/2 gauche	1.14	0.73		0.52	0.69	0.62	0.73	
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-438	m1/2 gauche								couronne très érodée, structure non reconnaissable car trop émousé
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-440	m1/2 gauche						0.6	0.68	
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-437	m3 droite	0.94	0.63		0.47	0.63	0.47	0.51	
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-441	m3 droite	1	0.6		0.5	0.6	0.5	0.47	
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 1	CBI-1-257	C1 droite	1	0.64	1.56					
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-123	C1 gauche	0.97	0.54	1.44					
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-124	C1 gauche	1.05	0.66	1.33					
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-121	P4 droite	0.97*	1.32						lobe mébuccal cassé
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-122	P4 droite	0.91	1.23						
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-120	P4 gauche	1.11	1.15						
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-114	M1 droite	1.71	1.73						
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-115	M1 droite	1.55*	1.54*						extrémité distale du talon cassée
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-147	M1 droite	1.28*	1.64*						talon cassé
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-117	M1 gauche	1.72	1.5						
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-118	M1 gauche	1.5	1.54						
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-142	M1 gauche	1.11*	1.46*						talon manquant ainsi q'une partie du flanc lingual du protocône
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-145	M1 gauche	1.28	1.38						
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 1	CBI-1-261	M1 gauche	1.56*	1.65*						talon cassé
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-113	M2 droite	1.68	1.87						
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-116	M2 droite	1.39*	1.7						styles érodés
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-140	M2 droite	1.36	1.52						
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-146	M2 droite	1.33*	1.66*						talon manquant
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 3	CBI-3-008	M2 droite	1.23	1.72						
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-141	M2 droite	1.34	1.86						
<i>Khoufechia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-148	M2 droite	1.26*	1.85						région du paracône cassé

Tableau A2.2. Mesures des spécimens de Chambi et du Glib Zegdou. La méthode de mesure est expliquée Chapitre I (Fig. I.3). Longueur (L), largeur (I), hauteur (H), Longueur du trigonide (Ltrd), largeur du trigonide (ltrd), Longueur du talonide (Lltd) et largeur du talonide (l ltd). Le « * » derrière une valeur indique un biais dans la mesure causé par l'altération de la couronne.

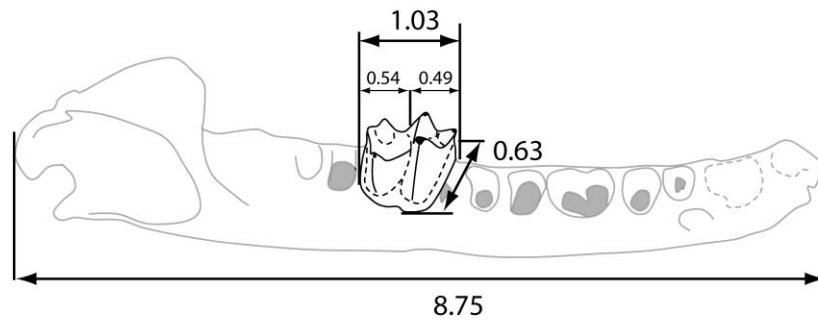
Taxon	Localité	Spécimen	type de matériel	L	I	H	Ltrd	ltrd	Lltd	l ltd	Remarques
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-119	M2 gauche	1.61	1.64						
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-143	M2 gauche	1.43*	1.74*						couronne très érodée, structures très émoussées et à peine visibles
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-149	M2 gauche	1.32*	1.64*						talon manquant
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-150	M1/2 droite	1.12*	1.57*						couronne très fissurée et érodée
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-151	M3 gauche	0.93	1.38						
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-152	M3 gauche	0.76	1.09						
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-139	c1 droite	0.73*	0.67	1.46					base de la couronne fracturée
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-138	c1 gauche	0.76	0.7	1.51					
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 1	CBI-1-259	p4 droite	0.91	0.58						
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-135	p4 droite	0.98	0.62						
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 1	CBI-1-260	p4 droite	0.95	0.73						
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-134	p4 gauche	0.87	0.68						
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 1	CBI-2-136	p4 gauche	0.86	0.63						
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-137	p4 gauche	0.98	0.66						
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-128	m1 droite	1.26	0.71		0.75	0.66	0.49	0.71	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-129	m1 droite	1.29	0.69		0.73	0.69	0.56	0.69	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-153	m1 droite	1.66	0.79		0.92	0.76	0.7	0.79	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-160	m1 droite	1.27	0.63		0.75	0.63	0.48	0.62	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-167	m1 droite	1.45	0.72		0.78	0.62	0.66	0.72	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 3	CBI-3-009	m1 droite	1.27	0.72		0.66	0.71	0.61	0.72	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-125	m1 gauche	1.32	0.75		0.79	0.67	0.53	0.75	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-127	m1 gauche	1.25	0.67		0.75	0.59	0.5	0.67	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-164	m1 gauche	1.43	0.69		0.83	0.69	0.63	0.69	dent encore enracinée dans un fragment de dentaire
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 3	CBI-3-010	m1 gauche	1.11	0.53		0.58	0.53	0.52	0.53	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-130	m2 droite	1.29	0.77		0.75	0.73	0.54	0.76	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-154	m2 droite	1.28	0.84		0.82	0.79	0.47	0.84	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-158	m2 droite	1.34	0.81		0.77	0.76	0.56	0.81	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-162	m2 droite	1.11	0.67		0.65	0.67	0.46	0.57*	hypoconide cassé
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-165	m2 droite	1.35	0.84		0.7	0.78	0.63	0.84	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 3	CBI-3-012	m2 droite	1.63	0.66		0.9	0.65	0.7	0.66	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-126	m2 gauche	1.28	0.75		0.74	0.75	0.55	0.75	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-155	m2 gauche	1.25	0.63		0.69	0.63	0.55	0.63	
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-157	m2 gauche	1.38	0.72		0.81	0.66	0.56	0.72	dent encore enracinée dans un fragment de dentaire
<i>Khoufeghia gunnelli</i>	Chambi 3	CBI-3-007	m2 gauche	1.2	0.65		0.69	0.65	0.5	0.64	

Tableau A2.2. Mesures des spécimens de Chambi et du Glib Zegdou. La méthode de mesure est expliquée Chapitre I (Fig. I.3). Longueur (L), largeur (I), hauteur (H), Longueur du trigonide (Ltrd), largeur du trigonide (ltrd), Longueur du talonide (Lltd) et largeur du talonide (ltd). Le « * » derrière une valeur indique un biais dans la mesure causé par l'altération de la couronne.

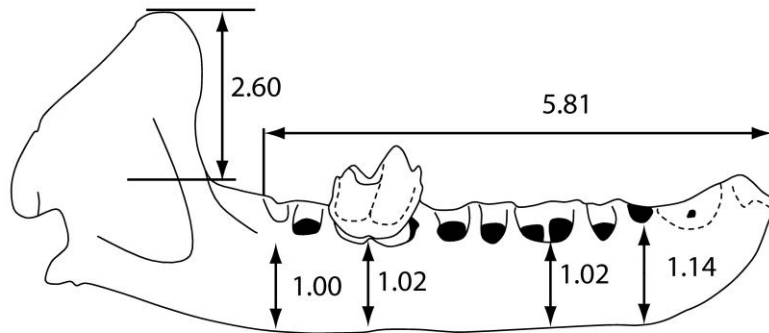
Taxon	Localité	Spécimen	type de matériel	L	I	H	Ltrd	ltrd	Lltd	ltd	Remarques
<i>Khoufedia gunnelli</i>	Chambi 3	CBI-3-011	m2 gauche	1.47	0.89		0.82	0.85	0.66	0.89	
<i>Khoufedia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-159	m1/2 droite						0.65	0.65	uniquement talonide
<i>Khoufedia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-156	m1/2 gauche	1.23	0.57		0.64	0.54	0.6	0.57	
<i>Khoufedia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-168	m1/2 gauche	1.27	0.68		0.68	0.61	0.58	0.68	
<i>Khoufedia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-163	m3 droite	1.1	0.71		0.62	0.71	0.48	0.55	dent encore enracinée dans un fragment de dentaire
<i>Khoufedia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-161	m3 droite	1.14	0.71		0.62	0.71	0.52	0.52	
<i>Khoufedia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-166	m3 droite	1.16	0.77		0.65	0.77	0.52	0.56	
<i>Khoufedia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-131	m3 gauche	1.03	0.56		0.51	0.56	0.51	0.43	
<i>Khoufedia gunnelli</i>	Chambi 2	CBI-2-132	m3 gauche	1.01	0.57		0.55	0.57	0.46	0.46	
<i>Vespertilionidae</i> indet.	Chambi 2	CBI-2-182	m1/2 droite	1.63	1.04*		0.74	0.93	0.89	1.04*	
<i>Vespertilionidae</i> indet.	Chambi 2	CBI-2-179	m1/2 droite						0.81*	1.03	talonide uniquement
<i>Vespertilionidae</i> indet.	Chambi 2	CBI-2-181	m1/2 droite						0.84*	1.01	talonide uniquement
<i>Vespertilionidae</i> indet.	Chambi 2	CBI-2-183	m1/2 droite						0.8	0.9	talonide uniquement
<i>Vespertilionidae</i> indet.	Chambi 2	CBI-2-184	m1/2 droite						0.76	0.84	talonide uniquement
<i>Vespertilionidae</i> indet.	Chambi 2	CBI-2-187	m1/2 droite				0.86	0.85			trigonide uniquement
<i>Vespertilionidae</i> indet.	Chambi 2	CBI-2-188	m1/2 droite						0.88*	1.03	talonide uniquement
<i>Vespertilionidae</i> indet.	Chambi 2	CBI-2-180	m1/2 gauche						0.87*	1.09	talonide uniquement
<i>Vespertilionidae</i> indet.	Chambi 2	CBI-2-185	m1/2 gauche						0.94	1.06*	talonide uniquement
<i>Vespertilionidae</i> indet.	Chambi 2	CBI-2-186	m1/2 gauche						0.89*	1.05	talonide uniquement
<i>Drakonycteris glibzegdouensis</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-416	P4? Droite	1.45	1.41						
<i>Drakonycteris glibzegdouensis</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-415	M1 droite	2.15	2.78						
<i>Drakonycteris glibzegdouensis</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-414	M2 droite	2.15	3.02						
<i>Drakonycteris glibzegdouensis</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-417	m1-2 gauche	1.83*	1.29		0.90*	1.29	0.93*	1.29	
<i>Drakonycteris glibzegdouensis</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-418	m3 gauche	1.26	0.89		0.68	0.89	0.58	0.63	
<i>Drakonycteris glibzegdouensis</i>	HGL50, Glib Zegdou	UM/HGL50-419	m3 gauche	1.29*	0.87		0.7	0.87	0.59*	0.87	
<i>Chambinycteris pusilli</i>	Chambi 2	CBI-2-196	C1 Gauche	1.07	0.72	1.44					
<i>Chambinycteris pusilli</i>	Chambi 2	CBI-2-197	C1 gauche	0.99	0.73	1.46					
<i>Chambinycteris pusilli</i>	Chambi 2	CBI-2-204	M1 gauche	1.5	1.52						
<i>Chambinycteris pusilli</i>	Chambi 3	CBI-3-016	M1 gauche	1.36*	1.43						région du paracône cassé
<i>Chambinycteris pusilli</i>	Chambi 2	CBI-2-206	c1 droite	0.85*	0.68	1.1					tubercule cassé à mi hauteur
<i>Chambinycteris pusilli</i>	Chambi 2	CBI-2-207	c1 droite	0.85	0.77	0.87					
<i>Chambinycteris pusilli</i>	Chambi 2	CBI-2-194	fragment maxillaire droit avec M3								Les mesures sont mentionnés Fig. AII.1
<i>Chambinycteris pusilli</i>	Chambi 2	CBI-2-195	mandibule droite avec m2								



CBI-2-189



CBI-2-190



CBI-2-190

Fig. A2.1. Mesures du maxillaire (CBI-2-189) et du dentaire (CBI-2-190) de *Chambinycteris pusilli*. Les mesures n'ont pas toutes été prises selon la même perspective que les dessins.

Annexe 3 :

Matrices et descriptions des caractères

Partie 1. Analyse cladistique dans le but de déterminer la position phylogénétique de <i>Bianfuia shanghuangensis</i> nov. sp. nov. gen. (cf. Chap. II)	286
Partie 2. Analyse cladistique dans le but de déterminer les relations de parenté chez les Philisidae (cf. Chap. IV, Part. 2)	293
Partie 3. Analyse cladistique dans le but de déterminer les positions phylogénétiques des Hipposideridae de Chambi (cf. Chap. V)	301
Partie 4. Analyse cladistique dans le but de déterminer les positions phylogénétiques des Emballonuridae et Nycteridae de Chambi (cf. Chap. V)	313

Partie 1. Analyse cladistique dans le but de déterminer la position phylogénétique de *Bianfuia shanghuangensis* nov. sp. nov. gen. (cf. Chap. II)

Table A3.1. Data matrix used in the article Ravel et al., in preparation (cf. Chapter II)

Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	
<i>Icaronycteris menui</i>	?	?	0	1	?	0	?	?	?	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0+1	0	0	0	0	1	
<i>Archaeonycteris brailloni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	1	0	1	1	?	?	0	?	0	0	0+1	0	?	0	0	1
<i>Palaeochiropteryx tupaiodon</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0+1	1	0	0	0	0	1	
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	1	1	1	0	1	1	?	?	?	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>Vaylatsia frequens</i>	1	0	1	0	1	1	?	?	?	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1
<i>Palaeophyllophora oltina</i>	0	0	0	1	0	1	?	?	?	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0
<i>Hipposideros lankadiva</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	-	-	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	2	0	1	1	0	0	0
<i>Hipposideros speoris</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	-	-	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	0	0
<i>Pseudorhinolophus schlosseri</i>	0	?	1	0	0	1	?	?	?	0	1	-	-	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1	0	0

Taxa	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52				
<i>Icaronycteris menui</i>	0	1	0	0+1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Archaeonycteris brailloni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	1	0+1	0	0	1	0	1	0	1		
<i>Palaeochiropteryx tupaiodon</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	2	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1				
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	?	0	1	0	0	0	0	0	2	0+1	0	0	0	0+1	0+1	0	0+1	0	0	0	1	1	1				
<i>Vaylatsia frequens</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0+1	0+1	0	0+1	0	0	1	1	1	1				
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0				
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0				
<i>Palaeophyllophora oltina</i>	?	0	0	1	1	0	0	0	2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1				
<i>Hipposideros lankadiva</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1				
<i>Hipposideros speoris</i>	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1				
<i>Pseudorhinolophus schlosseri</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	3	1	0	1	0	1	1	0+1	1	1	0+1	0	1	0	0+1				

Taxa	53	54	55	56	57	58	59
<i>Icaronycteris menui</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Archaeonycteris brailloni</i>	0	0	?	?	?	?	?
<i>Palaeochiropteryx tupaiodon</i>	1	1	0	1	0	0	1
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	0	0	2	1	1	1	0
<i>Vaylatsia frequens</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Palaeophyllophora oltina</i>	0	0	2	1	1	1	0
<i>Hipposideros lankadiva</i>	1	1	2	0	1	1	1
<i>Hipposideros speoris</i>	0	1	1	0	0	1	1
<i>Pseudorhinolophus schlosseri</i>	0	1	2	1	0	1	0

CHARACTER DESCRIPTIONS

DENTARY

1. **Coronoid process:**
 0. high (approximately x2 the height of the tooth row)
 1. low
2. **Apex of the coronoid process:**
 0. pointed
 1. rounded
3. **Lower premolars:**
 0. aligned with axis of lower molars
 1. oblique with the axis of the lower molars
4. **Horizontal ramus of moderate thickness:**
 0. gracile (shallower than the teeth are tall)
 1. robust (deeper than the teeth are tall)
5. **Angle of the coronoid process:**
 0. nearly perpendicular to the horizontal ramus
 1. sloping distally
6. **Number of lower incisors on each side of jaw:**
 0. three lower incisors on each side of jaw
 1. two lower incisors on each side of jaw

LOWER TEETH

7. **Lower incisor size:**
 0. i1-2 subequal
 1. i2 conspicuously larger than i1
8. **i1:**
 0. trilobed
 1. bilobed
9. **p2 reduction:**
 0. reduced
 1. very reduced (less than half p4 height)
 2. not reduced (p2 equal or larger than p4)
10. **p3:**
 0. present
 1. absent

- 11. Development of p3:**
0. well-developed (larger than P2)
1. very reduced (not highly functional)
2. minute
- 12. Number of roots of p3:**
0. two
1. one
- 13. Distolingual tubercle on p4:**
0. present
1. absent
- 14. Mesiolingual tubercle on p4:**
0. present
1. absent
- 15. Mesial low plate on p4:**
0. present
1. absent
- 16. Talonid basin of p4:**
0. extensive distally
1. very reduced
- 17. Buccal edge of p4 :**
0. inflected
1. not inflected
- 18. Triangle of the trigonid of m1:**
0. opened linguallly
1. compressed mesiodistally
- 19. Tiangle of the trigonid of m2:**
0. opened linguallly
1. compressed mesiodistally
- 20. Distance between paraconid and metaconid on m1-2:**
0. less than the distance between the metaconid and entoconid
1. equal or greater than the distance between the metaconid and entoconid
- 21. Distance between paraconid and metaconid on m3:**
0. less than the distance between the metaconid and entoconid
1. equal or greater than the distance between the metaconid and entoconid

22. **Width of the talonid of m1-2:**
0. talonid equivalent to trigonid
1. talonid wider than the trigonid
2. talonid less wide than the trigonid
23. **Short cristid connecting the hypoconulid to entoconid:**
0. present
1. absent
24. **Position of the hypoconulid:**
0. hypoconulid in median position
1. hypoconulid conspicuously displaced distobuccally
2. hypoconulid nearby and distobuccal to the entoconid
25. **Entocristid :**
0. straight
1. curved
26. **Width of the talonid of m3:**
0. talonid equivalent than the trigonid
1. talonid less wide than the trigonid

UPPER TEETH

27. **Buccal cingulum of C1:**
0. well marked
1. faint or absent
28. **C1 distal accessory cusp:**
0. absent
1. present
29. **Tubercle of C1:**
0. strongly canted distally
1. slightly canted distally
30. **Position of P2:**
0. centered in the tooth row
1. displaced buccally in the toothrow
2. displaced lingually
31. **Crown of P4:**
0. waisted mesiodistally
1. not waisted mesiodistally

- 32. Lingual basin of P4:**
0. reduced
1. lingually extensive
- 33. Mesiolingual tubercle on P4:**
0. present
1. absent
- 34. Mesibuccal lobe of P4:**
0. present
1. absent
- 35. Postparacrista of P4:**
0. faintly curved buccodistally
1. inclined buccodistally
- 36. Crown of M1-2:**
0. waisted mesiodistally
1. not waisted mesiodistally
- 37. Ectoflexus on M1-2:**
0. simple
1. double
- 38. Buccal cingulum on M1-2:**
0. surrounded paracone
1. surrounded both paracone and metacone
2. continuous all along the lingual edge
3. absent
- 39. Mesibuccal notch between the parastyle and precingulum on M1-2:**
0. deep
1. faint or absent
- 40. Centrocristae:**
0. well-developed
1. shorter than lateral cristae (i.e. preparacrista and postmetacrista)
- 41. Position of the mesostyle:**
0. retracted to the buccal edge
1. projected buccally
- 42. Mesostyle:**
0. well developed
1. strongly reduced

- 43. Paraloph on M1-2:**
0. present
1. absent
- 44. Metaloph on M1-2:**
0. present
1. absent
- 45. Protofossa:**
0. extended buccally between paracone and metacone
1. not extended buccally
- 46. Faint hypocone:**
0. present
1. absent
- 47. Extension of the postprotocrista on M1-2:**
0. extends to the postcingulum
1. does not reach nor the postcingulum, neither the lingual cingulum
- 48. Extension of the preprotocrista:**
0. extends to the precingulum
1. does not reach the precingulum
- 49. Prectingulum:**
0. large
1. thin
2. discontinuous
- 50. Postcingulum:**
0. connected to the lingual cingulum
1. not connected to the lingual cingulum
- 51. Extension of the lingual cingulum:**
0. continuous
1. discontinuous
- 52. Lingual cingulum:**
0. thin
1. broad
- 53. Talon of the M1:**
0. well-projected distolingually
1. moderately projected distolingually

- 54. Talon of the M2:**
0. well-projected distolingually
1. moderately projected distolingually
- 55. Metacone on M3:**
0. well-developed
1. strongly reduced
2. absent
- 56. Mesiobuccal notch between the parastyle and precingulum on M3:**
0. deep
1. faint or absent
- 57. Premetacrista on M3:**
0. present
1. absent
- 58. Lingual cingulum on M3:**
0. present
1. absent
- 59. Buccal edge of M3:**
0. straight
1. inflected

Partie 2. Analyse cladistique dans le but de déterminer les relations de parenté chez les Philisidae (cf. Chap. IV, Part. 2)

Table A3.2. Data matrix used in Ravel et al., submitted (cf. Chap. IV, Part 2)

Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Icaronycteris menui</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Archaeonycteris brailloni</i>	?	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0
<i>Palaeochiropteryx tupaiodon</i>	?	?	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Dizzya exsultans</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	?	?	0	1	0	?	1	0	2	0	0	?	?
<i>Witwatia sigei</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	?	1	1	0	0	1	0	1	0	0	?	?
<i>Witwatia schlosseri</i>	0	0	1	1	?	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	0	0	1	1
<i>Witwatia eremicus</i>	?	0	?	?	2	?	?	?	?	1	0	?	?	1	1	0	0	1	1	2	0	?	?	1
<i>Philisis sphingis</i>	0	?	?	?	?	0	1	1	1	1	0	0	?	1	1	0	0	1	1	2	0	0	?	?
<i>Philisis sevketi</i>	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	0	?	?	0	1	0	?	1	1	2	0	0	?	0
<i>Scotophilis libycus</i>	0	?	1	1	?	?	?	?	0	0	1	1	?	0	1	1	1	1	1	2	0	1	?	?
<i>Scotophilus viridis</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Myotis myotis</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	2	0	1	0	0
<i>Myotis capaccinii</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	0	1	0	0
<i>Pipistrellus kuhli</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0
<i>Tadarida aegyptiaca</i>	1	1	1	0	2	1	1	0+1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	1	0	0
<i>Molossus molossus</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	2	1	1	1	0
<i>Natalus tumidirostris</i>	0	1	0	0	?	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0

Taxa	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	
<i>Icaronycteris menui</i>	0+1	0	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Archaeonycteris brailloni</i>	0	0	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?
<i>Palaeochiropteryx tupaiodon</i>	0	0	1	3	1	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	?
<i>Dizzya exsultans</i>	?	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0+1	0+1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	
<i>Witwatia sigei</i>	?	1	0	0	?	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0+1	
<i>Witwatia schlosseri</i>	?	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	
<i>Witwatia eremicus</i>	?	1	0	0	?	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	
<i>Philisis sphingis</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	
<i>Philisis sevketi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Scotophilis libycus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Scotophilus viridis</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	0	0	2	1	1	0	0	1	1	1
<i>Myotis myotis</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	
<i>Myotis capaccinii</i>	0	1	1	?	1	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	2	0	1	0	1	0	1	0+1	
<i>Pipistrellus kuhli</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Tadarida aegyptiaca</i>	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	-	0	1	1	3	0	1	1	1	0	1	1	
<i>Molossus molossus</i>	1	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	-	1	1	1	3	0	1	0	1	1	1	0	
<i>Natalus tumidirostris</i>	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	0	2	0	0	0	1	0	1	?	

CHARACTER DESCRIPTIONS

DENTARY AND LOWER TEETH

1. Position of the lateral mental foramen:

Czaplewski & Morgan (2012) described three character states for the position of the lateral mental foramen (character 40): (0) between the roots of c1 and the most mesially lower premolar; (1) between roots of p2 and next posterior premolar; (2) between roots of the p4. Both first character states are equivalent to state (0) and (1) and the last one does not occur in the sampling taxa.

0. between the roots of c1 and the most mesial lower premolar

1. between the roots of p4 and the previous lower premolar

2. Mesiolingual lobe on c1:

0. absent

1. present

3. Number of lower premolars on each side of jaw:

This character was used by Simmons and Geisler, 1998 (character 20) and Gunnell and Simmons, 2005 (character 22). The authors noted the occurrence of three lower premolars in all primitive bats comprising Icaronycteridae, Archaeonycteridae, Hassianycteridae and Palaeochiropterygidae. Among Vespertilionoidea, some Vespertilioninae, Miniopterinae, some Myotinae and Kerivoulinae have also three lower premolars on each side of jaw.

0. three lower premolars in each side of the jaw

1. two lower premolars on each side of the jaw

4. Roots of p2:

This character was used by Czaplewski & Morgan (2012) (character 18).

0. p2 with two roots

1. p2 with one root

5. Crown of p2:

0. rounded

1. compressed mesiodistally

2. triangular

6. Occlusal outline of p4:

The crown of the p4 is rectangular or molariform in having a distinct talonid distally projected but reduced compared to the molars. In Molossidae and Witwatia schlosseri, p4 have a triangular outline in occlusal view: crown transversally developed, no distally projected talonid but a strong and predominant protoconid closely similar to p2.

0. rectangular

1. triangular

7. **Mesiolingual tubercle on p4:**
Czaplewski & Morgan (2003) described mesiolingual cingular cuspid (character 24).
0. present
1. absent
8. **Distolingual tubercle on p4:**
Czaplewski & Morgan (2003) described mesiolingual cingular cuspid (character 25).
0. present
1. absent
9. **Triangle of the trigonid of m1:**
The triangle is compressed buccally when the distance between the metaconid and the paraconid is less than half of the distance between protoconid and paraconid or metaconid. In opposition, some lower molars have equidistant cuspids of the trigonid or the paraconid, which is strongly projected mesially. In these condition the trigonid is well-opened. Czaplewski & Morgan (2012) used the angle formed between the paracristid and the protocristid of m1(character 13).
0. opened buccally
1. compressed mesiodistally
10. **Triangle of the trigonid of m2:**
This character corresponds to the character 14 from Czaplewski & Morgan, 2012.
0. opened buccally
1. compressed mesiodistally
11. **Distance between paraconid and metaconid on m1:**
0. less than the distance between the metaconid and entoconid
1. greater than the distance between the metaconid and entoconid
12. **Distance between paraconid and metaconid on m2 :**
0. less than the distance between the metaconid and entoconid
1. greater than the distance between the metaconid and entoconid
13. **Distance between paraconid and metaconid on m3 :**
0. less than the distance between the metaconid and entoconid
1. greater than the distance between the metaconid and entoconid
14. **Paraconid of m1-2:**
The paraconid is strongly reduced (i.e., crestiform) in Witwatia, Philisis and Scotophilisis, a notable exception of Dizzya, which have a well-developed paraconid equally in size to the metaconid.
0. equal in size to the metaconid or faintly reduced
1. strongly reduced compared to the metaconid
-

15. Width of the talonid:

The wide of the trigonid corresponds to the distance between the metaconid and the protoconid while the wide of the talonid is the distance between the entoconid and the hypoconid.

- 0. talonid equivalent to trigonid
- 1. talonid wider than the trigonid

16. Cristid obliqua on m1 joins the distal trigonid wall:

- 0. below the notch between protoconid and metaconid
- 1. buccally to the notch between protoconid and metaconid

17. Cristid obliqua on m2 joins the distal trigonid wall:

- 0. below the notch between protoconid and metaconid
- 1. buccally to the notch between protoconid and metaconid

18. Orientation of the postcristid:

The talonid structure is defined by the orientation of the postcristid (Menu & Sigé 1971; Legendre 1984). The nyctalodonty is defined by the junction between hypoconid and hypoconulid by the postcristid while the myotodonty is characterized by the junction of hypoconid and entoconid isolating the hypoconulid. The hypoconid and entoconid are connected by the postcristid in the primitive condition (i.e., necromantodonty). The submyotodonty and subnyctalodonty are variations of myotodonty and nyctalodonty respectively, showing both a short cristid that makes the junction between the hypoconulid and the entoconid.

- 0. oriented toward the hypoconulid
- 1. oriented toward the entoconid

19. Short cristid connecting the hypoconulid to entoconid:

The presence of a short cristid joining the hypoconulid to the entoconid characterized the necromantodonty, submyotodonty and subnyctalodonty.

- 0. present
- 1. absent

20. Position of the hypoconulid:

The hypoconulid located near the mesiodistal midline defines the primitive tribosphenic arrangement of the talonid (i.e., necromantodonty; Menu & Sigé 1971; Simmons and Geisler 1998, Gunnell & Simmons 2005; Maitre et al. 2008). This condition occurs in some primitive bats (e.g. Icaronycteridae, Archaeoncteridae; Menu & Sigé 1971) and archaic representative of modern group (e.g., Palaeophyllophora, Necromantis; Sigé 1978; Beard et al. 1992). In majority of extant insectivorous bats, the hypoconulid is distally adjacent to the entoconid (Menu & Sigé 1973; Legendre 1984).

- 0. hypoconulid in median position
- 1. hypoconulid nearby and distobuccal to the entoconid
- 2. hypoconulid nearby and distolingual as the entoconid

21. Entocristid:

Czaplewski & Morgan (2012) described a polymorphic character (character 11) for the shape of the entocristid.

- 0. straight
- 1. curved

22. Height of the entoconid:

- 0. inferior to the metaconid
- 1. similar or superior to the metaconid

23. Hypoconulid of m3:

This character is similar to character 2 from Czaplewski & Morgan (2003) that concerns directly the reduction of the talonid of m3.

- 0. present
- 1. absent

UPPER TEETH**24. Buccal cingulum of C1:**

The buccal cingulum is named anterolabial cingulum in Fracasso et al. (2011) (character 40).

- 0. well marked
- 1. absent

25. Mesiolingual tubercle on P4:

The presence/absence of the mesiolingual accessory cusp (i.e., protocone) was used by Fracasso et al. (2011) (character 27). The cusp is considered as a development of the cingulum (cingular cusp) in Czaplewski & Morgan (2012) (character 91).

- 0. present
- 1. absent

26. Crown of M1-2:

- 0. waisted mesiodistally
- 1. not waisted mesiodistally

27. Ectoflexus on M1-2:

Fracasso et al. (2011) described the number of folds in the ectoflexus: one or two (character 18). The mesostyle in extant bats sampled is very buccally projected that produced two deep folds on the buccal edge.

- 0. simple
- 1. double

28. Buccal cingulum on M1-2:

- 0. surrounded paracone
- 1. surrounded metacone
- 2. surrounded both paracone and metacone
- 3. continuous all along the lingual edge

- 29. Mesiobuccal notch between the parastyle and precingulum on M1:**
In extant taxa sampling, the distobuccal style of P4 is connected to a deep notch between the parastyle and the precingulum of M1. M1 of Philisidae have no this structure.
0. present
1. absent
- 30. Mesiobuccal notch between the parastyle and precingulum of M2:**
Like the previously character, the metastyle of M1 is connected to a deep notch situated between the parastyle and the precingulum on M2. This structure is absent on M2 of Philisidae.
0. present
1. absent
- 31. Orientation of the premetacrista:**
In Philisidae, The premetacrista is the longest crista of the ectoloph due notably by a distobuccal extension.
0. extended mesiobuccally
1. extended distobuccally
- 32. Stylocone differentiated to the parastyle on the buccal extremity of the preparacrista on M1-2:**
The upper molars of Dizzya and Philisis bear a well-developed stylocone on the buccal extremity of the preparacrista and situated distally to the hook-like parastyle.
0. absent
1. present
- 33. Mesostyle of M1-2:**
This strong diagnostic character of Philisidae is produced by buccal disjunction of the centrocristae (i.e., preparacrista and postmetacrista). Each centrocrista has a more or less developed mesostyle on their buccal extremity. This character is similar to the character 95 from Czaplewski & Morgan (2012).
0. simple
1. double
- 34. Position of the mesostyle:**
0. retracted to the buccal edge
1. projected buccally
- 35. Protofossa:**
The upper molars of Dizzya have a buccally closed protofossa while the centrocristae are not connected.
0. closed
1. opened buccally
-

36. Development of the mesostyles:

Contrary to Dizzya and Philisis, Witwatia has a more developed mesostyle on the buccal extremity of the premetacrista, while the more developed mesostyle is situated on the buccal extremity of the postparacrista in the two other genera.

- 0. mesostyle mesial more developed
- 1. mesostyle distal more developed

37. Paraloph on M1-2:

Czaplewski & Morgan (2012) used a polymorphic character (character 36), which includes both paraloph and metaloph.

- 0. present
- 1. absent

38. Metaloph on M1-2:

This character is similar to the character 38 from Czaplewski & Morgan (2012) and character 751 from Morgan & Czaplewski (2003). Fracasso et al. (2011) described the lingual extremity of the metacingulum (i.e. postcingulum; character 11): toward the postprotocrista; or directed toward the postcingulum or the talon.

- 0. present
- 1. absent

39. Hypocone on M1-2:

Fracasso et al. (2011) used three states to describe the lingual cingulum of M1-2 (character 12) and noted that they are different from character 27 described in Czaplewski et al. (2003) because they included the characters state of lingual cingulum, precingulum and postcingulum. Czaplewski and Morgane (2012) considered several character states for the lingual cingulum (character 93: lingual cingulum absent; weak and limited to the posterior edge of the protocone; weak and connects to hypoconal crests/talon cingulum; weak and interrupted dorsal to the protocone but present anterior to the protocone; complete all the way from the parastyle, around lingual side, around talon, to metastyle).

- 0. absent
- 1. present

40. Extension of the postprotocrista on M1-2:

- 0. extends to the postcingulum
- 1. extends to the lingual cingulum
- 2. does not reach nor the postcingulum, neither the lingual cingulum
- 3. joins the hypocone

41. Lingual cingulum of M1-2:

- 0. thin
- 1. broad

42. Extension of the lingual cingulum:

- 0. continuous
- 1. discontinuous

43. Talon basin on M1-2:

The talon basin is present on upper molar of Witwatia schlosseri and Witwatia eremicus (Gunnell et al., 2008). The talon basin on Tadarida is situated at the distolingual base of the hypocone.

- 0. absent
- 1. present

44. Buccal edge of the M3:

The inclination of the M3 is reduced by the buccal projection of the mesostyle and the distal projection of the metacone (e.g. Dizzya, Philisis, Pipistrellus)

- 0. nearly straight
- 1. folded

45. Length of M3:

The m3 of Philisidae are well-developed longitudinally and contrasts with the transversally development of the M3 of some Molossidae and Vespertilionidae.

- 0. more than the half of M2
- 1. less than the half of M2

46. Protofossa of M3:

- 0. buccally opened
- 1. closed

47. Lingual cingulum on M3:

One of both M3 of Witwatia sigei (i.e. UM/HGL50-345) presents a relatively broad lingual cingulum. Unfortunately the lingual edge of the tooth is broken that can't allow to determinate the shape and the extension of this structure. The other nearly complete tooth UM/HGL50-346 has no lingual cingulum. On other Philisidae the lingual cingulum of M3 is absent.

- 0. present
- 1. absent

Tableau A3.3. Matrice de caractères utilisée pour l'analyse phylogénétique incluant les Hipposideridae et les Rhinolophidae (cf. Chapitre V).

Taxa	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62
<i>Icaronycteris menui</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?
<i>Archaeonycteris brailtoni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0+1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>Palaeochiropteryx tupaiodon</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	?
<i>Vaylatsia frequens</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0+1	0+1	0	0+1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	?
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Hipposideros lankadiva</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	2	1	1	1	0	1
<i>Hipposideros bicolor</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	?	?
<i>Pseudorhinolophus schlosseri</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0+1	0	1	0+1	0	0	0	0+1	0	1	2	0	0	1	1	?
<i>Pseudorhinolophus africanum</i>	?	?	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	?
<i>Pseudorhinolophus bouziguensis</i>	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0+1	0	0	0	0	0	1	2	0	0+1	1	0+1	1
<i>Palaeophyllophora oltina</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	?
<i>Palaeophyllophora ? tunisiensis</i>	?	?	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?
<i>Palaeophyllophora quercyi</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	?
<i>Brachipposideros nooraleebus</i>	1	1	0	1	2	?	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	?	1	1	0	1
<i>Bianfuia shanghuanqensis</i>	0	0	0	0	0	0+1	1	0	1	0+1	0+1	0	0+1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	1	1	?

Taxa	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85
<i>Icaronycteris menui</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Archaeonycteris brailloni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Palaeochiropteryx tupaiodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Vaylatsia frequens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	1	1	1	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	1	1	1	0	1	2	0	?	0	0	0	0	0
<i>Hipposideros lankadiva</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	?	0	0	1	0	1	0	2	0	1	1	1	1	1
<i>Hipposideros bicolor</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudorhinolophus schlosseri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudorhinolophus africanum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudorhinolophus bouziguensis</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1
<i>Palaeophyllophora oltina</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Palaeophyllophora ? tunisiensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Palaeophyllophora quercyi</i>	?	?	1	1	0	0	0	?	?	1	0	0	1	1	?	1	2	0	1	1	0	1	1
<i>Brachipposideros nooraleebus</i>	?	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	1	0	1	?	2	0	0
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Taxa	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105
<i>Icaronycteris menui</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Archaeonycteris brailloni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Palaeochiropteryx tupaiodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Vaylatsia frequens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	0	1	0	0	2	0	1	1	1	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	?	1	0	?	2	0	1	1	1	0	4	0	0	0	0	0	?	0	0	0
<i>Hipposideros lankadiva</i>	4	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Hipposideros bicolor</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudorhinolophus schlosseri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudorhinolophus africanum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudorhinolophus bouziguensis</i>	?	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	?
<i>Palaeophyllophora oltina</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Palaeophyllophora ? tunisiensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Palaeophyllophora quercyi</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	2	1	0	1	?	0	0	?	0	0
<i>Brachipposideros nooraleebus</i>	?	1	?	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bianfuia shanghuangensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

DESCRIPTION DES CARACTÈRES

OS DENTAIRE

1. Processus coronoïde :

0. haut (approximativement deux fois la hauteur de la rangée dentaire)
1. bas

2. **Apex du processus coronoïde :**
 0. arrondi
 1. pointu
3. **Prémolaires inférieures :**
 0. alignées avec l'axe des molaires
 1. oblique par rapport à l'axe des molaires
4. **Hauteur moyenne du ramus horizontal :**
 0. robuste (épaisseur plus importante que la hauteur de la rangée dentaire)
 1. gracile (moins haut que la hauteur de la rangée dentaire)
5. **Angle du processus coronoïde :**
 0. quasi perpendiculaire au ramus horizontal
 1. incliné distalement
6. **Nombre d'incisives inférieures sur chaque mandibule :**
 0. trois incisives inférieures sur chaque mandibule
 1. deux incisives inférieures sur chaque mandibule

DENTURE INFÉRIEURE

7. **Taille relative des incisives inférieures :**
 0. i2 significativement plus large que i1
 1. i1 et i2 de taille équivalente
8. **i1 :**
 0. trilobée
 1. bilobée
9. **Cingulum buccal de c1 :**
 0. bien marqué
 1. très léger ou absent
10. **Tubercule de c1 :**
 0. quasi droit
 1. incliné distalement
11. **Réduction de p2 :**
 0. modérément réduite
 1. très réduite (moins de la moitié de la hauteur de p4)
 2. non réduit (p2 équivaut en largeur la p4)
12. **p3 :**
 0. présente
 1. absente

- 13. Développement de la p3 :**
0. bien développée (plus large que la p2)
1. très réduite (non fonctionnelle)
2. résiduelle
- 14. Nombre de racines à la p3 :**
0. deux
1. une
- 15. Tubercule distolingual sur p4 :**
0. présent
1. absent
- 16. Tubercule mésiolingual sur p4 :**
0. présent
1. absent
- 17. Méplat linguomésial sur p4 :**
0. absent
1. présent
- 18. Bassin du talonide de p4 :**
0. étendu dans le sens mésiodistal
1. très réduit
- 19. Bord buccal de p4 :**
0. non fléchi
1. fléchi
- 20. Triangle du trigonide de m1 :**
0. compressé mésiodistalement
1. ouvert lingualement
- 21. Triangle du trigonide de m2 :**
0. compressé mésiodistalement
1. ouvert lingualement
- 22. Distance entre le paraconide et le métaconide sur m1-2 :**
0. inférieure à la distance entre le métaconide et l'entoconide
1. égale ou supérieure à la distance entre le métaconide et l'entoconide
- 23. Distance entre le paraconide et le métaconide sur m1-2 :**
0. égale ou supérieure à la distance entre le métaconide et l'entoconide
1. inférieure à la distance entre le métaconide et l'entoconide
- 24. Largeur du talonide des m1-2 :**
0. largeur du talonide équivalente à celle du trigonide
-

1. talonide plus large que le trigonide
 2. talonide moins large que le trigonide
- 25. Courte crête connectant l'hypoconulid à l'entoconide :**
0. présente
 1. absente
- 26. Position de l'hypoconulid :**
0. hypoconulide centré entre l'hypoconide et l'entoconide
 1. hypoconulide déplacé lingualement par rapport à l'entoconide
 2. hypoconulide très proche et en position distobuccale par rapport à l'entoconide
- 27. Entocristide :**
0. droite
 1. incurvée
- 28. Largeur du talonide de m3 :**
0. largeur du talonide équivalente à celle du trigonide
 1. talonide moins large que le trigonide

DENTURE SUPÉRIEURE

- 29. Cingulum buccal de C1 :**
0. bien marqué
 1. très léger à absent
- 30. Cuspide accessoire distale sur C1 :**
0. absente
 1. présente
- 31. Tubercle de C1 :**
0. légèrement incliné distalement
 1. fortement inclinée distalement
- 32. Position de P2 :**
0. centrée sur le même axe que la rangée dentaire
 1. déplacée buccalement par rapport à la rangée dentaire
- 33. Couronne de P4 :**
0. non cintrée mésiodistalement
 1. cintrée mésiodistalement
- 34. Bassin lingual de P4 :**
0. réduit
 1. étiré lingualement

- 35. Tubercule mésiolingual sur P4 :**
0. présent
1. absent
- 36. Lobe mésiobuccal sur P4 :**
0. présent
1. absent
- 37. Postparacrista de P4 :**
0. légèrement incurvée buccodistalement
1. franchement inclinée buccodistalement
- 38. Couronne de M1-2 :**
0. cintrée mésiodistalement
1. non cintrée mésiodistalement
- 39. Ectoflexus sur M1-2 :**
0. simple
1. double
- 40. Cingulum buccal de M1-2 :**
0. continu
1. discontinu
2. absent
- 41. Échancrure mésiobuccale entre le parastyle et le précingulum sur M1-2 :**
0. légère ou absente
1. profonde
- 42. Centrocrêtes de l'ectolophe :**
0. très courtes par rapport aux crêtes latérales (c.-à-d. préparacrête et postmétacrête)
1. bien développées
- 43. Position du mésostyle :**
0. en retrait par rapport au bord buccal
1. projeté buccalement
- 44. Mésostyle :**
0. fortement réduit
1. bien développé
- 45. Paralophe sur M1-2 :**
0. présent
1. absent

- 46. Metalophe sur M1-2 :**
0. présent
1. absent
- 47. Protofosse :**
0. étendue entre le paracône et le métacône
1. pas d'extension buccale
- 48. Faint hypoconeHypocône :**
0. absent
1. present
- 49. Extension de la postprotocrête sur M1-2 :**
0. rejoint le postcingulum
1. ne rejoint ni le postcingulum ni le cingulum lingual
2. rejoint le cingulum lingual
- 50. Extension de la préprotocrête :**
0. se connecte au précingulum
1. ne rejoint pas le précingulum
- 51. Précingulum :**
0. large
1. fin
2. discontinu
- 52. Postcingulum :**
0. non connecté au cingulum lingual
1. connecté au cingulum lingual
- 53. Extension du cingulum lingual :**
0. continue
1. discontinue
- 54. Cingulum lingual :**
0. épais
1. fin
- 55. Talon de la M1 :**
0. fortement projeté distolingualement
1. modérément projeté
- 56. Talon de la M2 :**
0. fortement projeté distolingualement
1. modérément projeté (significativement moins étiré que sur M1)

57. **Métacône sur M3 :**
0. bien développé
1. fortement réduit
2. absent
58. **Échancrure mésiobuccale entre le parastyle et le précingulum sur M1-2 :**
0. légère ou absente
1. profonde
59. **Prémétacrête sur M3 :**
0. présente
1. absente
60. **Cingulum lingual de M3 :**
0. présent
1. absent
61. **Bord buccal de M3 :**
0. infléchi
1. rectiligne

CARACTÈRES CRÂNIENS ET POSTCRÂNIENS ISSU DE HAND ET KIRSCH (2003)

62. **Pelvis:**
0. sans foramen postacétabulaire
1. avec foramen postacétabulaire postacetabular foramen
63. **Nombre de phalanges sur les doigts 2-5 :**
0. 3
1. 2
64. **ceinture pectorale :**
0. dernière vertèbre cervicale et première dorsale fusionnées avec les côtes et le sternum
1. modification plus prononcée, dernière vertèbre cervicale et les deux premières dorsales fusionnées avec les côtes et le sternum
2. aucune fusion entre la vertèbre cervicale et les dorsales
65. **Région interorbitaire :**
0. seulement modérément comprimée (largeur supérieure ou égale à la moitié de la largeur du rostre)
1. sensiblement comprimée (largeur inférieure à moitié de la largeur du rostre)
2. très nettement comprimée (largeur très nettement inférieure à la moitié de la largeur du rostre)
3. peu comprimée (largeur supérieure à la moitié de la largeur du rostre)

- 66. Largeur du rostre:**
0. large (supérieure à la moitié de la largeur du mastoïde)
1. étroit (inférieure ou égale à la moitié de la largeur maximal de la boîte crânienne)
- 67. Hauteur du rostre :**
0. approximativement égale à la hauteur de la boîte crânienne (sans la crête sagittale)
1. inférieure à la boîte crânienne mais supérieure à la moitié de la hauteur de la boîte crânienne
2. inférieure ou égale à la moitié de la hauteur de la boîte crânienne
- 68. Degré de la dilatation du rostre :**
0. modéré
1. bas
2. élevé
- 69. Centre du nasal :**
0. pas spécialement dilatée
1. nettement dilatée
- 70. Foramens palatin antérieurs :**
0. fermés latéralement par les maxillaires
1. encerclés par les prémaxillaires
- 71. Prémaxillaires :**
0. pas spécialement épais
1. très épais avec une crête distincte sur la surface dorsale de la ligne de contact
- 72. Forme du palais antéroventral :**
0. V
1. V très ouvert
2. U
- 73. Extension postérieure de la ligne médiane du palais :**
0. postérieure ou au même niveau que la M3
1. antérieure à la M3
- 74. Extension postérieure de la ligne médiane du palais :**
0. postérieure ou égale au niveau de l'incisure postérolatérale du palais
1. antérieure au niveau de l'incisure postérolatérale du palais
- 75. Dépression du frontal :**
0. profonde à nettement visible
1. absente ou peu profonde
-

- 76. Arêtes supraorbitaires :**
0. présentes
1. absentes
- 77. Développement des crêtes supraorbitaires :**
0. faible
1. fort
- 78. Position du foramen infraorbitaire :**
0. dorsale à M1-2
1. dorsale à M2
2. dorsale à M3
- 79. Forme du foramen infraorbitaire :**
0. ronde
1. quasi arrondie
2. allongée
- 80. Taille du foramen lacrimonasale :**
0. petite
1. élargie
- 81. Bordure antéroventrale du plancher orbitaire :**
0. arrondie
1. élevée et forte
- 82. Largeur de l'os zygomatique comparée à la largeur maximum de la boîte crânienne :**
0. inférieure ou égale
1. supérieure
- 83. Hauteur du processus zygomatique :**
0. bas
1. de hauteur modérée
2. très haut
- 84. Crête sagittale :**
0. basse
1. haute
- 85. Crête sagittale :**
0. incomplète
1. complète
- 86. Pont sphéno-orbitaire :**
0. comprimé (largeur postérieure au processus ptérygoïde équivalente aux trois quarts de la largeur antérieure)
1. large (les marges latérales postérieures au processus ptérygoïdes sont parallèles)
-

2. très comprimé (largeur postérieure au processus ptérygoïde équivalente à la moitié de la largeur antérieure)
 3. considérablement comprimé (largeur postérieure au processus ptérygoïde nettement inférieure à la moitié de la largeur antérieure) constricted
 4. aucune compression
- 87. Fissure sphénoorbitaire :**
0. fissure et foramen optique petits, jumelés
 1. fissure allongée
- 88. Extension postérieure de la fissure sphénoorbitaire :**
0. au niveau de la fosse glénoïde
 1. antérieure à la fosse glénoïde
- 89. Foramen optique :**
0. complètement séparé de la fissure sphénoorbitaire par une barre osseuse
 1. pas complètement séparé
 2. confluent avec la fissure sphénoorbitaire
- 90. Voûte mésoptérygoïde :**
0. sans rainure
 1. avec une rainure ouverte sur la dépression du basisphénoïde
 2. avec une profonde et large rainure se terminant en une excavation antérieure au basisphénoïde (sans dépression)
- 91. Saillie du vomer postérieure au palais :**
0. discrète
 1. bien visible
- 92. Position du processus crochu du sphénoïde :**
0. au tiers médian du pont sphénoïdal middle
 1. postérieure au tiers
 2. au milieu ou postérieure au tiers
 3. antérieure au tiers
- 93. Fosse glénoïde :**
0. arrondie
 1. large (significativement plus large que long)
- 94. Dépression du basisphénoïde :**
0. présente
 1. absente
- 95. Forme du basisphénoïde :**
0. longue et large
 1. losangique
 2. extrêmement courte
-

- 96. Petrosal expansion Expansion du pétrosal :**
- 0. largeur de la cavité périorique égale à 6 fois la distance interpériorique (largeur du basioccipital)
 - 1. 1 à 3 fois
 - 2. 4 fois
 - 3. 5 fois
 - 4. 8 fois
- 97. Position du foramen oval au niveau :**
- 0. antérieur à la zone médiane de la fosse glénoïde
 - 1. postérieur à la zone médiane de la fosse glénoïde
- 98. Taille du foramen oval :**
- 0. inférieure à la moitié de la surface du glénoïde
 - 1. égale à la moitié ou au deux tiers de la surface du glénoïde
 - 2. supérieure au deux tiers de la surface du glénoïde
- 99. Foramen accessoire au foramen oval (?suboval) :**
- 0. absent
 - 1. présent
- 100. Processus paroccipital :**
- 0. mince
 - 1. large, étendu latéralement
- 101. Longueur relative de l'inflation rostrale :**
- 0. supérieure à la moitié de la longueur du rostre
 - 1. inférieur ou égale à la moitié de la longueur du rostre (longueur du rostre = de l'alvéole de la canine jusqu'à la largeur minimum interorbitaire)
- 102. Barre antéorbitaire :**
- 0. peu ou pas réduite
 - 1. nettement réduite
 - 2. absente
- 103. Fosse latéroventrale :**
- 0. présente
 - 1. réduite ou absente
- 104. Longueur relative du rostre :**
- 0. égale ou supérieure à la moitié de la longueur de la boîte crânienne
 - 1. inférieure à la moitié de la longueur de la boîte crânienne
- 105. Dilatation du rostre :**
- 0. quadrant postérolatéral pas spécialement dilaté
 - 1. quadrant postérolatéral très largement dilaté

Partie 4. Analyse cladistique dans le but de déterminer les positions phylogénétiques des Emballonuridae et Nycteridae de Chambi (cf. Chap. V)

Tableau A3.4. Matrice de caractères utilisée pour l'analyse phylogénétique incluant les Nycteridae et Emballonuridae (cf. Chapitre V).

Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Icaronycteris menui</i>	?	?	1	?	0	0	?	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Archaeonycteris brailloni</i>	?	?	?	?	?	0	?	?	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Palaeochiropteryx tupaiodon</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Nycteris grandis</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	-	-	1	2	1	1	1	0	1	1
<i>Nycteris gambiensis</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	-	-	1	2	1	1	1	0	0	1
<i>Chibanycteris herberti</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?
<i>Khoufechia gunnelli</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Dhofarella thaleri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	1	0	0	?	0
<i>Vespertiliavus wingei</i>	0	0	1	1	0	0	?	?	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	?	?	?	0	0	1	1	0	1	1	0
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	0	1	1	0
<i>Tachyptereron franzeni</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	?	?	?
<i>Emballonura atrata</i>	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1	0	1	1	0
<i>Taphozous melanopogon</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	-	-	0	0	1	1	0	0	1	1
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	1
<i>Chambinycteris pusilli</i>	0	1	1	0	1	0	?	?	1	0	1	?	0	?	?	?	?	?	0	?	1	?
<i>Vespertiliavus schlosseri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1	?	?	0+1	0	0	1	0	1	1	0
<i>Vespertiliavus gracilis</i>	?	?	?	?	0	0	?	?	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0

Taxa	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
<i>Icaronycteris menui</i>	0	0	2	2	0	0	0+1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	2	0	1	0	1
<i>Archaeonycteris brailloni</i>	0	0	2	2	0	0	0+1	0	?	?	0	1	0+1	?	1	2	0	2	0	1	0	1
<i>Palaeochiropteryx tupaiodon</i>	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	1	0	1
<i>Nycteris grandis</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	2	0	0	2	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Nycteris gambiensis</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	2	0	2	1	0	0	1	1	0
<i>Chibanycteris herberti</i>	?	1	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	0	0
<i>Khoufechia gunnelli</i>	1	0	2	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	?	0	2	1	0	0	1	1	0
<i>Dhofarella thaleri</i>	?	?	0	0	1	0	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1	0
<i>Vespertiliavus wingei</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	?	?	?	?	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	0	?	0	0	0	0	2	0	?	?	1	1	0	?	1	1	1	0+1	1	0	1	0
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	0	0	0	0	1	0	2	0	1	1	0	1	0	?	1	0+1	1	1	1	0	1	0
<i>Tachyptereron franzeni</i>	?	?	0	?	?	?	2	0	1	0	1	?	1	1	1	0	0	1	1	0	1	?
<i>Emballonura atrata</i>	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>Taphozous melanopogon</i>	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	0	0	0	2	0	1	2	0+1	1	0	0	1	0	?	?	?	?	0+1	1	0	1	0
<i>Chambinycteris pusilli</i>	0	?	0	2	0	0	2	0	?	?	0	1	1	0	1	?	?	0	1	0	1	0
<i>Vespertiliavus schlosseri</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	?	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Vespertiliavus gracilis</i>	0	0	0	0	1	0	2	0	1	1	1	1	0	?	1	1	1	1	1	0	1	0

Tableau A3.4. Matrice de caractères utilisée pour l'analyse phylogénétique incluant les Nycteridae et Emballonuridae (cf. Chapitre V).

Taxa	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
<i>Icaronycteris menui</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	2	0	1	0	0	1	0	0
<i>Archaeonycteris brailloni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	2	0	1	0	?	?	?	?
<i>Palaeochiropteryx tupaiodon</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	2	0	1	0	0	0	0	0
<i>Nycteris grandis</i>	1	0	1	1	1	1	1	2	1	1	0	1	2	0	0	0	1	1	2	1	0
<i>Nycteris gambiensis</i>	1	0	1	1	1	1	1	2	1	1	0	1	2	0	0	0	1	1	2	1	0
<i>Chibanycteris herberti</i>	1	?	1	1	1	1	1	2	1	1	0	1	2	0	0	0	0	?	?	?	?
<i>Khoufechia gunnelli</i>	1	0	0+1	1	1	1	0	2	1	1	0	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0
<i>Dhofarella thaleri</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0	0	?	?	?	?
<i>Vespertiliavus wingei</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Vespertiliavus ? aenigma</i>	0	0	1	1	0	1	0	0+1	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Vespertiliavus kasserinensis</i>	?	0+1	0+1	0+1	0	1	0	1	0	0	1	0	1+2	1	1	0	0	0	1	1	0
<i>Tachypteron franzeni</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Emballonura atrata</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0
<i>Taphozous melanopogon</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>	1	0+1	0+1	1	0	1	0	2	0	0	1	1	1+2	0+1	0	1	0+1	?	?	?	?
<i>Chambinycteris pusilli</i>	1	0	0	1	1	1	0	2	0	1	0	1	1	2	0	1	0	?	?	?	?
<i>Vespertiliavus schlosseri</i>	1	0	1	1	0+1	1	0	1+2	0	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Vespertiliavus gracilis</i>	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	0

DESCRIPTION DES CARACTERES

OS DENTAIRE

1. **Processus coronoïde :**
 0. haut (environ deux fois la hauteur de la rangée dentaire)
 1. bas
2. **Apex du processus coronoïde :**
 0. pointu
 1. arrondi
3. **Ramus horizontal :**
 0. gracile (moins élevé que la hauteur des molaires)
 1. robuste (hauteur supérieure à celle des molaire)
4. **Branche montante du processus coronoïde :**
 0. quasi perpendiculaire au ramus horizontal
 1. incliné distalement
5. **Nombre d'incisives inférieures :**
 0. trois incisives sur chaque mandibule
 1. deux incisives sur chaque mandibule

6. Nombre de prémolaires inférieures sur chaque mandibule :

- 0. trois prémolaires sur chaque mandibule
- 1. deux prémolaires sur chaque mandibule

DENTURE INFÉRIEURE**7. Incisives inférieures :**

- 0. bilobées
- 1. trilobées

8. Taille relative des incisives inférieures :

- 0. incisives de taille équivalente
- 1. i3 est la plus large des incisives inférieures
- 2. i1 est la plus large des incisives inférieures

9. Cingulum buccal de c1 :

- 0. bien individualisé et continu
- 1. très fin voir absent

10. Tubercule de c1 :

- 0. droite
- 1. recourbé distalement

11. Bassin distal de c1 :

- 0. étendu distalement
- 1. réduit

12. p2 :

- 0. réduite
- 1. non réduite (taille équivalente à p4)

13. p3 :

- 0. uniradiculée
- 1. biradiculée

14. Couronne de p3 :

- 0. bien développée
- 1. très réduite

15. Développement de la p4 :

- 0. bien développé (taille supérieure à la prémolaire antérieure, munie d'un protoconide et d'un talonide)
- 1. réduite (taille inférieure à la prémolaire antérieure)

- 16. Talonide sur p4 :**
0. étendu distalement
1. réduit
2. absent
- 17. Paraconide sur p4 :**
0. présent
1. absent
- 18. Métaconide sur p4 :**
0. présent
1. absent
- 19. Cuspides du trigonide :**
0. hautes et bien individualisées
1. peu élevées
- 20. Triangle du trigonide de m1 :**
0. ouvert lingualement
1. compressé mésiodistalement
- 21. Triangle du trigonide de m2 :**
0. ouvert lingualement
1. comprimé mésiodistalement
- 22. Distance entre le paraconide et le métaconide sur m1 :**
0. inférieure à la distance entre le métaconide et l'entoconide
1. supérieure ou égale à la distance entre le métaconide et l'entoconide
- 23. Distance entre le paraconide et le métaconide sur m2 :**
0. inférieure à la distance entre le métaconide et l'entoconide
1. supérieure ou égale à la distance entre le métaconide et l'entoconide
- 24. Distance entre le paraconide et le métaconide sur m3 :**
0. inférieure à la distance entre le métaconide et l'entoconide
1. supérieure ou égale à la distance entre le métaconide et l'entoconide
- 25. Largeur du trigonide :**
0. inférieure à celle du talonide
1. supérieure à celle du talonide
2. équivalente à la largeur du talonide
- 26. Entoconide :**
0. haut et incliné distalement
1. absent à très réduit
-

- 2. modéré et droit
- 27. **Entocristide de m1-2 :**
 - 0. rectiligne en vue occlusale
 - 1. sinueuse en vue occlusale
- 28. **Orientation de la cristide oblique :**
 - 0. rejoignant la paroi distale du trigonide au niveau de la jonction entre la métacristide et la postprotocristide
 - 1. rejoignant la paroi distale du trigonide à un niveau plus lingual que la jonction entre la métacristide et la postprotocristide
- 29. **Position de l'hypoconulide :**
 - 0. hypoconulide en position médiane et distale entre l'entoconide et l'hypoconide
 - 1. éloignée et légèrement plus buccale que l'entoconide
 - 2. très proche et distale à l'entoconide
- 30. **Postcristide :**
 - 0. rectiligne
 - 1. incurvée distalement
- 31. **Largeur du talonide de m3 :**
 - 0. équivalente à la largeur du trigonide
 - 1. inférieure à celle du trigonide
- 32. **Hypoconulide sur m3 :**
 - 0. présent
 - 1. absent

DENTURE SUPÉRIEURE

- 33. **Cingulum buccal sur C1 :**
 - 0. présent
 - 1. absent
 - 2. très fin et discontinu
- 34. **Cingulum lingual de C1 :**
 - 0. fortement incurvé
 - 1. quasi rectiligne
- 35. **Ressaut postérieure du cingulum sur C1 :**
 - 0. présent
 - 1. absent

36. Nombre de prémolaires supérieures sur chaque mandibule :

- 0. trois prémolaires supérieures
- 1. deux prémolaires supérieures
- 2. une seule prémolaire supérieure

37. Bassin du talon de P4 :

- 0. étiré lingualement
- 1. comprimé buccolingualement

38. Couronne de P4 :

- 0. munie d'un lobe buccomésial prononcé
- 1. sans lobe buccomésial
- 2. munie d'un faible lobe buccomésial

39. Tubercule mésiolinguale sur P4 :

- 0. présent
- 1. absent

40. Ectoflexus :

- 0. double
- 1. simple et antérieure au mésostyle
- 2. simple et central

41. Dissymétrie des « V » de l'ectolophe :

- 0. faible
- 1. prononcée

42. Inclinaison du bord buccal de M1 :

- 0. forte
- 1. faible

43. Position du mésostyle :

- 0. en retrait par rapport au bord buccal
- 1. projeté sur le bord buccal

44. Cingulum buccal de M1-2 :

- 0. discontinu le long de la bordure buccale
- 1. continu le long de la bordure buccale

45. Cingulum buccal au niveau du mésostyle :

- 0. présent
- 1. absent

- 46. Parastyle de M1 :**
0. connecté à la préparacrête
1. isolé
- 47. Paralophe :**
0. présent
1. absent
- 48. Métalophe :**
0. présent
1. absent
- 49. Précingulum :**
0. large
1. très fin à absent
- 50. Postcingulum :**
0. large
1. fin
- 51. Protocône :**
0. bien développé (volume supérieur au métacône et au paracône)
1. réduit (volume égal ou inférieur au métacône et au paracône)
- 52. Extension de la postprotocrête :**
0. rejoint le postcingulum
1. rejoint le cingulum lingual ou l'hypocône
2. ne rejoint aucune autre structure
- 53. Orientation de la préprotocrête :**
0. se connecte au précingulum
1. rejoint la base du paracône
- 54. Protofosse :**
0. étendue selon l'axe mésiodistal
1. courte
- 55. Ouverture distale de la protofosse :**
0. protofosse cloturée distalement par la postprotocrête
1. protofosse ouverte
- 56. Niveau de la protofosse :**
0. basse et s'ouvrant sur le bassin du talon
1. haute et sans connection franche avec le bassin du talon

57. **Hypocône :**
0. présent et bien développé
1. présent mais succinct
2. absent
58. **Aplanissement distal du talon :**
0. fort
1. faible
2. absent
59. **Bordure distale du talon :**
0. arrondie
1. munie d'un lobe distolingual
60. **Orientation du talon :**
0. distale
1. linguodistale
61. **Cingulum lingual :**
0. épais
1. fin
62. **Développement de M3 :**
0. fort (plus de la moitié de la largeur de la M2)
1. faible (moins de la moitié de la largeur de M2)
63. **Métacône de M3 :**
0. petit
1. bien développé (de volume équivalent au paracône)
2. absent
64. **Cingulum lingual de M3 :**
0. présent
1. absent
65. **Prémétacrête sur M3 :**
0. présente
1. absent

Annexe 4 :

**Matériel de comparaison de la collection du M.N.H.N
(moulages réalisés)**

Tableau A4. Matériel de comparaison recueilli dans la collection de chiroptères du Muséum National d'Histoire Naturelle (M.N.H.N.) par la réalisation de moulages**MEGACHIROPTERA**

n°	Genre	Espèce	Super-Famille	Famille	Sous-famille	Localisation	Référence collection	sexe	Remarques
1	<i>Cynopterus</i>	<i>sphinx</i>	Megachiroptera	Pteropodidae	Pteropodinae	Inde	CG.1985-1685	M	
2	<i>Eidolon</i>	<i>helvum</i>	Megachiroptera	Pteropodidae	Pteropodinae	Mauritanie	CG.1997-2165	F	on retrouve certaines fois le nom <i>Eidolon</i>
3	<i>Epomops</i>	<i>franqueti</i>	Megachiroptera	Pteropodidae	Pteropodinae	Cameroun	CG.1983-1168	F	
4	<i>Lissonycteris</i>	<i>arge</i>	Megachiroptera	Pteropodidae	?	Guinée	CG.1985-1602	M	
5	<i>Megaloglossus</i>	<i>sp.</i>	Megachiroptera	Pteropodidae	Macroglossinae	Gabon	CG.1983-1491		
6	<i>Micropteropus</i>	<i>sp.</i>	Megachiroptera	Pteropodidae	Pteropodinae	Côte d'Ivoire	CG.1983-1096		

MICROCHIROPTERA

n°	Genre	Espèce	Super-Famille	Famille	Sous-famille	Localisation	Référence collection	sexe	Remarques
7	<i>Hipposideros</i>	<i>tridens</i>	Rhinolophoidea	Hipposideridae		?	A.6864		
8	<i>Triadenops</i>	<i>rufus</i>	Rhinolophoidea	Hipposideridae		Madagascar	CG.1996-353		
9	<i>Triadenops</i>	<i>furculus</i>	Rhinolophoidea	Hipposideridae		Madagascar	CG.1996-352	F?	
10	<i>Lavia</i>	<i>frons</i>	Rhinolophoidea	Megadermatidae		Tchad	CG.1962-1094	M	
11	<i>Megaderma</i>	<i>lyra</i>	Rhinolophoidea	Megadermatidae		Inde	CG.1985-1413		
12	<i>Megaderma</i>	<i>spasma</i>	Rhinolophoidea	Megadermatidae		Bornéo	CG.1975-539	F	
13	<i>Nycteris</i>	<i>nana</i>	Emballonuroidea	Nycteridae		Côte d'Ivoire	CG.1985-1719	M	
14	<i>Nycteris</i>	<i>thebaica</i>	Emballonuroidea	Nycteridae		?	CG.1897-1525		
15	<i>Nycteris</i>	<i>gambiensis</i>	Emballonuroidea	Nycteridae		Sénégal	CG.1977-611	F	
16	<i>Nycteris</i>	<i>grandis</i>	Emballonuroidea	Nycteridae		Gabon	CG.1985-316	M	
17	<i>Nycteris</i>	<i>arge</i>	Emballonuroidea	Nycteridae		Guinée	CG.1985-1145	M	
155	<i>Nycteris</i>	<i>macrotis</i>	Emballonuroidea	Nycteridae		R.C.A	CG.200-859	F	
19	<i>Peropteryx</i>	<i>macrotis</i>	Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	Pérou	CG.1952-849	M	
20	<i>Rhynchiscus</i>	<i>naso</i>	Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	Mandir	CG.1948-408	M	
21	<i>Rhynchonycteris</i>	<i>naso</i>	Emballonuroidea	Emballonuridae		Guyane française	CG.1976-36	F	
22	<i>Saccolaimus</i>	<i>peli</i>	Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	Côte d'Ivoire	CG.1985-1728	F	
23	<i>Saccopteryx</i>	<i>lentura</i>	Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	Equateur	CG.1957-147	M	
24	<i>Saccopteryx</i>	<i>bilineata</i>	Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	Amérique du Sud	CG.1977-352	M	
25	<i>Saccopteryx</i>	<i>bilinata</i>	Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	Amérique du Sud	CG.1986-571	F	
27	<i>Taphozous</i>	<i>mauritanus</i>	Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	?	CG.1882-1165	M	
28	<i>Taphozous</i>	<i>melanopogon</i>	Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	Inde	CG.1975-1968	F	
154	<i>Diclidurus</i>	<i>albus</i>	Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	Brésil	CG.2007-82		
156	<i>Diclidurus</i>	<i>sp.</i>	Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	?	CG.1903		
158	<i>Emballonura</i>	<i>atrata</i>	Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	Madagascar	CG.1996-360	M	
159	<i>Cormura</i>	<i>brevirostris</i>	Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	Guyane française	CG.1995-824	F	

Tableau A4. Matériel de comparaison recueilli dans la collection de chiroptères du Muséum National d'Histoire Naturelle (M.N.H.N.) par la réalisation de moulages référencés (n°)

n°	Genre	Espèce	Super-Famille	Famille	Sous-famille	Localisation	Référence collection	sexe	Remarques
29	<i>Mormoops</i>	<i>blainv.</i>	Noctilionoidea	Mormoopidae		Cuba	CG.1875-87		
30	<i>Mormoops</i>	<i>megalophylla</i>	Noctilionoidea	Mormoopidae			CG.1953-310a	M	
31	<i>Pteronotus</i>	<i>parmeli</i>	Noctilionoidea	Mormoopidae		Guyane française	CG.2001-1949	F	
32	<i>Pteronotus</i>	<i>davyi</i>	Noctilionoidea	Mormoopidae		?	CG.1962-2638		
33	<i>Noctilio</i>	<i>labialis</i>	Noctilionoidea	Noctilionidae		?	CG.1952-840	F	
34	<i>Noctilio</i>	<i>leporinus</i>	Noctilionoidea	Noctilionidae		Vénézuela	CG.1898-1774	F	
35	<i>Diphylla</i>	<i>caudata</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Desmodontinae	Brésil	CG.1993-1717	M	
36	<i>Anoura</i>	<i>geoffroyi</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	Colombie	CG.1918-20-1		
37	<i>Anoura</i>	<i>caudiferi</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	Brésil	CG.1906-92		
38	<i>Chaeroniscus</i>	<i>intermedius</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	Guyane française	CG.1996-203	F	peut être synonyme de <i>Chaeronycteris</i>
39	<i>Glossophaga</i>	<i>longirostris</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	Vénézuela	CG.1988-76	M	
40	<i>Glossophaga</i>	<i>saricina</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	Guyane française	CG.1903-25	M	
41	<i>Leptonycteris</i>	<i>nivalis</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	Mexique	CG.1895-31	F	
42	<i>Lichonycteris</i>	<i>obscura</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	Guyane française	CG.1996-206	M	
43	<i>Lonchophylla</i>	<i>thomasi</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	Guyane française	CG.1975-18	F	
44	<i>Monophyllus</i>	<i>redmani</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	Cuba	CG.1906-91	M	
45	<i>Carollia</i>	<i>castanea</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Hemiderminae	Mendir	CG.1986-566	F	genre synonyme de <i>Hemiderma</i>
46	<i>Carollia</i>	<i>perspicillata</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Hemiderminae	Guyane française	CG.1975-71	M	genre synonyme de <i>Hemiderma</i>
47	<i>Carollia</i>	<i>castanea</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Hemiderminae	Guyane française	CG.1976-57	M	genre synonyme de <i>Hemiderma</i>
48	<i>Hemiderma</i>	<i>brevicauda</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Hemiderminae	Brésil	CG.1850-268-C		synonyme du genre <i>Carollia</i>
49	<i>Hemiderma</i>	<i>perspicillata</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Hemiderminae	Equateur	CG.1926-97		synonyme du genre <i>Carollia</i>
50	<i>Rhinophylla</i>	<i>pumilio</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Hemiderminae	Guyane française	CG.1975-73	F	
51	<i>Lonchorhina</i>	<i>aurita</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	Vénézuela	CG.1906-89	M	
52	<i>Macrotus</i>	<i>waterhousii</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	U.S.A	CG.1953-304	F	
53	<i>Micronycteris</i>	<i>megalogotis</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	?	CG.1953-309	F	
54	<i>Micronycteris</i>	<i>nicefori</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	Guyane française	CG.1995-815	F	
55	<i>Micronycteris</i>	<i>microtis</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	Guyane française	CG.1995-812	M	
56	<i>Mimon</i>	<i>benetti</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	Guyane française	CG.1975-68	M	
57	<i>Mimon</i>	<i>crenulatum</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	Guyane française	CG.1902-35	F	
58	<i>Phyllostoma</i>	<i>stenops</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	Guyane française	CG.1976-51	F	
59	<i>Phyllostoma</i>	<i>hostatum</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	Equateur	CG.1957-152 B	F	<i>Phyllostoma</i> est synonyme de <i>Phyllostomus</i>
60	<i>Phyllostomus</i>	<i>elongatus</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	Guyane française	CG.1975-11	M	

Tableau A4. Matériel de comparaison recueilli dans la collection de chiroptères du Muséum d'Histoire naturel (M.N.H.N) par la réalisation de moulages référencés (n°)

n°	Genre	Espèce	Super-Famille	Famille	Sous-famille	Localisation	Référence collection	sexe	Remarques
61	<i>Phyllostomus</i>	<i>discolor</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	Guyane française	CG.1995-1080	F	
62	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	Guyane française	CG.1995-106	F	
63	<i>Tonatia</i>	<i>braziliense</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	Vénézuéla	CG.1906-90	F	
64	<i>Tonatia</i>	<i>silvicola</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	Equateur	CG.1957-151	F	
65	<i>Trachops</i>	<i>cirrhosus</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	?	CG.1962-2650		
66	<i>Ametrida</i>	<i>centurio</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Cuba	CG.1917-53	M	
67	<i>Artibeus</i>	<i>planirostris</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Guyane française	CG.2004-336	F	
68	<i>Artibeus</i>	<i>amplus</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Colombie	CG.1932-54		
69	<i>Artibeus</i>	<i>cinereus</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Guyane française	CG.1976-25	F	
70	<i>Artibeus</i>	<i>glaucus</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Guyane française	CG.1975-70	M	
71	<i>Artibeus</i>	<i>litaratus</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Equateur	CG.2003-206		
72	<i>Brachyphylla</i>	<i>cavernarum</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Guadeloupe	CG.2001-2245		
73	<i>Centurio</i>	<i>cenex</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	?	CG.1962-2639		
74	<i>Chiroderma</i>	<i>villosum</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Asie	CG.1962-2641		
75	<i>Mesophylla</i>	<i>macconelli</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Guyane française	CG.1975-40	F	
76	<i>Platyrrhinus</i>	<i>dorsalis</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Vénézuéla	CG.1988-80	M	synonyme de <i>Vampyrops</i>
77	<i>Platyrrhinus</i>	<i>infuscus</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Equateur	CG.1932-2971	F	
78	<i>Platyrrhinus</i>	<i>brachycephalus</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Europe	CG.1983-2035		
79	<i>Platyrrhinus</i>	<i>helleri</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Guyane française	CG.1983-2226	F	
80	<i>Sphaeronycteris</i>	<i>taxophyllum</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Vénézuéla	CG.1984-692	F	
81	<i>Stenoderma</i>	<i>ornatum</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	?	CG.1903-21AC		
82	<i>Uroderma</i>	<i>bilobatum</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Guyane française	CG.1976-295	M	
83	<i>Vampyressa</i>	<i>pusilla</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	?	CG.1983-2192	M	
84	<i>Vampyroides</i>	<i>caraccidi</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Mexique	CG.1869-147	M	
85	<i>Vampyroides</i>	<i>caradicii</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Guyane française	CG.1975-39	F	
86	<i>Vampyrops</i>	<i>lineatus</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	?	CG.1903-27AC		
87	<i>Sturnira</i>	<i>tildae</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Sturnirinae	Guyane française	CG.1976-26	M	
88	<i>Sturnira</i>	<i>lilium</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Sturnirinae	Argentine	CG.1911-608(1)	F	
89	<i>Sturnira</i>	<i>thomasi</i>	Noctilionoidea	Phyllostomidae	Sturnirinae	Guadeloupe	CG.2001-1858	M	
133	<i>Pygoderma</i>	<i>bilabiatum</i>	Vespertilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Brésil	CG.1962-2840		
134	<i>Pygoderma</i>	<i>bilabiatum</i>	Vespertilionoidea	Phyllostomidae	Stenoderminae	Brésil	CG.2003-717		
90	<i>Rhinopoma</i>	<i>macrophyllum</i>	Noctilionoidea	Rhinopomatidae		Inde	CG.1985-1965		
91	<i>Furipterus</i>	<i>horrens</i>	tilionoidea ou Nataloi	Furipteridae		Guyane française	CG.1902-38B		

Tableau A4. Matériel de comparaison recueilli dans les collections de chiroptères du M.N.H.N. par la réalisation de moulages référencés (n°)

n°	Genre	Espèce	Super-Famille	Famille	Sous-famille	Localisation	Référence collection	sexe	Remarques
92	<i>Myzopoda</i>	<i>aurita</i>	tilionoidea ou Nataloi	Myzopodidae		Madagascar	CG.1947-292	F	
93	<i>Thyroptera</i>	<i>tricolor</i>	tilionoidea ou Nataloi	Thyropteridae		Guyane française	CG.1996-201	M	
94	<i>Natalus</i>	<i>tumidiforme</i>	idea ou Vespertilion	Natalidae		Bahamas	CG.1913-734		
95	<i>Antrozous</i>	<i>pullidus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Nyctophilinae	Californie	CG.1939-1116	F	
96	<i>Barbastella</i>	<i>barbastellus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Suisse	CG.1962-1754	M	
97	<i>Chalinolobus</i>	<i>picatus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Australie	CG.2004-1267	M	
98	<i>Chalinolobus</i>	<i>variegatus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	?	CG.1983-1920		
99	<i>Eptesicus</i>	<i>fuscus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Mexique	CG.1898-1070	F	
100	<i>Eptesicus</i>	<i>brasiliensis</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Equateur	CG.1984-1944	F	
101	<i>Eptesicus</i>	<i>isabellin</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Maroc	CG.1985-1983		
102	<i>Eptesicus</i>	<i>serotinus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	France	CG.2006-219		
103	<i>Eptesicus</i>	<i>guineensis</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Congo	CG.1985-953	M	
104	<i>Eptesicus</i>	<i>tenuifrons</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	R.C.A	CG.1977-560	M	
105	<i>Eptesicus</i>	<i>pusillus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Madagascar	CG.1985-414	F	
106	<i>Eptesicus</i>	<i>capensis</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Afrique du sud	CG.1889-473	M	
107	<i>Eptesicus</i>	<i>rendalli</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	R.C.A	CG.1985-1048	F	
108	<i>Glischropus</i>	<i>tylopus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Malaisie	CG.1983-1681	M	
109	<i>Harpiocephalus</i>	<i>harpioccephalus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Murininae	Indonésie	CG.1880-744		
110	<i>Hesperoptenus</i>	<i>thick</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	?	CG.1985-1924	F	
111	<i>Histiotus</i>	<i>montanus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Vénézuëla-Colombie	CG.1904-1179	F	
112	<i>Kerivoula</i>	<i>phalaena</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Kerivoulinae	Congo	CG.1984-1393		
113	<i>Kerivoula</i>	<i>lanosa</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Kerivoulinae	Afrique orientale	CG.1895-401		
114	<i>Kerivoula</i>	<i>harrissoni</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Kerivoulinae	Gabon	CG.1985-1919		
115	<i>Lasiurus</i>	<i>brachiotis</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Galapagos	CG.1985-1984		
116	<i>Lasiurus</i>	<i>intermedius</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	?	CG.1983-2283		
117	<i>Mimetillus</i>	<i>moloneyi</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	R.C.A	CG.1984-295		
118	<i>Miniopterus</i>	<i>australis</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Miniopterinae	Vanuatu	CG.1983-1431	M	
119	<i>Miniopterus</i>	<i>minor</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Miniopterinae	Madagascar	CG.1984-1099	F	
120	<i>Miniopterus</i>	<i>inflatus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Miniopterinae	R.C.A	CG.1984-652	M	
121	<i>Miniopterus</i>	<i>pusillus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Miniopterinae	Nouvelle Calédonie	CG.2006-105	M	
122	<i>Nyctalus</i>	<i>lasiotus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	France	CG.1981-13		

Tableau A4. Matériel de comparaison recueilli dans les collections de chiroptères du M.N.H.N. par la réalisation de moulages référencés (n°)

n°	Genre	Espèce	Super-Famille	Famille	Sous-famille	Localisation	Référence collection	sexe	Remarques
123	<i>Nyctalus</i>	<i>leisteri</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	?	CG.2003-297		
124	<i>Nyctalus</i>	<i>stenopterus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Bornéo	CG.1983-1430	M	
125	<i>Nyctalus</i>	<i>noctula</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	France	CG.1983-2286	M	
126	<i>Nyctophilus</i>	<i>timoriensis</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Nyctophilinae	Australie	CG.2004-1268	F	
127	<i>Otonycteris</i>	<i>heme.</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Algérie	CG.1985-1923	F	
128	<i>Pachyotus</i>	<i>kuhlui</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Inde	CG.1961-971		
129	<i>Plecotus</i>	<i>rafinesquii</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	U.S.A	CG.1958-137	F	
130	<i>Plecotus</i>	<i>mexicanus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Mexique	CG.1995-289	M	
131	<i>Plecotus</i>	<i>auritus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	France	CG.2004-1432	F	
132	<i>Plecotus</i>	<i>austriacus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	France	CG.1963-874	M	
135	<i>Rhogeessa</i>	<i>parvula</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Mexique	CG.2004-1270	M	
136	<i>Rhogeessa</i>	<i>alleni</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Mexique	CG.2004-1269	F	
137	<i>Rhogeessa</i>	<i>tumida</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Guatemala	CG.1869-144	M	
138	<i>Scotoecus</i>	<i>hindei</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Tanzanie	CG.1885-178		
139	<i>Scotoecus</i>	<i>hirundo</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Kenya	CG.2004-1273	F	
140	<i>Scotophilus</i>	<i>borboni</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Madagascar	CG.1976-420	F	
141	<i>Scotophilus</i>	<i>nigrita</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	R.C.A	CG.1985-347	F	
142	<i>Scotophilus</i>	<i>leucogaster</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Burkina Faso	CG.1998-1071	F	
143	<i>Scotophilus</i>	<i>robustus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Madagascar	CG.1981-459	F	
144	<i>Scotophilus</i>	<i>kuhlui</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Cambodge	CG.1975-541	F	
145	<i>Scotophilus</i>	<i>viridis</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	R.C.A	CG.2000-880	M	
146	<i>Scotozous</i>	<i>dormeri</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Inde	CG.1983-1392	M	
147	<i>Thylonycteris</i>	<i>robustula</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Malaisie	CG.1975-546A	M	
148	<i>Tylonycteris</i>	<i>robusta</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Laos	CG.2006-0091	F	
149	<i>Tylonycteris</i>	<i>pachypus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Indonésie	CG.1906-96E	F	
150	<i>Vespertilio</i>	<i>murinus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	France	CG.1895-43		
151	<i>Vespertilio</i>	<i>murinus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	?	CG.1999-973		
152	<i>vespertilion</i>	sp.	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	R.C.A	CG.2000.883	F	
18	<i>Nycticeius</i>	<i>schliefferi</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Zaire	CG.1985-866	F	
26	<i>Scotoecus</i>	<i>albofuscus</i>	Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Mali	CG.1996-394	F	
157	<i>Chalinolobus</i>		Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	Nouvelle Calédonie	CG.2006-650	M	

Résumé :

Dans la nature actuelle, l'ordre Chiroptera constitue l'un des groupes de mammifères placentaires les plus diversifiés. La particularité des chiroptères réside dans leur capacité au vol actif et à l'écholocation, deux adaptations clés qui prédisposent ces mammifères à la migration et à la colonisation de niches écologiques exclusives. La radiation initiale, dite « explosive », des chiroptères implique un ensemble de familles primitives éocènes retrouvées sur tous les continents excepté l'Antarctique. De manière quasi synchrone, plusieurs représentants appartenant aux deux principaux groupes de chiroptères actuels (c.-à-d., Rhinolophidae et Vespertilionidae) sont attestés dans l'Éocène inférieur terminal – Éocène moyen basal de Tunisie (Chambi). La rareté du matériel fossile pour les chiroptères paléogènes soulève de nombreuses questions sur les modalités évolutives de la radiation et de la dispersion des premières formes modernes.

Cette étude intègre des faunes inédites de chiroptères fossiles issues de plusieurs campagnes de terrain réalisées en Afrique du Nord et en Asie du Sud. Il s'agit de localités fossilifères datées de l'Eocène inférieur et moyen de Tunisie (Chambi), d'Algérie (El Kohol et Glib Zegdou), et de Chine (Shanghuang). Les différentes analyses systématiques et cladistiques réalisées sur le matériel fossile, essentiellement constitué de dents isolées, ont permis d'apporter de nombreux éclaircissements sur les modalités évolutives qui ont défini la radiation des premiers microchiroptères modernes. Ces nouvelles faunes ont révélé pas moins de sept familles modernes (Rhinolophidae, Rhinopomatidae, Hipposideridae, Necromantidae, Emballonuridae, Nycteridae, Philisidae et Vespertilionidae) ainsi qu'une forme primitive, le plus ancien chiroptère d'Afrique, provenant de l'Éocène inférieur d'Algérie (El Kohol). Une approche phylogénétique met en évidence deux axes majeurs de dispersions de ces chiroptères qui ont pris place durant l'Éocène moyen : une phase Est-Ouest depuis l'Asie de l'Est jusqu'en Europe, et une phase Nord-Sud depuis l'Afrique du Nord jusqu'en Europe. L'étude de la morphologie dentaire de chacune des espèces étudiées, de leur taille estimée et de la taphonomie des sites fossilifères a permis de mieux cerner le contexte paléoécologique de ces chiroptères paléogènes. Dans des conditions paléoclimatiques tropicales ou subtropicales favorables à la prolifération d'insectes, les microchiroptères, pour la plupart insectivores, avaient à disposition une ressource abondante. Mais une telle richesse spécifique, parfois très localisée comme à Chambi, devait également entraîner une forte compétition interspécifique qui a probablement été un facteur déterminant dans les événements de radiation et de dispersion.

Mots-clés : Chiroptera, radiation, Paléogène, Afrique du Nord, Asie du Sud, systématique, cladistique, phylogénie, paléobiogéographie, paléoécologie.

ORIGIN AND RADIATION OF MODERN CHIROPTERA: INVOLVEMENT OF THE PALEOGENE FAUNAS FROM NORTH AFRICA AND SOUTH ASIA

Abstract:

In nature today, the order Chiroptera is one of the most diversified placental mammalian groups. The particularity of bats is their ability to fly and to echolocate, two key adaptations which allow them to migrate over long distances and to colonize exclusive ecological niches. The initial radiation of bat, described as explosive, involves primitive Eocene families that are found in all continents except Antarctica. Almost simultaneously, several representatives of the two main modern groups of chiroptera (i.e., Rhinolophidae and Vespertilionidae) occur in the late Early – early Middle Eocene of Tunisia (Chambi). The scarcity of fossil material for Paleogene bats raises many questions about the early evolutionary history of modern forms.

This study incorporates new bat fossil faunas from several fieldwork campaigns in North Africa and South Asia. The fossiliferous localities include those of the Early – Middle Eocene of Tunisia (Chambi), Algeria (El Kohol and Glib Zegdou), and China (Shanghuang). Different systematic and cladistic analyses, carried out on fossil material principally made up of isolated teeth, allow us to highlight the modalities of the radiation of the first modern microbats. These new faunas reveal seven modern families of bats (Rhinolophidae, Rhinopomatidae, Hipposideridae, Necromantidae, Emballonuridae, Nycteridae, Philisidae and Vespertilionidae) and also a primitive form from the Early Eocene of El Kohol that is the oldest representative of the order in Africa. A phylogenetic approach highlights two major axes of dispersion that took place during the Middle Eocene: one East-West from East Asia towards Europe, the second one North-South from North Africa to Europe. The study of dental morphology, size and taphonomy provide us with a better grasp on the paleoecological context of these modern Paleogene microbats. The tropical or subtropical paleoclimatic conditions probably favoured the proliferation of insects that constituted an abundant resource for mostly insectivorous bats. But such richness, sometimes very localized as in Chambi, would also have led to strong interspecific competition, which was probably an important factor for the events of radiation and dispersion.

Key-words: Chiroptera, radiation, Paleogene, North Africa, South Asia, systematic, cladistic, phylogeny, paleobiogeography, paleoecology.