

Evolution des caractères crâniens et endocrâniens chez les Afrotheria (Mammalia) et phylogénie du groupe

Julien Benoit

► **To cite this version:**

Julien Benoit. Evolution des caractères crâniens et endocrâniens chez les Afrotheria (Mammalia) et phylogénie du groupe. Biologie animale. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 2013. Français. NNT : 2013MON20073 . tel-01001999

HAL Id: tel-01001999

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01001999>

Submitted on 5 Jun 2014

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

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

Thèse

Pour l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Discipline : Paléontologie

Formation Doctorale : Paléontologie, Paléobiologie et Phylogénie

Ecole Doctorale :

Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosociences, Environnement

Présentée et soutenue publiquement par

Benoit Julien

Le 6 Novembre 2013

Titre :

Evolution des caractères crâniens et endocrâniens chez les Afrotheria (Mammalia) et phylogénie du groupe

Thèse dirigée par

Rodolphe Tabuce et Monique Vianey-Liaud

Jury

Dr. Asher Robert	Lecturer and Curator, University Museum of Zoology, Cambridge	Rapporteur
Dr. Gheerbrant Emmanuel	Directeur de Recherche au CNRS, Muséum d'Histoire Naturelle, Paris	Rapporteur
Pr. Tassy Pascal	Professeur, Muséum d'Histoire Naturelle, Paris	Examineur
Dr. Lehmann Thomas	Coordinateur du groupe de Recherche en Paléomammalogie, Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Frankfurt	Examineur
Dr. Tabuce Rodolphe	Chargé de recherche au CNRS, Université de Montpellier II	Directeur de thèse
Pr. Vianey-Liaud Monique	Professeur, Université de Montpellier II	Directeur de thèse

Remerciements

Dans l'ordre chrono-stratigraphique de mes souvenirs :

A mon frère Jérôme, pour m'avoir transmis très tôt le virus de la paléontologie, même s'il considère qu'il a "grandi" depuis ;

A mon grand-père Roger, de nous avoir offert nos premières sorties fossiles dans les terrils de Rouvroy (62) ;

A mes parents, Pascal et Annick, de toujours m'avoir soutenu, même quand j'ai eu la drôle d'idée de devenir paléontologue ;

A Mme Morichon, excellent professeur de SVT au Lycée Lamark (Albert, 80), qui m'a un jour tendu un fossile d'orthocère de sa propre collection en disant "nous avons un futur paléontologue parmi nous". J'ai depuis précieusement conservé ce souvenir ;

A Sébastien Maillet, mon plus fidèle ami et soutien, à Zouzou, la soeur que je n'ai pas eu, à Vince, à tous mes amis, à ma famille et à tous ceux sans qui ce rêve de gosse serait resté un songe ;

A mon épouse adorée, Sophie, dont un seul regard, un simple sourire ou la présence inonde mon âme de bonheur au quotidien ;

A tous ceux qui m'ont aidé et qui ont oeuvré à l'accomplissement de cette thèse :

Mes directeurs de thèse R. Tabuce et M. Vianey-Liaud,

S. Adnet, P-O. Antoine, C. Bibal, A-L. Charruault, L. Hautier, S. Jiquel, R. Lebrun, B. Marandat, L. Marivaux, M. Orliac et toute l'équipe de l'ISEM qui m'a accueilli,

L'équipe de l'école doctorale Sibaghe et en particulier J. Lopez pour sa disponibilité,

N. Crumpton, doctorant au Museum de Zoologie de l'Université de Cambridge,

T. Lehamnn et M. Vatter de l'Institut de Recherche Senckenberg de Francfort,

Remerciements

S. Merigeaud et P. Taourel, ainsi qu'aux équipes des services d'imagerie médicale de l'Hopital Laperonie de Montpellier et de la Clinique du Parc de Castelnau-le-Lez,

G. Merzeraud du Laboratoire de Géosciences de Montpellier,

L. Costeur du Museum d'Histoire Naturelle de Bâle,

C. Sagne du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris ;

Au soutien financier de l'ANR-08-JCJC-0017 (PALASIAFRICA) sans lequel rien ou presque n'aurait été possible ;

Aux doctorants de l'ISEM : L. Alloing-Seguiet, L. Danilo, S. Enault, A. Mahboubi, A. Ponchon, A. Ramdarshan et A. Ravel ;

A ceux qui ont contribué d'une façon ou d'une autre, de près ou de loin, à cette thèse :

M. Adaci, T. Afoukati, C. Argot, E. Barrow, B. Beatty, M. Ben Haj Ali, C. Bens, G. Billet, R. Boistel, G. Cheylan, G. Clément, J-Y. Crochet, J. Cuisin, A. Curren, D. Domning, Y. Dutour, E.M. Essid, R. Garwood, P. Giere, E. Gilissen, F. Goussard, O. Hampe, J-L. Hartenberger, A. Heaven, M. Herbin, A. Hilger, L. Howard, P. Hornberger, J-J. Jaeger, N. Karjilov, D. Ketten, H. Khayati, S. Ladevèze, N. Lange, H. Leliève, M. Lowe, R.D.E. MacPhee, M. Mahboubi, F. Mayer, P. Michelier, Montpellier Rio Imaging, X. Ni, M. Nowak-Kemp, le Parc National du Djebel Chambi, G. Rathbun, R. Rudolf, I. Ruf, K. Samonds, G. Schultz, B. Tabuce, P. Tafforeau, J. Thostenson, C. Tilly, N. Vialle, V. Volpato, L. Waucheul, J.R. Wible, S.P. Zack, R. Ziegler et d'autres anonymes reviewers ;

A la bande de Nuclear Whisper (Ben, Greg, Olive et Vincent) ;

A J-S. Bach, Children of Bodom, W.A. Mozart et Wintersun dont la musique a bercé la rédaction de cette thèse ;

Aux membres du jury d'avoir répondu présent: R. Asher, E. Gheerbrant, T. Lehmann, R. Tabuce, P. Tassy, et M. Vianey-Liaud.

Evolution des caractères crâniens et endocrâniens chez les Afrotheria (Mammalia) et phylogénie du groupe

Introduction générale	p. 1
1. Introduction	p. 3
2. Cadre conceptuel et problématique	p. 5
3. Matériel et méthodes	p. 15
Partie I : Basicrâne, pétreux et labyrinthe osseux	p. 29
Chapitre 1 : Bibymalagasia, Tubulidentata et Tenrecoidea	p. 31
A. Résumé	p. 33
B. Anatomie comparée du labyrinthe osseux des Bibymalagasia, des Tubulidentata et des Tenrecoidea	p. 37
1. Abstract	p. 37
2. Introduction and systematic background	p. 38
3. Material and methods	p. 42
4. Description and comparisons	p. 48
5. Results of the PCA on labyrinthine shape	p. 53
6. Discussion	p. 56
7. Conclusion	p. 62
Chapitre 2 : Macroscelidea	p. 65
A. Résumé	p. 67
B. Le pétreux de <i>Chambius</i> (Macroscelididea, Afrotheria) de l'Eocène du Djebel Chambi (Tunisia)	p. 71
1. Abstract	p. 71
2. Introduction	p. 72
3. Material and methods	p. 73
4. Description and Comparisons	p. 76
5. Results and Discussion	p. 89
6. Conclusion	p. 99
C. La morphologie du pétreux et de l'oreille interne des Macroscelididae actuels et la paraphylie du genre <i>Elephantulus</i>	p. 101
1. Abstract	p. 101
2. Introduction	p. 102
3. Material and methods	p. 104
4. Description and Comparisons	p. 107

5. Results of the cladistic analysis	p. 139
6. Discussion	p. 142
7. Concluding remarks	p. 147
Chapitre 3 : Hyracoidea	p. 149
A. Résumé	p. 151
B. Morphologie du crâne, du basicrâne et de la région auditive chez <i>Seggeurius amourensis</i> (Afrotheria, Hyracoidea)	p. 159
1. Abstract	p. 159
2. Introduction	p. 160
3. Material and Methods	p. 161
4. Description	p. 168
5. Discussion	p. 183
6. Conclusion	p. 198
C. Evolution du pétreux et du labyrinthe osseux chez les Hyracoidea (Mammalia, Afrotheria) du Paléogène d'Afrique du Nord	p. 199
1. Introduction	p. 199
2. Matériel et méthodes	p. 200
3. Descriptions	p. 203
4. Résultats de l'analyse cladistique et discussion	p. 220
5. Remarques conclusives sur l'origine des Procaviidae	p. 227
Chapitre 4 : Tethytheria	p. 229
A. Résumé	p. 231
B. Le pétreux de sirénien de l'Eocène de Chambi (Tunisie) et l'origine des Sirenia (Mammalia, Afrotheria)	p. 237
1. Abstract	p. 237
2. Introduction	p. 238
3. Results	p. 239
4. Discussion	p. 245
5. Concluding remarks	p. 255
6. Material and methods	p. 256
C. Homoplasie dans la région auditive des Tethytheria et discussion sur la position systématique des Embrithopoda (Mammalia, Afrotheria)	p. 259
1. Abstract	p. 259
2. Introduction	p. 259
3. Material and methods	p. 262
4. Systematic paleontology	p. 267
5. Discussion	p. 278

6. Conclusion	p. 289
Partie II : Endocrâne	p. 291
<hr/>	
Chapitre 5 : Endocrâne	p. 293
A. Résumé	p. 295
B. Anatomie comparée et évolution du moulage endocrânien chez les Afrotheria	p. 301
1. Abstract	p. 301
2. Introduction	p. 302
3. Material and methods	p. 304
4. Results: description and comparison	p. 309
5. Discussion	p. 320
6. Concluding remarks	p. 327
Partie III : Evolution des caractères de la région auditive, de l'oreille interne et de l'endocrâne chez les Afrotheria	p. 329
<hr/>	
Chapitre 6 : Evolution des caractères de la région auditive, de l'oreille interne et de l'endocrâne chez les Afrotheria	p. 331
A. L'évolution des caractères de la région auditive, de l'oreille interne et de l'endocrâne chez les Afrotheria vue à l'échelle des Placentalia	p. 333
1. Introduction	p. 333
2. Matériel et méthodes	p. 334
3. Résultats	p. 339
4. Discussion	p. 354
5. Conclusion	p. 372
Conclusion générale	p. 375
Bibliographie	p. 381
Annexes	p. 407
Annexe 1	p. 409
Annexe 2	p. 411
Annexe 3	p. 425
Annexe 4	p. 431
Annexe 5	p. 453
Annexe 6	p. 463

Introduction générale

1. Introduction

Le terme ‘Afrotheria’ désigne un clade, c’est-à-dire, un ensemble d’espèces issues d’un ancêtre commun. Formé à partir du préfixe Afro- (Afrique) et de la racine grecque -therium (bête, mammifère), il signifie littéralement ‘les bêtes d’Afrique’. Le clade des Afrotheria, défini par Stanhope et ses collaborateurs en 1998, rassemble en effet des mammifères endémiques, ou au moins originaires, d’Afrique : les éléphants (ordre des Proboscidea), les lamantins et dugongs (ordre des Sirenia), les damans, aussi appelés hyracoïdes (ordre des Hyracoidea), les oryctéropes (ordre des Tubulidentata), les rats à trompe (ordre des Macroscelidea, famille des Macroscelididae), les tenrecs et loutres-musaraignes (familles des Tenrecidae) et les taupes dorées (familles des Chrysochloridae, ces derniers formant avec les Tenrecidae l’ordre des Tenrecoidea) (Stanhope et al., 1998 ; Asher et Helgen, 2010). Mis à part les tenrecidés et les taupes dorées qui comptent respectivement 33 et 21 espèces, les afrothères sont très peu diversifiés dans la nature actuelle (Kingdon et al., 2013). Les macroscélididés comptent 17 espèces, mais 11 d’entre elles appartiennent au seul genre *Elephantulus* (Rathbun, 2009). Les proboscidiens ne comptent que deux espèces (éléphant d’Asie et éléphant d’Afrique), peut être trois si l’on considère l’éléphant des forêts d’Afrique comme une espèce à part entière (Kingdon et al., 2013). Il n’existe que quatre espèces de siréniens, cinq d’hyracoïdes, et une seule et unique espèce de tubulidentés : l’oryctérope du Cap (Kingdon et al., 2013). Malgré cette faible diversité spécifique, les afrothères présentent de très grandes disparités en termes de taille, de morphologie et de modes de vie. Les éléphants pèsent plusieurs tonnes et sont les plus grands mammifères terrestres vivants, tandis que les chrysochlores ne pèsent que quelques dizaines de grammes, vivent sous terre et sont parmi les plus petits mammifères connus. Les hyracoïdes sont de petits herbivores d’Afrique et du Moyen-Orient à l’apparence de rongeurs et les siréniens sont des mammifères marins herbivores. Les tubulidentés, quant à eux, sont des myrmécophages

africains ressemblant aux fourmiliers d'Amérique du sud. Les rats à trompe et les tenrecidés, enfin, sont tous de petits insectivores endémiques d'Afrique.

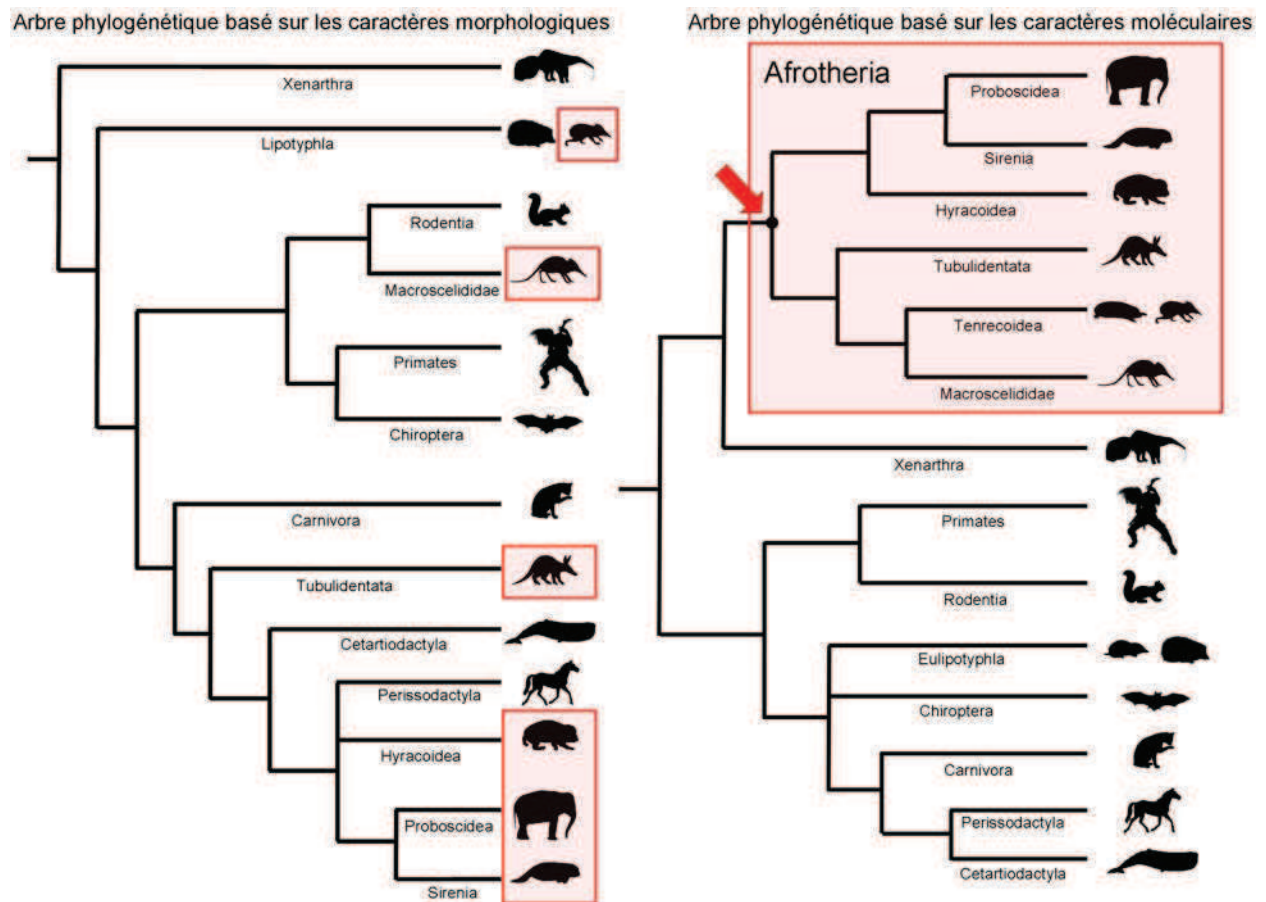


Figure 1. Comparaison de deux hypothèses phylogénétiques, l'une, à gauche, basée sur les caractères morphologiques, et l'autre, plus récente, à droite, basée sur les caractères moléculaires (modifié d'après Springer et al., 2004). Remarquez, par exemple, qu'à gauche, des espèces telles que les taupes dorées et les tenrecs sont classées avec les autres mammifères insectivores (Lipotyphla), tandis que leurs gènes et leurs protéines se sont avérés être plus similaires à ceux des éléphants et des siréniens, révélant que tous forment en fait un clade : les Afrotheria (voir Kingdon et al., 2013). La flèche rouge pointe le nœud correspondant à l'ancêtre commun hypothétique de ce groupe.

Une telle disparité de tailles, de morphologies et de traits d'histoire de vie a longtemps conduit les systématiciens et les phylogénéticiens à penser que les différents ordres de mammifères aujourd'hui classés parmi les afrothères appartenaient à des groupes bien distincts et n'étaient donc pas étroitement apparentés (Fig. 1). En effet, quoi de plus naturel, par exemple, que de classer ensemble les taupes dorées sud-africaines (*Chrysochloridae*) et les autres taupes (*Talpidae*) ? Mais cette vision de la phylogénie des mammifères a connu de grands bouleversements ces vingt dernières années, notamment depuis l'utilisation des méthodes d'analyse phylogénétique basées sur des caractères dits 'moléculaires', c'est à dire sur des séquences du code génétique (ADN) ou des protéines, par exemple. Ces caractères moléculaires ont montré que les chrysochloridés partagent plus de points communs avec les proboscidiens et les autres afrothères qu'avec les autres mammifères (e.g. réarrangement chromosomique, délétion sur le gène *BRCA1*, insertion d'éléments transposables). Ces similitudes ne peuvent qu'avoir été héritées d'un ancêtre commun (voir Lecomte et Le Guyader, 2006 ; Asher et Seiffert, 2010). Finalement, le mot 'Afrotheria' désigne avant tout un ensemble de mammifères qui descendent tous d'un seul et unique ancêtre commun à l'origine de toute leur formidable diversité (Fig. 1).

2. Cadre conceptuel et problématique

2.1. La pertinence des caractères morphologiques pour la phylogénie des mammifères. La paléontologie est souvent dépeinte comme la 'science des origines', celle qui par l'analyse de son matériel d'étude, les fossiles, doit répondre à la question 'd'où venons-nous?'. Dans le cas des Afrotheria la question reste toujours en suspens. Les Afrotheria ont été réunis sur la base de caractères moléculaires (ADN nucléaire, ADN mitochondrial, changements génomiques rares, protéines etc...) mais pour l'heure, assez peu de caractères morphologiques semblent témoigner de cette ascendance commune (voir Asher

et Seiffert, 2010 : tableau 46.2, p. 911). Ainsi, même si les caractères morphologiques apparaissent ne pas soutenir le clade des Afrotheria, celui-ci apparaît moléculairement parlant comme le mieux soutenu de toute la phylogénie des mammifères placentaires (Lecointre et Le Guyader, 2006). L'utilisation de caractères morphologiques en phylogénie n'en reste pas moins essentielle pour déterminer la position phylogénétique des taxons éteints (e.g. Bibymalagasia, Desmostylia, Embrithopoda) (Asher et al., 2003). C'est aussi vrai pour ce qui est de déterminer le groupe-frère des Afrotheria. En effet, si les phylogénies moléculaires ont fourni un signal plutôt favorable au rapprochement entre les Xenarthra (paresseux, tatous et fourmiliers actuels, tous provenant d'Amérique du Sud) et les Afrotheria au sein du clade des Atlantogenata (e.g. Stanhope et al., 1998 ; Springer et al., 2004), il n'en reste pas moins qu'il s'agit d'un 'consensus mou' (Churakov et al., 2009) et qu'il est sujet à de récentes remises en question (Delsuc et al., 2002 ; Romiguier et al., 2013a). De nombreux auteurs ont par ailleurs avancé que d'autres groupes, éteints ceux là, pourraient être groupe-frère des afrothères, ou même faire partie du stock ancestral de mammifères qui serait à l'origine des ordres modernes d'afrothères. Parmi ces groupes éteints figurent en bonne place certaines familles de 'condylarthres' (des mammifères ongulés dit 'archaïques', provenant surtout d'Amérique du Nord, d'Europe et d'Asie), et plus particulièrement des 'hyopsodontidés' (Simons et al. 1991 ; Zack et al., 2005 ; Tabuce et al. 2007 ; Penkrot et al., 2008), ainsi que les Notoungulata (mammifères ongulés provenant cette fois d'Amérique du Sud) (Agnolin et Chimento, 2011; O'leary et al., 2013). Là encore, la morphologie et la paléontologie restent pour l'heure les seuls outils disponibles permettant d'alimenter la discussion.

De nombreuses autres questions restent aussi en suspens concernant les relations de parenté exactes entre les différents ordres d'afrothères les uns par rapport aux autres. En effet, les résultats des phylogénies moléculaires sont souvent contradictoires selon le marqueur phylogénétique utilisé (ADN, ARN, protéines, changements génomiques rares) ou même du

ou des gènes utilisés (Poulakakis et Stamatakis, 2010 ; Kingdon et al., 2013). C'est ainsi que la place d'*Orycteropus* à l'intérieur de l'arbre phylogénétique des afrothères demeure encore incertaine : se branche-t-il en groupe-frère des Afroinsectivora (Macroscelididae + Tenrecoidea) formant avec eux le clade des Afroinsectiphilia ? Se branche-t-il à l'intérieur des Afroinsectivora ? Ou bien encore comme groupe-frère des Paenungulata ? Aucune de ces hypothèses ne peut être rejetée (Poulakakis et Stamatakis, 2010). Une analyse récente l'a même placé en tant que groupe-frère des Hyracoidea (Buckley, 2013). De la même manière, rien n'est sûr quand à la position phylogénétique des hyracoïdes au sein des Paenungulata. Sont-ils groupe-frère des siréniens (Stanhope et al., 1998 ; Springer et al., 2004) ? Ou bien des proboscidiens (Delsuc et al., 2002) ? Ou bien encore se branchent-ils à la base du clade réunissant Proboscidea et Sirenia (clade nommé Tethytheria), comme les données morphologiques le soutiennent (Asher et al., 2003 ; Poulakakis et Stamatakis, 2010 ; Kuntner et al., 2011) ?

Ainsi, si les caractères moléculaires ont permis depuis deux décennies de remettre en question les résultats phylogénétiques obtenus grâce aux caractères morphologiques, la question est aujourd'hui de savoir comment tester les différentes hypothèses proposées sur la base de caractères moléculaires autrement qu'à l'aide d'autres caractères moléculaires ? La paléontologie, via l'étude de la morphologie des espèces fossiles, est la seule discipline qui permette une "possibilité de contrôle des propositions [phylogénétiques] fondées sur les seules formes vivantes" (Tassy, 2009a : 1001) pourvu que des espèces suffisamment anciennes et basales puissent être étudiées. Ainsi, certains auteurs n'ont pas hésité à mettre à l'épreuve des hypothèses proposées sur la base de données moléculaires à l'aide de données paléontologiques. C'est par exemple ce qu'ont fait Steiper et Seiffert (2012) ou O'Leary et al. (2013) avec l'hypothèse moléculaire, par là-même réfutée, d'une origine Mésozoïque des primates et des placentaires respectivement.

L'observation de nouveaux caractères morphologiques sur des espèces fossiles s'avère souvent cruciale pour la discussion des hypothèses phylogénétiques et évolutives basées sur les données moléculaires (issues des espèces vivantes uniquement). Par exemple, la découverte de similitudes dentaires et de la présence partagée d'une fosse cotyloïde de l'astragale chez de nombreux afrothères et certains 'condylarthres' eurasiatiques laisse penser que ces derniers peuvent avoir fait partie d'une première radiation des afrothères hors d'Afrique, ce qui impliquerait que l'origine des Afrotheria ne serait (paradoxalement) pas africaine (Zack et al., 2005 ; Tabuce et al. 2007 ; Penkrot et al., 2008). Les caractères morphologiques qui ont le plus souvent été investigués et utilisés massivement en phylogénie sont des caractères dentaires et postcrâniens (e.g. Novacek, 1986 ; Shoshani et McKenna, 1998). En comparaison, les caractères basicrâniens ou endocrâniens restent assez peu étudiés, en particulier chez les Afrotheria, où de nouveaux caractères très utiles en phylogénie pourraient encore être identifiés (Asher et al., 2008 ; Mead et Fordyce, 2009). En effet, bien que quelques études se soient focalisées sur ces caractères chez les espèces d'afrothères récentes (e.g. Elliot-Smith, 1902 ; Asher, 2001 ; Wible, 2012 ; Saban, 1957 ; Kondrashov, 1998a) très peu ont été conduites sur les formes fossiles. Dans le détail, et avant le début de cette thèse, pour des taxons éteints, le moulage endocrânien, le pétreux (aussi appelé rocher ou periotique) et/ou la région auditive avaient été décrits uniquement chez certains proboscidiens, siréniens, *Arsinoitherium* et *Plesiorcyteropus* (Andrews, 1906 ; Edinger, 1933 ; Jerison, 1973 ; Thewissen, 1985 ; MacPhee, 1994 ; Court, 1990, 1994a ; Court et Jaeger, 1991 ; Ekdale, 2009). C'est pourquoi l'usage de tels caractères n'a été, jusqu'à présent, qu'assez limité dans les analyses phylogénétiques centrées sur les Afrotheria (Asher et al., 2003 ; Asher, 2007 ; Seiffert, 2007). Ce travail s'est donc principalement orienté vers l'étude des structures basicrâniennes et endocrâniennes chez les Afrotheria afin de mettre en lumière

de nouveaux caractères utilisables en phylogénie et utiles aux multiples discussions concernant les relations de parentés intra- et interordinales des Afrotheria.

2.2. Les multiples intérêts de l'étude de la région auditive et du moulage endocrânien. La région du crâne correspondant à la région auditive est, comme son nom l'indique, située autour de la capsule osseuse contenant l'oreille interne. Chez les mammifères, cet os se nomme pétreux, périotique ou encore rocher (chez l'Homme). C'est une région extrêmement complexe par sa morphologie car elle est traversée par de nombreux nerfs crâniens (trijumeaux, vague, facial, vestibulo-auditif, hypoglosse), ainsi que par des artères (e.g. l'artère carotide interne) et des veines (e.g. la veine jugulaire) qui laissent leur empreinte sur les os de cette région, en particulier sur l'os pétreux (voir le paragraphe 3.4. dans Matériel et méthodes). La région auditive est aussi en contact direct avec le cerveau et de nombreux muscles (e.g. muscle de l'étrier, muscle tenseur du tympan). En tant qu'os central de la région auditive, le pétreux s'articule avec de nombreux os, généralement le squamosal, l'alisphénoïde, le basioccipital et l'exoccipital (voir le paragraphe 3.4. dans Matériel et méthodes). Il s'articule aussi avec les os de l'oreille moyenne : la bulle tympanique (généralement formée par l'ectotympanique et l'entotympanique), et les trois osselets de l'oreille moyenne (l'étrier ou stapes, le marteau ou malleus et l'enclume ou incus). Cette complexité morphologique a fait de la région auditive un objet d'étude classique en taxonomie et phylogénie, car elle est pourvoyeuse d'un très grand nombre de caractères morphologiques utilisables pour l'anatomie comparée, ainsi que pour les analyses cladistiques (e.g. Van der Klaauw, 1931 ; Saban, 1957 ; MacPhee et Cartmill, 1986 ; Wible, 1986, 1987 ; O'Leary, 2010 ; Orliac, 2012). Du fait de ces nombreuses interactions avec les organes environnants qui tiennent des rôles physiologiques primordiaux dans l'audition, l'irrigation du cerveau ou encore l'articulation de la mandibule, la région auditive est aussi réputée comme étant évolutivement stable et donc peu sujette aux convergences morphologiques (Cardini et

al., 2008 ; Scalici et Panchetti, 2011). En 1986, MacPhee et Cartmill écrivaient à ce propos 'As a result, basicranial features tend to be weighted heavily in mammalian systematics' ["De ce fait, les caractères basicraniens ont tendance à être considérés comme des arguments de plus grand poids en systématique"]. Le pétreux en particulier est très intéressant, car en plus de sa complexité morphologique, de sa position centrale sur le basicrâne et du fait qu'il abrite l'oreille interne, il s'agit de l'un des os les plus denses du crâne (Fig. 2), ce qui le rend bien plus résistant à la décomposition et même à la crémation (Osipov et al., 2013). Ainsi le pétreux, os très minéralisé, est l'os du crâne le plus à même de fossiliser, et il est généralement bien représenté dans les gisements fossilifères (e.g. Ekdale, 2011 ; Orliac, 2012). De plus, son ossification précoce rendrait sa morphologie moins dépendante de facteurs non-génétiques (e.g. les forces mécaniques mises en jeu lors de la mastication), ce qui en ferait un meilleur indicateur phylogénétique que les autres os du crâne (Cardini et al., 2008).

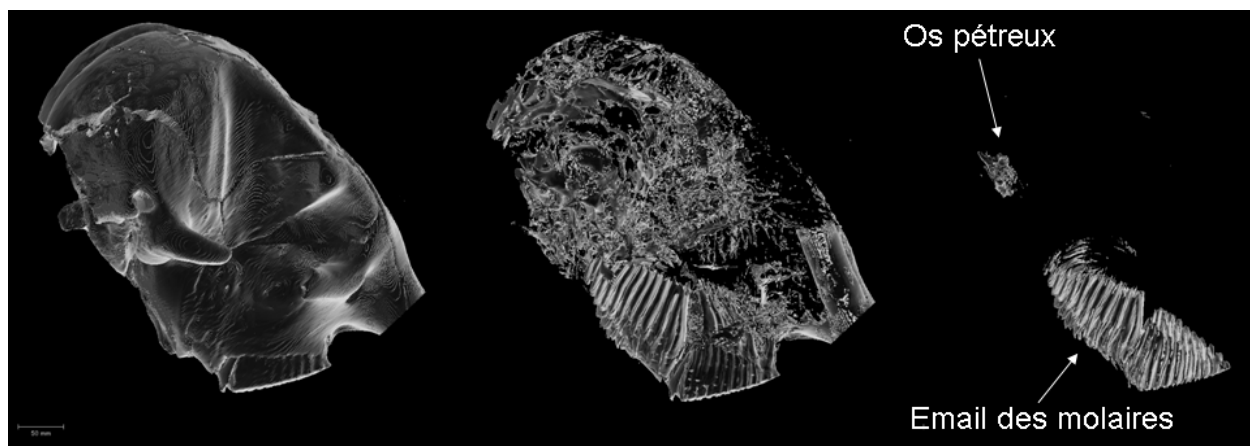


Figure 2. Illustration de la densité osseuse de l'os pétreux d'un éléphant d'Afrique (*Loxodonta africana*) effectuée sous Avizo (VSG), en élevant le seuil de la densité des structures reconstruite. A partir d'un certain seuil de densité, il ne reste plus du crâne que les dents et l'os pétreux, les deux structures les plus minéralisées.

A l'intérieur de l'os pétreux se trouve la capsule osseuse contenant l'oreille interne (la cochlée ou limaçon, organe de l'audition, et le vestibule, organe de l'équilibre). Le moulage de cette capsule, qu'il soit naturel (en sédiment) ou artificiel (fait en résine ou in silico), est appelé labyrinthe osseux. Contrairement à beaucoup d'organes qui disparaissent sans laisser de trace durant la fossilisation, le labyrinthe osseux constitue une réplique assez fidèle de la morphologie du labyrinthe membraneux (excepté les régions du vestibule contenant le saccule et l'utricule) (Fig. 3). Chez les mammifères, l'étude des variations morphologiques et morphométriques de cette structure est surtout réputée fournir un signal fonctionnel fort, en particulier concernant le mode de locomotion et l'agilité d'un mammifère (Spoor et al., 2002 ; Walker et al., 2008 ; Silcox et al., 2009a ; Malinzack et al., 2012). En effet, agilité et locomotion seraient reliées aux éléments du vestibule (canaux semicirculaires, utricule, saccule) par la compensation des mouvements de la tête via les circuits réflexes vestibulo-coliques et vestibulo-oculaires, agissant ainsi sur leur morphologie (Graf et Klam, 2006). La morphologie du canal cochléaire, correspondant à la partie cochléaire du labyrinthe osseux, pourrait fournir, quant à elle, des informations sur les capacités auditives des mammifères (West, 1985; Ketten, 1992a; Manoussaki et al., 2008). Toutefois, en plus de ce signal fonctionnel, de nombreux auteurs ont aussi mis en avant l'existence d'une forte influence de la phylogénie sur la morphologie du labyrinthe osseux (e.g. Lebrun et al., 2010 ; Luo et al., 2011 ; Ekdale, 2013). L'un des exemples les plus frappants de l'influence de la phylogénie sur la morphologie du labyrinthe (et notamment sur celle des canaux semicirculaires) est la présence symplesiomorphique d'une crure commune secondaire (fusion partielle des canaux semicirculaires latéral et postérieur) chez tous les grands groupes de mammifères du Crétacé et du Paléogène (Spoor et al., 2002 ; Ekdale et al., 2004 ; Sanchez-Villagra et al., 2007 ; Silcox et al., 2009a ; Lebrun et al., 2010 ; Ekdale and Rowe, 2011 ; Orliac et al., 2012a ; Benoit et al., 2013a, c, d).

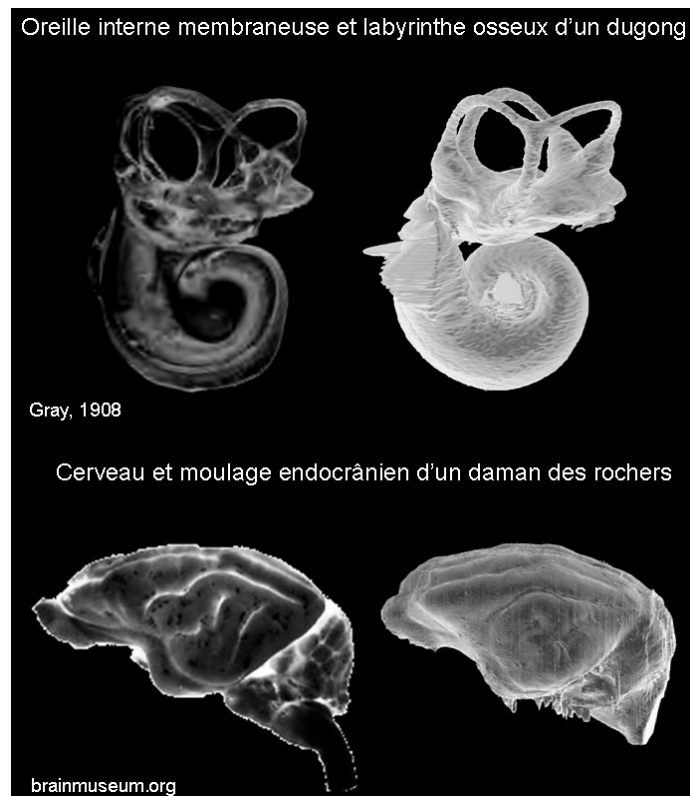


Figure 3. Comparaison entre les structures endocrâniennes membraneuses (oreille interne et cerveau, à gauche) et le moulage de leurs cavités respectives (labyrinthe osseux et endocrâne, à droite), ce dernier pouvant être obtenu à partir d'un crâne sec ou d'un fossile. Notez l'exceptionnelle fidélité morphologique des moulages avec les organes.

Finalement, si le labyrinthe osseux est souvent amalgamé avec l'oreille interne membraneuse elle-même (e.g. Ekdale, 2011, 2013), il en va de même pour le moulage de la cavité cérébrale qu'on appelle moulage endocrânien ou endocrâne (voir le paragraphe 3.4. dans Matériel et méthodes). Cette réplique peut être naturelle (en sédiments plus ou moins indurés) ou artificielle (moulage réalisé en résine dans une boîte crânienne vide ou *in silico*). Elle est souvent si fidèle à la morphologie de la surface du cerveau (Fig. 3) que certains spécialistes en la matière n'ont pas hésité à employer le terme 'cerveau fossile' pour en parler (Edinger, 1956). L'intérêt majeur du labyrinthe osseux et de l'endocrâne réside donc dans le

fait qu'ils fournissent une image relativement fidèle du tissu mou qu'ils contenaient et permettent donc d'en suivre l'évolution avec précision à travers le registre fossile sans que des conditions de préservations exceptionnelles (e.g. les Lagerstätten) soient nécessaires (Dechaseaux, 1962). Les implications de ces études en phylogénie, en éthologie ou encore en morphologie fonctionnelle sont immenses (e.g. Jerison, 1973 ; Spoor et al., 2002 ; Furusawa, 2004 ; Lebrun et al., 2010).

2.3. L'étude des formes anciennes. Suivant l'hypothèse formulée par Robinson et Seiffert (2004), l'évolution des afrothères -leurs adaptations à des environnements et des modes de vie, de locomotion et de nutrition divers et variés- a littéralement 'effacé' leurs synapomorphies et toutes traces de ce à quoi a pu ressembler leur ancêtre commun. S'agissait-il d'un herbivore ? D'un insectivore ? De quelle taille ? Si l'évolution a réellement tout 'effacé' de la morphologie ancestrale des afrothères, ne laissant derrière elle que des convergences ayant pendant des décennies dupé les scientifiques, alors il est d'autant plus important de s'affranchir au maximum de ces convergences évolutives. Pour ce faire, il convient de restreindre notre étude aux espèces représentatives de la racine évolutive du groupe, c'est-à-dire aux taxons les plus anciens et les plus basaux. En effet, théoriquement plus un taxon fossile sera ancien, moins il aura eu de temps pour accumuler des convergences et des réversions : '...fossil taxa that are temporally closer to the original divergence may elucidate that divergence to a greater extent, since their lineages will have had less time to accumulate reversals and autapomorphies.' ["...les taxons fossiles qui sont proches dans le temps de leur point de divergence doivent permettre de mieux expliquer ces divergences, car leur lignée n'aura pas accumulé autant de réversions et d'autapomorphies."] (Thewissen et Simons, 2001). Les spécimens décrits et étudiés durant ce travail répondent parfaitement à cette exigence, puisqu'ils proviennent majoritairement des localités du Paléogène d'Afrique du Nord, datées pour certaines de l'Eocène inférieur (El Kohol, -55.8 à -48.6 Ma), de la fin de

l'Eocène inférieur ou début de l'Eocène moyen (Djebel Chambi, Gour Lazib, ~48.6 Ma) et de l'Oligocène inférieur (localités du Fayum, -33.9 à -28.5 Ma) (Seiffert, 2010 ; Adaci et al., 2007) (voir Matériel et méthodes et le tableau 1 pour un détail du matériel). L'accès à la morphologie ancestrale des Afrotheria permis par ce matériel exceptionnel est d'un intérêt capital pour mieux appréhender leur radiation, leur évolution et leur phylogénie.

2.4. Problématique et plan. Pour conclure, la richesse et la présumé stabilité des caractères morphologiques auxquels ils donnent accès ainsi que l'existence d'un biais de fossilisation favorable à leur conservation font de la région auditive et de l'endocrâne des structures dont une connaissance plus approfondie, en particulier chez les afrothères les plus anciens, permettrait l'identification de nouveaux caractères qui seraient théoriquement moins affectés par l'homoplasie que les caractères dentaires et postcrâniens utilisés jusqu'alors majoritairement en phylogénie. C'est ainsi que par l'étude de la morphologie de la région auditive et des structures endocrâniennes des formes fossiles parmi les plus anciennes connues, ce travail de doctorat se propose d'ajouter une brique de plus à un édifice qui se construit depuis déjà plus d'une décennie (voir les travaux de Asher et al., 2003 ; Seiffert, 2007 ; Tabuce et al., 2008 ; Asher et Seiffert, 2010) et qui vise à une meilleure compréhension de l'origine, de l'évolution et de la phylogénie intra- et interordinaire des Afrotheria et des Placentalia en général. Dans une première partie, seront décrites, comparées et discutées la morphologie et l'évolution de la région auditive et du labyrinthe osseux de représentants fossiles et actuels de plusieurs ordres d'Afrotheria. De la même manière, la morphologie et l'évolution du moulage endocrânien des Afrotheria seront décrites et discutées dans la deuxième partie de ce travail. Enfin, ces différentes données seront confrontées dans une troisième partie, lors d'une analyse cladistique à l'échelle des mammifères placentaires qui permettra de faire une synthèse du signal phylogénétique apporté par les caractères de la région auditive et de l'endocrâne à la phylogénie des Afrotheria.

3. Matériel et méthodes

3.1. Intérêts de la tomographie à rayons-X. La faible documentation des caractères endocrâniens et de la région auditive est principalement due à la rareté même des fossiles et des spécimens d'afrothères actuels. En effet, dans le cas de spécimens empaillés, de squelettes macérés et de restes fossilisés, les collections sont difficiles voire impossibles à renouveler. De fait, les altérer en disséquant la bulle tympanique afin d'observer le pétreux, en dissolvant le pétreux afin d'observer l'oreille interne, ou encore en prenant le risque d'endommager la boîte crânienne en faisant un moulage endocrânien s'avère hors de question. Heureusement, ces dix dernières années, les techniques d'imagerie par tomographie à rayon-X (CT-scan, microCT-scan) se sont généralisées et démocratisées dans les laboratoires de paléontologie (e.g. ouverture de la plateforme de Montpellier Rio Imaging Skyscan 1076 à l'Institut des Sciences de l'évolution de Montpellier (ISEM) en 2009, ouverture de la plateforme AST-RX v tome xL 240 au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris en 2011). La tomographie à rayon-X permet, comme avec un scanner médical, d'explorer les structures internes des organismes vivants ou morts, actuels ou éteints, et de reconstruire un modèle en trois dimensions d'une région d'intérêt sans porter atteinte à l'intégrité du spécimen. Ce dernier point constitue un avantage non-négligeable quand, dans un domaine scientifique particulier comme la paléontologie, certaines espèces ne sont représentées que par un unique exemplaire. La démocratisation de cette technologie et de son usage en paléobiologie a récemment permis l'accès à une quantité débordante de données jusqu'alors inaccessibles car les spécimens étaient trop rares ou trop précieux pour que leur morphologie interne soit explorée (e.g. la base de données en ligne digimorph.org).

3.2. Acquisition des scans. Les spécimens cités ci-dessous (Tableau 1) et qui font l'objet de ce travail, ont donc été scannés par microtomographie ou tomographie à rayon-X

(Fig. 4B) sur diverses plates-formes (voir tableau 1). Les scans ont ensuite été reconstruits (le plus souvent avec le logiciel NRecon, SkyScan software). La région auditive, le labyrinthe osseux et le moulage endocrânien des spécimens scannés (dans la limite où ces éléments étaient préservés) ont été segmentés manuellement (Fig. 4C) puis reconstruit en trois dimension sous Avizo 6.3 (VSG) afin d'être étudiés en détail (Fig. 4D). Afin d'étudier ces reconstructions 3D, une base de données de scans d'espèces actuelles fut créée pour permettre des comparaisons (Tableau 1).

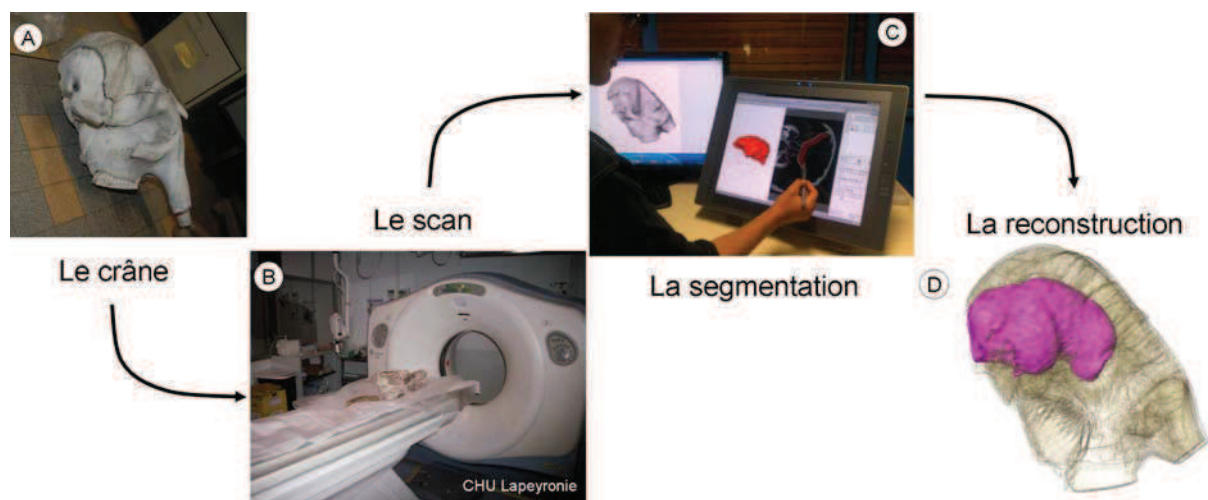


Figure 4. La digitalisation d'un moulage endocrânien d'éléphant en quatre étapes. Le crâne préparé et sec (A) est scanné par tomographie à rayon-X (B). Cette technique, proche de la radiographie, permet de découper virtuellement le crâne en centaines ou milliers de tranches régulières d'épaisseur millimétrique (CT-scan) ou micrométrique (μ CT-scan), qui sont ensuite reconstituées sous forme d'images. C'est alors que, tranche après tranche, les structures internes du crâne peuvent être isolées manuellement (phase de segmentation, C) ou par seuillage (thresholding) sous Avizo (VSG) afin d'obtenir une reconstitution du volume désiré en trois dimensions (D).

3.3. Origine du matériel fossile. Afin d'accéder aux fossiles ayant appartenu aux espèces se trouvant au plus près de la racine de l'arbre phylogénétique des Afrotheria (et de

bien d'autres groupes, comme les Primates) des fouilles systématiques sont entreprises depuis plus de dix ans par l'Equipe de Paléontologie de l'ISEM, là où le groupe des afrothères a le plus vraisemblablement vu le jour : en Afrique (Algérie, Maroc, Tunisie et plus récemment, Sénégal). Ces fouilles ont permis de rapporter un riche matériel crânien comprenant des crânes complets du proboscidiien de l'Eocène inférieur *Numidothorium* (Jaeger in Mahboubi et al., 1986), des crânes et des pêtreux des plus anciens hyracoïdes connus (Tabuce et al., 2011 ; Chapitre 3) ainsi que de nombreux pêtreux isolés d'afrothères qui représentent les plus anciens restes crâniens fossiles connus de macroscélidés (Benoit et al., 2013a, b ; Chapitre 2) et de siréniens (Benoit et al., 2013c ; Chapitre 4.B), mais aussi de chiroptères et de primates (Benoit et al., 2013d).

Clade des Afroinsectiphilia

Ordre des Tubulidentata : le registre fossile des tubulidentés est très pauvre et le plus vieux représentant fossile connu, *Leptorycteropus*, ne date que du début du Miocène inférieur alors que leur date de divergence est certainement beaucoup plus ancienne (Lehmann, 2009). Pour cette étude il nous a été possible d'acquérir des scans de deux espèces de tubulidentés du Miocène supérieur de France (*Amphiorhycteropus depereti*, NMB Rss55) et de Grèce (*Amphiorhycteropus gaudryi*, BMNH 5690) grâce à la collaboration de L. Costeur (Naturhistorisches Museum, Basel) et de M. Vatter et T. Lehmann du Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum (SFN, Frankfurt). Ces deux scans furent effectués au Naturhistorisches Museum de Bâle et au British Museum of Natural History (BMNH) de Londres respectivement.

Ordre des Bibymalagasia : Cet ordre n'est représenté que par le très récemment disparu *Plesiorycteropus*, du Quaternaire de l'île de Madagascar. *Plesiorycteropus* ressemble beaucoup aux oryctéropes du continent et de fait, tubulidentés et bibymalagasiens sont placés

comme groupe-frère dans de nombreuses analyses phylogénétiques (e.g. Asher et al., 2003 ; voir chapitre 1). Leur divergence pourrait dater du Paléogène (Patterson, 1975), ce qui permettrait, par anatomie comparée, de reconstituer un morphotype de l'ancêtre commun Paléogène de ces deux ordres. Cela compenserait la lacune du registre fossile des Tubulidentata durant le Paléogène. Il semble toutefois nécessaire de mentionner qu'une analyse phylogénétique moléculaire récente a contesté l'hypothèse d'un lien direct entre Tubulidentata et Bibymalagasia en rattachant ce dernier aux Tenrecoidea (Buckley, 2013), ce qui accrédirait l'hypothèse d'une évolution convergente entre Bibymalagasia et Tubulidentata (MacPhee, 1994). Les deux crânes de Bibymalagasia qui ont été scannés à la plate-forme AST-RX du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) de Paris sont les holotypes des deux espèces connues de cet ordre, à savoir, *Plesiorycteropus germainpetterae* (MNHN MAD327) et *Plesiorycteropus madagascariensis* (MNHN MAD328).

Ordre des Macroscelidea : Les Macroscelididae sont les seuls Afroinsectiphilia dont le registre fossile remonte aussi loin que la fin de l'Eocène inférieur (Tabuce et al., 2008). *Chambius kasserinensis* est l'espèce de Macroscelididae la plus ancienne et la plus basale documentée par des fossiles dentaires et postcrâniens (Tabuce et al., 2001a, 2007). Pour ce travail, deux pétéreux isolés de cette espèce (ONM CBI-1-535 et ONM CBI-1-534), provenant du site du Djebel Chambi (fin de l'Eocène inférieur- début de l'Eocène moyen) ont été étudiés (Benoit et al., 2013a, Chapitre 2.B). Le plus complet des deux (ONM CBI-1-535) a été scanné au Montpellier Rio Imaging (MRI) afin d'en étudier la structure externe et l'oreille interne en détail.

Clade des Paenungulata

Ordre des Proboscidea : L'histoire évolutive des proboscidiens est documentée dès le Paléocène, notamment avec *Eritherium* du Paléocène supérieur du Maroc (Gheerbrant,

2009). *Numidotherium koholense* de l'Eocène inférieur d'Algérie (Mahboubi et al., 1986) est l'une des espèces les plus basales et les plus anciennes de proboscidiens, et elle est aussi la mieux connue des espèces du Paléogène en terme de variabilité intra-spécifique et d'anatomie postcrânienne (voir Sanders et al., 2010a). Deux crânes complets (UOK1 et UOK5) et un pétreux isolé sans numéro (décrit par Court et Jaeger en 1991) appartenant à *Numidotherium koholense* ont été scannés au CHU Lapeyronie de Montpellier (collaboration avec S. Merigeaud de la Clinique du Parc à Castelnau-le-Lez) et sur la plate-forme du MRI respectivement (Tableau 1).

Ordre des Sirenia : L'histoire évolutive des siréniens est un peu moins bien connue que celle des proboscidiens. Les plus anciens fossiles de siréniens datent de la fin de l'Eocène inférieur (Savage et al., 1994 ; Benoit et al., 2013c). Il s'agit d'une part du sirénien quadrupède *Prorastomus sirenoïdes*, dont l'arrière crâne (BMNH 44897) a été scanné au BMNH de Londres, et d'autre part du sirénien de Chambi décrit dans ce travail et connu par un pétreux isolé uniquement (CBI-1-542) (Benoit et al., 2013c ; Chapitre 4.B) (Tableau 1).

Ordre des Embrithopoda : Les embrithopodes sont apparentés aux proboscidiens et aux siréniens (Gheerbrant et al., 2005a). Ils font leur apparition dès le Paléocène de Turquie, mais le mieux connu des embrithopodes, que ce soit par son crâne ou son squelette postcrânien, est *Arsinoitherium zitteli* de l'Oligocène inférieur de la formation Jebel Qatrani, au Fayum, en Egypte (Andrews, 1906 ; Sanders et al., 2010b). Le spécimen concerné par cette étude est le pétreux isolé (BMNH 8800) qui fut scanné au BMNH.

Ordre des Hyracoidea : Les cinq espèces vivantes d'hyracoïdes ne sont qu'un très faible échantillon de la diversité passée du groupe, particulièrement foisonnante au Paléogène, où des espèces écologiquement très différentes, présentant une gamme de poids allant de 3kg (*Microhyrax lavocati*) à plus de 800kg (*Titanohyrax*), se côtoyaient (Schwartz et al., 1995).

Le plus ancien et le plus basal des genres d'hyracoïdes connus est *Seggeurius amourensis*, dont un arrière crâne inédit (K210) provenant de l'Eocène inférieur d'El Kohol (Algérie) a pu être scanné à l'Institut International de Paléoprimatologie Paléontologie Humaine : Evolution et Paléoenvironnements (IPHEP, Poitiers) (Chapitre 3.B). Ont été également scannés à l'IPHEP, au MRI ainsi qu'au European Synchrotron Radiation Facility (ESRF, Grenoble) quatre crânes et fragments de crânes (HGL51-16, HGL51-33, HGL51-56, HGL51-67) d'un hyracoïde basal daté de la fin de l'Eocène inférieur- début de l'Eocène moyen des Gour Lazib (Tabuce et al., 2011) : *Helioseus insolitus* (voir tableau 1). Le crâne d'un autre hyracoïde de la même époque et du même gisement, *Titanohyrax cf. tantulus* (HGL53-01) (Tabuce et al., 2011), fut scanné quant à lui à l'Institut de Médecine et de Physiologie Spatiales (MEDES) de Toulouse. Enfin, deux crânes quasi-complets d'hyracoïdes plus récents : *Saghattherium antiquum* (SMNS 12621) et '*Mixohyrax*' *niloticus* (SMNS 12624), tous les deux de l'Oligocène inférieur du Fayum (Rasmussen et Gutierrez, 2010), ont été scannés à la plateforme d'Intercontec (Allemagne) grâce à l'aide et au soutien de T. Lehmann (SFN, Frankfurt).

Genre	Espèce	Spécimens scannés	Résolution (µm)	Scanner	Plate-forme de scan
Macroscelidea					
<i>Rhynchocyon</i>	<i>cirnei</i>	MNHN 1897-622; MNHN 1897-624; MNHN 1891-265	36,7	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)
<i>Rhynchocyon</i>	<i>petersi</i>	ZMB 84895	50	Hamamatsu L8121-03	HZB (Berlin, Germany)
<i>Rhynchocyon</i>	<i>chrysopygus</i>	ZMB 10925	50	Hamamatsu L8121-03	HZB (Berlin, Germany)
<i>Petrodromus</i>	<i>tetradactylus</i>	MNHN 1973-49; MNHN 1881-1574	36,7	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)
<i>Petrodromus</i>	<i>tetradactylus</i>	UMZC E4075C	50	Hamamatsu L8121-03	HZB (Berlin, Germany)
<i>Macroscelides</i>	<i>proboscideus</i>	MNHN 555; UMZC E4071B	18,8 (36,7)	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)
<i>Macroscelides</i>	<i>proboscideus</i>	UMZC E4071B ; UMZC 2011.1.4 (53); UMZC 2011.1.8 (60)	50	Hamamatsu L8121-03	HZB (Berlin, Germany)
<i>Elephantulus</i>	<i>rozeti</i>	UM2 N-227; MNHN pétreux isolé sans numéro;	36,7	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)

			MNHN 1986-1056; MNHN 1986-1054; MNHN 1913A-441; MNHN 1913-441C			
	<i>Elephantulus</i>	<i>rupestris</i>	MNHN 2006-552	36,7	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)
	<i>Elephantulus</i>	<i>rufescens</i>	ZMB 75300	16	Hamamatsu L8121-03	HZB (Berlin, Germany)
	<i>Elephantulus</i>	<i>brachyrhynchus</i>	ZMB 80086	16	Hamamatsu L8121-03	HZB (Berlin, Germany)
	<i>Elephantulus</i>	<i>revoili</i>	ZMB 80069	17,7	Hamamatsu L8121-03	HZB (Berlin, Germany)
	<i>Elephantulus</i>	<i>intufi</i>	ZMB 84905	16,4	Hamamatsu L8121-03	HZB (Berlin, Germany)
	<i>Elephantulus</i>	<i>myurus</i>	OUM 11618	39	Metris X-Tek HMX 160	UMZC (Cambridge, UK)
	<i>Chambius</i>	<i>kasserinensis</i>	ONM CBI-1-535; ONM CBI-1-534	18,8	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)
Tenrecoidea						
	<i>Potamogale</i>	<i>velox</i>	MNHN 1898-1576; MNHN 1947-866; MNHN 1947-864	36,7	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)
	<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UM2 N-439; UM2 N-80	36,7	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)
	<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UMZC E5431Q; UMZC E5431I	35,8	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)
	<i>Microgale</i>	<i>dobsoni</i>	MNHN 1962-2507; MNHN 1962-2508	36,7	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)
	<i>Chrysochloris</i>	<i>asiatica</i>	MNHN 1962-2583; MNHN A7024	18,8	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)
Bybimalagasia						
	<i>Plesiorycteropus</i>	<i>germainpetterae</i>	MNHN MAD327	71,5	v tome xL 240	AST-RX (Paris, France)
	<i>Plesiorycteropus</i>	<i>madagascariensis</i>	MNHN MAD328	79,5	v tome xL 240	AST-RX (Paris, France)
Tubulidentata						
	<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MNHN 1951-435	450	MultiDetector CT scanner General Electric Lightspeed VCT	CHRLM (Montpellier France)
	<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MHN-aix VE-2012- 22-2,1	283,2	MultiDetector CT scanner Somatom Definition AS, Siemens Health care	CPCLL (Castelnau-le- Lez, France)
	<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	SMF 35350; SMF 92228; SMF 15605	63	Nanotom S 180	SMF (Frankfurt am Main, Germany)
	<i>Amphiorhycteropus</i>	<i>depereti</i>	NMB Rss55	70	Phoenix Nanotom	NMB (Basel, Switzerland)
	<i>Amphiorhycteropus</i>	<i>gaudryi</i>	BMNH 5690	72,9	Metris X-Tek HMX ST 225	BMNH (London, England)
Hyracoidea						
	<i>Procavia</i>	<i>capensis</i>	UMZC H4980K; UMZC H4981F; UM2 N-76;	18,8	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)

Introduction générale

			pétreux isolé sans numéro (MNHN)			
<i>Dendrohyrax</i>	<i>arboreus</i>	MNHN 1897-1547; UM2 N-347	36,7	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)	
<i>Heterohyrax</i>	<i>brucei</i>	MNHN 1972-428	36,7	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)	
' <i>Mixohyrax</i> '	<i>niloticus</i>	SMNS 12624	67,7	Werth Tomoscope HV 500	Intercontec (Niederwinkling, Germany)	
<i>Saghattherium</i>	<i>antiquum</i>	SMNS 12621	135,4 (67,7)	Werth Tomoscope HV 500	Intercontec (Niederwinkling, Germany)	
<i>Helioseus</i>	<i>insolitus</i>	HGL51-33	80	-	ESRF (Grenoble, France)	
<i>Helioseus</i>	<i>insolitus</i>	HGL51-67	99,5	Viscom Xray inspection X8050-16	IPHEP (Poitiers, France)	
<i>Helioseus</i>	<i>insolitus</i>	HGL51-56	36,7	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)	
<i>Titanohyrax</i>	<i>cf. tantulus</i>	HGL53-01	41	XtremCT	MEDES (Toulouse, France)	
<i>Seggeurius</i>	<i>amourensis</i>	K210	67,8	Viscom Xray inspection X8050-16	IPHEP (Poitiers, France)	
? <i>Microhyrax</i>	sp.	HGL50-51; HGL50-50	18,8	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)	
Sp. indet.		CBI-1-588	18,8	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)	
Sirenia						
<i>Dugon</i>	<i>dugon</i>	UM2 N-170	36,7	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)	
Sp. indet.		ONM CBI-1-542	18,8	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)	
<i>Prorastomus</i>	<i>sirenoides</i>	BMNH 44897	79	Metris X-Tek HMX ST 225	BMNH (London, England)	
Proboscidea						
<i>Numidotherium</i>	<i>koholense</i>	pétreux isolé sans numéro; UOK1(KA1-18 HO, holotype); UOK5 (KB3)	18,8	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)	
<i>Elephas</i>	<i>maximus</i>	UM2 N-177	420	MultiDetector CT scanner General Electric Lightspeed VCT	CHRLM (Montpellier, France)	
<i>Loxodonta</i>	<i>africana</i>	MHN-Aix VE-2011- 69	283	MultiDetector CT scanner Somatom Definition AS, Siemens Health care	CPCLL (Castelnau-le- Lez, France)	
Embrithopoda						
<i>Arsinoitherium</i>	<i>zitteli</i>	BMNH 8800	79	Metris X-Tek HMX ST 225	BMNH (London, England)	
Xenarthra						

	<i>Euphractus</i>	<i>sexcinctus</i>	UM2 N-67	18,8	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)
Eulipotyphla						
	<i>Erinaceus</i>	<i>europaeus</i>	UM2 N-483; UM2 N-395	18,8	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)
Marsupialia						
	<i>Didelphis</i>	sp.	UM2 N-320; UM2 N-321	18,8	Skyscan 1076	MRI (Montpellier, France)

Tableau 1. Liste des spécimens scannés pour cette étude. Abréviations, BMNH: British Museum of Natural History, London; CHRLM: Centre Hospitalier Universitaire Lapeyronie, Montpellier; CPCLL: Clinique du Parc, Castelnau-le-Lez; ESRF : European Synchrotron Radiation Facility ; HZB: Helmholtz Zentrum, Berlin; IPHEP : Institut International de Paléoprimatologie Paléontologie Humaine : Evolution et Paléoenvironnements ; MEDES: Institut de Médecine et de Physiologie Spatiales, Toulouse; MHN-aix: Muséum d’Histoire Naturelle, Aix-en-Provence; MNHN: Museum National d’Histoire Naturelle, Paris ; MRI: Montpellier Rio Imaging; NMB: Naturhistorisches Museum, Basel; ONM : Office National des Mines , Tunis ; OUM : Oxford University Museum ; SMF: Forschungsinstitut und Naturmuseum, Senckenberg; SMNS : Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart; UM2: Université de Montpellier II -Sciences et Techniques du Languedoc- ; UMZC: University Museum of Zoology, Cambridge ; ZMB: Zoological Museum of Berlin.

3.4. Présentation du pétreux, du labyrinthe osseux et de l’endocrâne. (Figs. 5 et 6).

Vue ventrale du basicrâne, pétreux in situ (Fig. 5A). Le pétreux (pérotique, rocher, en clair sur Fig. 5A) est situé au centre du basicrâne, et s’articule généralement avec le squamosal (l’écaille, Sq) et l’alisphénoïde (Ali) rostralement, le basioccipital (Bas) médialement et l’exoccipital (Exo, dans lequel est percé le foramen magnum (trou occipital, Fm) pour la moelle épinière) caudalement. Cet os est divisé en deux parties : la pars cochlearis (Pcoc), plus médiale, qui correspond à la capsule osseuse de la cochlée, et la pars canicularis (Pcan), plus latérale, qui correspond à la capsule osseuse du vestibule. Cette séparation passe virtuellement par le sillon facial (sulcus facialis, Sfac).

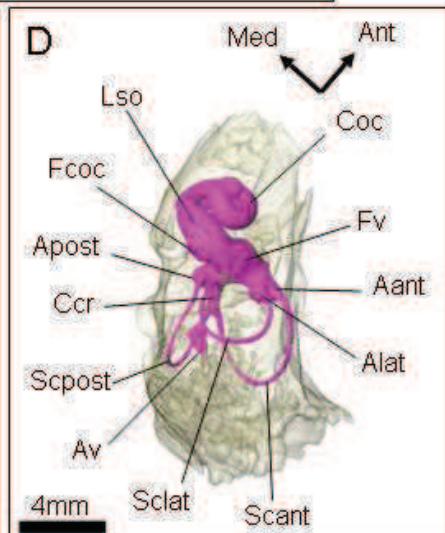
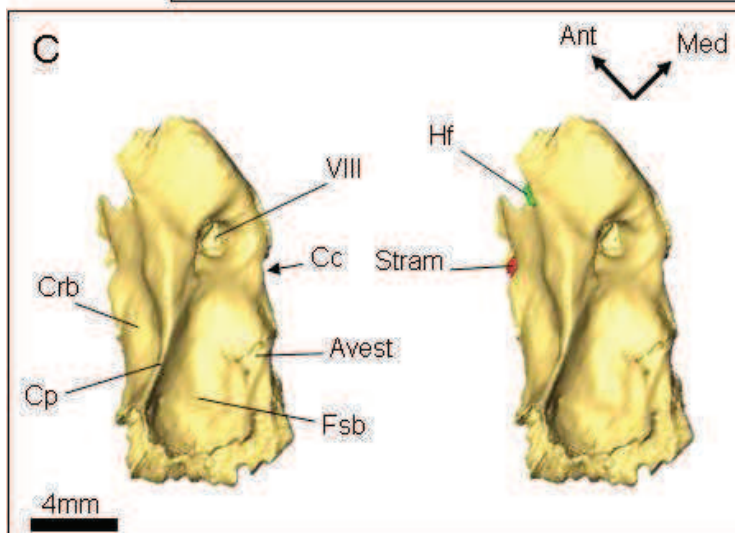
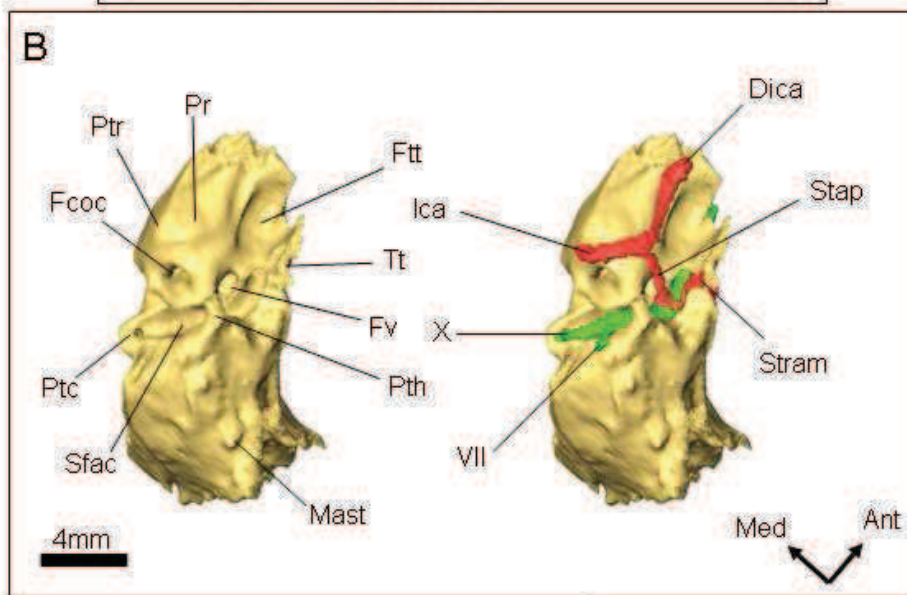
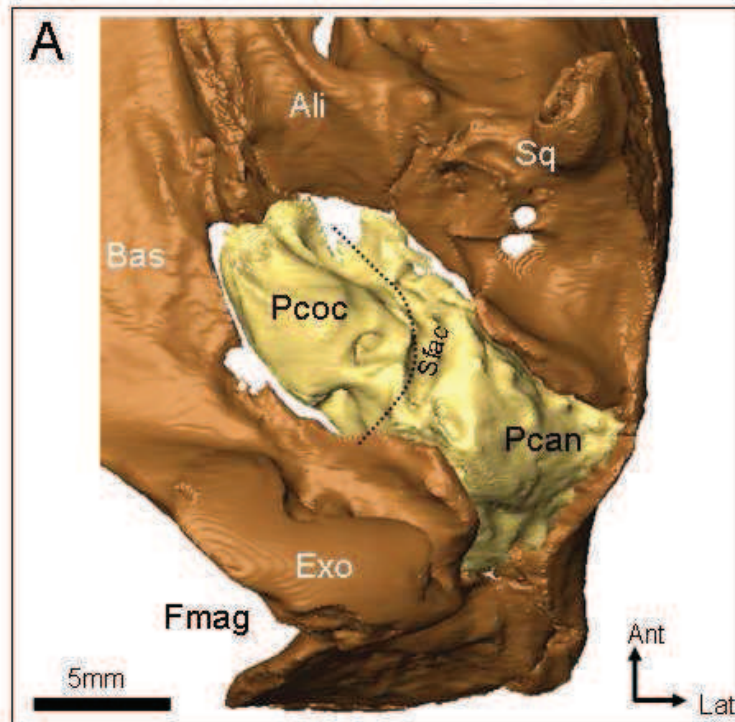


Figure 5. Reconstruction digitale du basicrâne (A), du pétreux (B, face ventrale, C, face dorsale) et du labyrinthe osseux (D, vue ventro-latérale, pétreux en transparence) de *Plesiorocyteropus germainepetterae*. VII : nerf facial ; VIII : méat auditif interne pour le nerf vestibulo-cochléaire ; X : branche auriculaire du nerf vague ; Aant : ampoule antérieure ; Alat : ampoule latérale ; Apost : ampoule postérieure ; Ali : alisphenoïde ; Ant : direction antérieure ; Av : aqueduc vestibulaire ; Bas : basisphenoïde ; Cc : canaliculus cochleae ; Ccr : crus commune ; Coc : canal cochléaire ; Cpet : crista petrosa ; Crb : face cérébelleuse ; Dica : branche distale de l'artère carotide interne ; Exo : exoccipital ; Fcoc : fenestra cochleae ; Fmag : foramen magnum ; Fsb : fossa subarcuata ; Ftt : fossa tensor tympani ; Fv : fenestra vestibuli ; Hf : hiatus Fallopii ; Ica : artère carotide interne ; Lat : direction latérale ; Lso : lamina secundaria osseuse ; Mast : apophyse mastoïde ; Med : direction médiale ; Pcan : pars canicularis ; Pcoc : pars cochlearis ; Pr : promontoire ; Ptc : processus tympanique caudal ; Pth : processus tympanohyal ; Ptr : processus tympanique rostral ; Scant : canal semicirculaire antérieur ; Sclat : canal semicirculaire latéral ; Scpost : canal semicirculaire postérieur ; Sfac : sulcus facial ; Sq : squamosal ; Stap : artère stapédienne ; Stram : ramification de l'artère stapédienne ; Tt : tegmen tympani.

Pétreux isolé, face ventrale (Fig. 5B). Les structures majeures de la pars cochlearis sont, caudalement, la fenestra cochleae (fenêtre ronde, Fcoc) qui accueille la membrane tympanique secondaire, la fenestra vestibuli (fenêtre ovale, Fvest) qui accueille le pied du stapes (étrier), le promontoire (Pr, une éminence bulbeuse recouvrant ventralement le canal cochléaire) et le processus tympanique rostral (Ptr), qui participe plus ou moins à la constitution de la bulle tympanique. Rostralement se trouve la fosse pour le muscle tenseur du tympan (fossa tensor tympani ou fossa muscularis major, Ftt). La pars canicularis porte l'apophyse mastoïde (pars mastoidea, Mast) qui peut être plus ou moins développée et être exposée ou non à l'arrière du crâne. Elle peut porter caudolatralement une protubérance pour le muscle sternocleidomastoideus (tubercule mastoïdien ou processus paroccipital du

pétreux). Caudalement, latéralement à la fenêtre ronde, se trouvent le processus tympanique caudal du pétreux (Ptc) et le processus tympanohyal (Pth). Ce dernier s'articule avec le complexe stylohyoïdien.

La morphologie de certains tissus mous peut être reconstituée à partir des traces (canaux, sulci, foramen etc...) laissées sur la face ventrale du pétreux. Il s'agit : i) en rouge sur la figure 5B, du passage de l'artère carotide interne (branche proximale, Ica) et de ses ramifications (une branche distale, aussi appelée branche transpromontoire (Dica) et une branche stapédienne (Stap) avec ses propres ramifications (Stram)), ii) en vert sur la figure 5B, de certains nerfs (le nerf facial (VII) et, parfois, la branche auriculaire du nerf vague (mastoid canaliculus, X)).

Pétreux isolé, face dorsale (Fig. 5C). La face dorsale du pétreux participe à la boîte crânienne. Elle est divisée en deux facettes : i) l'une est exposée à un hémisphère cérébral (facette cérébrale, Crb) et porte le hiatus Fallopii (Hf) pour le passage du nerf grand pétreux (une branche du nerf facial) et un ou plusieurs foramen pour l'artère stapédienne (Stram), ii) l'autre est exposée au cervelet (face cérébelleuse) et porte le méat auditif interne (entrée du nerf vestibulo-cochléaire dans le pétreux, VIII), le canaliculus cochleae (aqueduc cochléaire ou conduit périlymphatique, Cc) et l'aqueduc vestibulaire (conduit endolymphatique, Av) pour le drainage de la périlymphe et de l'endolymphe respectivement, ainsi que la fossa subarcuata (Fsb), plus ou moins profonde qui accueille le lobe flocculaire du cervelet. Les deux facettes sont séparées par la crista petrosa (crista tentorica, Cpet).

Labyrinthe osseux, pétreux en transparence (Fig. 5D). Le labyrinthe osseux (en violet) est la capsule osseuse de l'oreille interne. Il se compose : i) du canal cochléaire (Coc) plus ou moins enroulé et échancré par une lame spirale, la lamina secundaria osseuse (Lso), et ii) du vestibule osseux, qui porte les trois canaux semicirculaires : l'un à peu près horizontal,

nommé le canal latéral (Sclat), et deux autres verticaux, les canaux antérieur (Scant) et postérieur (Scpost). Chaque canal comporte sa propre ampoule (Aant, Alat, Apost). Chez les mammifères, le canal semicirculaire antérieur est fusionné au canal postérieur et ensemble ils forment une crus commune (crus communis, Ccr). Chez certaines espèces, e.g. *Orycteropus* (Ekdale, 2009, 2013), le canal latéral et le canal postérieur peuvent aussi fusionner et ils forment alors une crus commune secondaire (crus communis secundaria).

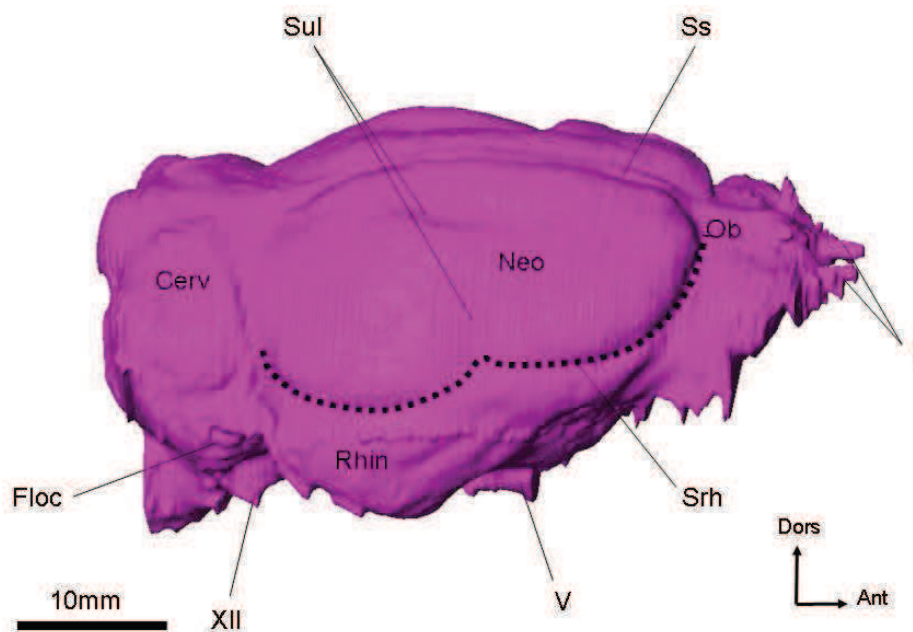


Figure 6. Reconstruction digitale du moulage endocranien de *Plesiorhycteropus germainepetterae* en vue dorso-latérale. I : nerf olfactif ; V : branche maxillaire du nerf trijumeau ; XII : nerf hypoglosse ; Ant : direction antérieure ; Cerv : cervellet ; Dors : direction dorsale ; Floc : lobe flocculaire ; Neo : neopallium ; Ob : bulbes olfactifs ; Rhin : rhinencéphale ; Srh : scissure rhinale (en pointillé) ; Ss : sinus sagittal ; Sul : sillons du neopallium.

Moulage endocrânien (Fig. 6). Le moulage de la cavité endocrânienne reflète étroitement la morphologie du cerveau que celle-ci contenait. On y reconnaît les bulbes olfactifs (Ob) à l'avant, puis les hémisphères cérébraux (cereberum), eux-mêmes séparés horizontalement par

la scissure rhinale (Srh) en un neopallium (empreinte du néocortex, Neo) et un rhinencéphale (empreinte du cortex piriforme aussi appelé paleopallium, Rhin). Les espèces dont le rhinencéphale est très développé sont dites macrosmatiques, tandis que les autres, au neopallium plus développé, sont dites microsmatiques (Dechaseaux, 1962). Chez de nombreuses espèces, le neopallium porte des sillons corticaux (Sul) qui peuvent être plus ou moins nombreux et marqués. Un cerveau dont le neopallium ne porte pas ou peu de sillons sera dit lissencéphalique, alors qu'un cerveau portant de nombreux sillons sera dit gyrencephalique (Dechaseaux, 1962). Les deux hémisphères sont séparés par le sinus sagittal (Ss). Caudalement, le cervelet (cerebellum, Cerv) porte les lobes floculaires (Floc) qui se logent dans la fossa subarcuata (Fig. 5C). Le cervelet peut être situé à peu près au même niveau que les hémisphères cérébraux et les lobes olfactifs. Dans ce cas, le cerveau est arrangé de façon linéaire. Dans d'autres cas, comme chez l'Homme ou l'Eléphant par exemple (Dechaseaux, 1962), le cervelet et les lobes olfactifs sont situés plus bas par rapport à la marge dorsale des hémisphères. Le cerveau prend alors un aspect incurvé. Les impressions laissées par certains nerfs crâniens (nerf olfactif (I), chiasma des nerfs optiques, branche maxillaire du nerf trijumeau (V), nerf vestibulo-cochléaire, nerf hypoglosse (XII)) peuvent aussi être observées directement sur le moulage endocrânien.

Partie I

Basicrâne, pétreux et labyrinthe osseux

Chapitre 1

Bibymalagasia, Tubulidentata et Tenrecoidea

A. Résumé

L'ordre des Bibymalagasia est de façon consensuelle rapporté aux Afrotheria depuis quelques années (Kemp, 2005; Beck et al., 2006; Werdelin et Sanders, 2010). Il est uniquement représenté par deux espèces subfossiles, du genre *Plesiorycteropus*, provenant du Quaternaire de Madagascar (MacPhee, 1994). Ce genre est documenté par du matériel postcrânien et crânien (deux arrières-crânes avec leurs basicrânes bien préservés). A noter qu'aucun reste dentaire n'a pour l'instant été découvert (MacPhee, 1994). *Plesiorycteropus* n'est pas à proprement parler un taxon ancien puisqu'il est daté de 2000 ans environ (Burney et al., 2004). Toutefois, l'origine évolutive de cet ordre pourrait bien remonter au Paléogène, une période au cours de laquelle les premiers représentants de cet ordre se seraient retrouvés isolés sur l'île de Madagascar (Patterson, 1975). La plupart des analyses phylogénétiques récentes soutiennent que les Bibymalagasia constituent le groupe frère des Tubulidentata (Asher et al., 2003: fig. 2; Horovitz, 2004; Holroyd and Mussell, 2005; Asher et al., 2005: fig. 9A; Beck et al., 2006; Asher, 2007: fig. 2). Ainsi, en l'absence d'un registre fossile paléogène des Tubulidentata (Lehmann, 2006, 2009), une étude comparative de la région auditive des Bibymalagasia avec celle des Tubulidentata pourrait théoriquement permettre de reconstituer la morphologie de la région auditive de leur ancêtre commun, supposé paléogène. Cette étude de *Plesiorycteropus* s'était donc, dans un premier temps, inscrite dans cette optique (un article, soumis à Journal of Systematic Paleontology). Toutefois, la publication concomitante d'une analyse phylogénétique moléculaire basée sur des séquences de collagène obtenues à partir des os de *Plesiorycteropus* et plaçant ce dernier parmi les Tenrecoidea (Chrysochloridae + Tenrecidae) en tant que groupe frère des Tenrecidae (Buckley, 2013) nous a forcé à réviser le cadre conceptuel de notre étude. En effet, cette nouvelle analyse moléculaire appuie les conclusions de MacPhee (1994) qui soutenait que les ressemblances entre Tubulidentata et

Bibymalagasia sont plus certainement dues à des adaptations convergentes à un mode de vie similaire (i.e. entomophagie, fouissage et/ou arboricole) qu'à une ascendance commune.

Cette ambiguïté sur la position phylogénétique des Bibymalagasia encourage la recherche de nouveaux caractères qui pourraient permettre d'apporter de nouveaux éléments de discussion à cette question non encore résolue. L'anatomie, autant crânienne que postcrânienne, de *Plesiorhycteropus* a été décrite de façon tout à fait complète par MacPhee (1994) et la région auditive a fait l'objet d'une attention toute particulière de la part de cet auteur, ainsi que de Thewissen (1985). Seul le labyrinthe osseux de *Plesiorhycteropus* n'a encore fait l'objet d'aucune étude et est donc susceptible de livrer de nouveaux caractères morphologiques pouvant se révéler phylogénétiquement intéressants.

Grâce à la microtomographie à rayon-X, les deux arrière-crânes connus de *Plesiorhycteropus* ont pu être scannés et leurs labyrinthes osseux reconstitués. Nous avons choisi d'étudier ces derniers, d'une part par une approche comparative classique, et d'autre part par géométrie morphométrique tridimensionnelle (Lebrun et al., 2010). Les oreilles internes de *Plesiorhycteropus* ont ainsi été comparées à celles de divers afrothères : Hyracoidea, Tenrecoidea, Macroscelidea (dont le genre fossile *Chambius*) et Tubulidentata (dont deux représentants fossiles du genre *Amphiorhycteropus*), soit 46 spécimens.

Une analyse en composante principale (ACP) de la forme du labyrinthe osseux des afrothères discrimine parfaitement le labyrinthe osseux des deux espèces de *Plesiorhycteropus* de ceux des autres afrothères inclus dans l'analyse, ce qui soutient le placement de *Plesiorhycteropus* dans un ordre qui lui est propre.

Les résultats de cette analyse ont ensuite été représentés sous la forme d'un arbre phénétique dans lequel les deux espèces de *Plesiorhycteropus* se branchent plus près des Tubulidentata que des autres afrothères. Ce résultat souligne la grande proximité

morphologique du labyrinthe osseux de ces taxons qui se manifeste par une forme similaire du canal cochléaire, de la fenêtre vestibulaire (plutôt arrondie), du canal latéral (plutôt elliptique) et par la réduction de la lamina secundaria osseuse. Si ces similitudes constituent un signal phylogénétique, alors elles peuvent être interprétées comme pouvant soutenir le clade unissant Tubulidentata et Bibymalagasia. Dans le cas inverse, la grande ressemblance entre les labyrinthes osseux de ces deux taxons serait due à des convergences. Ces dernières pourraient avoir été induites par le fait que la morphologie du labyrinthe osseux est directement dépendante des fonctions auditives et d'équilibration (assurées par la cochlée et le vestibule respectivement) qui sont elles-mêmes plus ou moins directement reliées à l'évolution du mode de locomotion et aux conditions environnementales (West, 1985 ; Spoor et al., 2002 ; Yang et Hullar, 2007). Si tel est le cas, alors il se pourrait que le labyrinthe osseux de *Plesiorcyteropus* ait pu évoluer à partir de celui d'un ancêtre commun avec les Tenrecoidea. Un caractère qui semble soutenir cette hypothèse est l'absence partagée de crus commune secondaire, c'est à dire, d'une fusion entre le bras postérieur du canal semicirculaire latéral et le bras ampullaire du canal semicirculaire postérieur, primitivement présente chez les mammifères placentaires basaux (voir Discussion 5.2 du chapitre 1.B.). Cette structure est en effet absente chez *Plesiorcyteropus*, les Tenrecidae et la plupart des Chrysochloridae (Crumpton, Comm. Pers.), alors qu'elle est constamment présente chez les Tubulidentata actuels et fossiles.

D'aucun pourrait douter de la robustesse de nos résultats étant donné qu'il manque à cette analyse un échantillonnage de Chrysochloridae plus complet. En effet, ne nous étant pas dirigés initialement vers une comparaison des Bibymalagasia avec les Tenrecoidea spécifiquement, un seul chrysochloridé de l'espèce *Chrysochloris asiatica* a pu être scanné et inclus ici. Il apparaît très isolé des autres afrothères dans nos analyses. Ainsi, nous ne pensons pas que le sous-échantillonnage de Chrysochloridae affecte beaucoup nos résultats ;

d'ailleurs, l'oreille interne de ces derniers est très autapomorphique (Ekdale, 2013 ; Crumpton, Comm. Pers.). Il est néanmoins prévu dans un avenir proche une collaboration avec Nick Crumpton (University Museum of Zoology, Cambridge) et Thomas Lehmann (Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Frankfurt), afin de pallier à ce manque.

Enfin, un dernier point soulevé par cette analyse est celui de la variabilité interspécifique chez les *Bibymalagasia*. En effet, l'amplitude de la variabilité intraspécifique du labyrinthe osseux chez *Orycteropus afer* et *Tenrec ecaudatus* recouvre complètement celle des caractères qui distinguent l'oreille interne des deux espèces de *Plesiorycteropus* (degrés d'enroulement du canal cochléaire, forme de la fenêtre vestibulaire, présence ou absence de lacune apicale et plusieurs autres mesures prises sur les canaux semicirculaires). Ainsi, bien que les oreilles internes de chacune des espèces de *Plesiorycteropus* soient différentes, ces différences apparaissent du domaine de la variation interspécifique observée chez les espèces actuelles hypothétiquement proches des *Bibymalagasia*.

B. Anatomie comparée du labyrinthe osseux des Bibymalagasia, des Tubulidentata et des Tenrecoidea

Ce sous-chapitre correspond à l'article suivant:

Benoit J., Lehmann T., Vatter M., Lebrun R., Merigeaud S., Costeur L., Tabuce R. (In prep.)
Comparative anatomy and three dimensional geometric-morphometric study of the bony labyrinth of Bibymalagasia (Mammalia, Afrotheria).

1. Abstract

Plesiorcyteropus (Malagasy aardvarks) is the sole genus belonging to an extinct mammalian order that lived in Madagascar until recent time, the Bibymalagasia. Their systematic and phylogenetic position is controversial. Firstly, given that *Plesiorcyteropus* morphologically resembles an aardvark (Tubulidentata), many authors have related them to Tubulidentata. Secondly, a more recent molecular analysis has proposed that they belong to Tenrecoidea, along with Tenrecidae (tenrecs and otter-shrews) and Chrysochloridae (golden moles). This context of competing phylogenetic hypotheses is stimulating for the investigation of new characters for phylogenetic inferences. Here we used the non-invasive methods of micro-CT scanning, digital reconstruction and three-dimensional geometric-morphometric analysis of shape to investigate the morphology of the bony labyrinth (osseous inner ear) of the holotype skulls of both known species of Bibymalagasia: *Plesiorcyteropus madagascariensis* and *P. germainepetterae*. Firstly, we find that the bony labyrinth of Bibymalagasia is distinctive from that of other afrotherians examined, supporting their ordinal distinctiveness. Secondly, the PCA and the Neighbour Joining tree on labyrinthine shape data show that the bony labyrinths of both *Plesiorcyteropus* more closely resemble those of tubulidentates than to that of any other afrotherian. If this similarity reflects phylogeny, then it

could support a sister-group relationship between Bibymalagasia and Tubulidentata. Conversely, if it is homoplastic, there is one character that could support the clade uniting Bibymalagasia and Tenrecoidea: the shared absence of a secondary common crus (partial fusion of the lateral and posterior semicircular canals). Indeed, this character is primitively present in extant and extinct Tubulidentata investigated. We also find that when compared to living tubulidentates and tenrecoids, the bony labyrinth of both species of *Plesiorycteropus* reveals a certain degree of variation that rather suggests intra- instead of inter-specific variability.

2. Introduction and systematic background

Bibymalagasia is an order of Malagasy mammals represented by the sole sub-fossil genus *Plesiorycteropus* (Patterson, 1975; MacPhee, 1994). This genus lived approximately 2000 years BP (Burney et al., 2004). It is often called the ‘Malagasy aardvark’ because of some morphological similarities it shares with true African aardvarks (genus *Orycteropus*) (e.g. Lamberton, 1946; Patterson, 1975; Wible, 2012). In fact the generic name *Plesiorycteropus*, as it was defined by Filhol (1895), means “near *Orycteropus*”. Nowadays, the African species *Orycteropus afer* is the sole representative of the Tubulidentata, but this order was much more diversified and widespread in the past, including occurrences in Pakistan, Middle East, Greece and France (Tabuce et al., 2008; Lehmann, 2006, 2009). Orycteropodidae represents the sole family of the order Tubulidentata since Plesiorycteropodidae (including *Plesiorycteropus*) were assigned to their own order by MacPhee (1994). For this author, most similarities shared by Orycteropodidae and Plesiorycteropodidae were likely acquired convergently due to their fossorial habits and adaptation to digging (or climbing) and ant-eating. Therefore he erected the new mammalian

order Bibymalagasia in "recognition of the distinctiveness of *Plesiorycteropus*" (MacPhee, 1994: 201). The systematic and phylogenetic positioning of Plesioryctropodidae among mammals is a long standing debate. Indeed, the evolutionary history of Plesioryctropodidae is all the more complicated by the fact that they display a mixture of both apomorphic and plesiomorphic characters (see MacPhee, 1994) which testifies to the great antiquity of the lineage that led to the Quaternary genus *Plesiorycteropus*. Their origin could even be dating back to the Eocene epoch or even earlier, at the time when their first representatives landed on Madagascar (Patterson, 1975).

Since the work of MacPhee, many subsequent phylogenetic analyses have however supported a sister-taxa relationship between Bibymalagasia and Tubulidentata (Asher et al., 2003: fig. 2; Horovitz, 2004; Holroyd and Mussell, 2005; Asher et al., 2005: fig. 9A; Asher, 2007: fig. 2), while some others branch it elsewhere among Afrotheria (Asher et al., 2005: fig. 9B) or elsewhere in the mammalian tree (Asher et al., 2003: fig. 5B; Asher, 2007: fig. 1). Consequently, many recent workers preferred to avoid debating possible affinities and accepted MacPhee's hypothesis that Bibymalagasia is a distinct mammalian order of unclear affinities (e.g. McKenna and Bell, 1997; Lehmann, 2009).

In parallel, recent molecular studies have greatly increased confidence in placental phylogeny and gave support to a new clade nesting Tubulidentata with some other African placental mammals (e.g. elephants, hyraxes and elephant-shrews) (Stanhope et al., 1998; Springer et al., 2004). Since the discovery of this clade, called Afrotheria, many recent morphological, combined morphological and molecular, and supertree analyses have supported the inclusion of Bibymalagasia into Afrotheria (Asher et al., 2003: fig. 2; Asher et al., 2005: fig. 9A; Beck et al., 2006; Asher, 2007: fig. 2). Consequently the inclusion of Bibymalagasia into Afrotheria has been generally accepted (Kemp, 2005; Werdelin and Sanders, 2010). Recently, a crucial work based on molecular sequence obtained from fossil

bone collagen of Bibymalagasia has deeply clustered *Plesiorycteropus* into Afrotheria and Tenrecoidea (Chrysochloridae + Tenrecidae), as the sister group of Tenrecidae (Buckley, 2013). Hence, this recent study definitely shows that Bibymalagasia belong to Afrotheria. More disputable is the nesting of *Plesiorycteropus* within Tenrecoidea, because the interordinal relationship in the tree obtained by Buckley (2013: fig. 4) is not consistent with those elsewhere proposed (e.g. Stanhope et al., 1998; Springer et al., 2004). The most striking examples are the branching of *Orycteropus* within Paenungulata as the sister-group of Hyracoidea, or that of the Macroscelidea *Petrodromus* at the base of the afrotherian tree (Buckley, 2013: fig. 4). Interestingly, a clade uniting Tenrecoidea and *Plesiorycteropus*, as figured in Asher et al. (2005: fig. 9B), would be supported by three homoplastic morphological characters (optic foramen smaller than the sphenorbital fissure, humeral head standing superior to the greater tuberosity, reduced pubic symphysis). MacPhee (1994) did not use Tenrecoidea in his matrix, but he used *Tenrec ecaudatus* as chief taxon to code the Soricomorpha. None of his analyses, whatever the assumption, support a clade clustering *Plesiorycteropus* with Soricomorpha (MacPhee, 1994). On the contrary, the parsimony analysis of his full datamatrix supports the clade (*Plesiorycteropus*, Orycteropodidae) with three characters: the reappearance of the percranial canal, the presence of thoracolumbar transarcual canals and the presence of a lateral process of the ischium. These synapomorphies were latter supplemented by six other characters (loss of the subarcuata fossa, expanded trochlear facet of the radius, presence of more than five sacral vertebrae, anterior process of the pubis absent, presence of a cotylar fossa of the astragalus and posteromedial flange of the astragalus present) in the works of Asher (2005, 2007) and Asher et al. (2003, 2005). Unfortunately, all these characters (except the presence of the lateral process of the ischium) are again homoplastic within afrotherians or placentals, and their presence in Tubulidentata and Bibymalagasia could be the result of their convergent adaptation to fossorial habits and

ant-eating (robust limbs for digging (or climbing) and slender masticatory apparatus) (MacPhee, 1994). Wible (2012) pointed out some similarities of the middle ear between *Orycteropus* and *Plesiorycteropus*, but whether they constitute true shared derived trait remains to be addressed. In a recent paper, it has been proposed that Bibymalagasia and Tubulidentata could share the presence of a unique morphological trait on the neopallium (Benoit et al., 2013e¹). Indeed, using X-ray tomography and microtomography (CT-scan) to investigate the endocranial casts of afrotherian mammals, these authors found that Bibymalagasia and Tubulidentata were the only species that share a contact between the praesylian sulcus and the lateral sulcus of the neopallium . Being absent in other mammals, and even in fossorial species, this character could constitute a robust synapomorphy of Tubulidentata and Bibymalagasia. It chiefly demonstrates the importance of new characters for systematic and phylogenetic discussions and the rich potential of CT-scan surveys of fossils to provide useful new characters.

CT-scanning is a non-destructive and non-invasive technique that allows the study of previously hardly accessible structures such as the endocranial cast and the bony labyrinth (osseous inner ear) of extant and extinct species. As a consequence, the number of CT-scan assisted studies of the bony labyrinth of vertebrate has dramatically increased during last two decades (e.g. Spoor and Zonneveld, 1995; Spoor et al., 2002; Lebrun et al., 2010; Orliac et al., 2012a; Ekdale, 2013). Dental anatomy has been and continues to be one of the major sources of character to assess mammal phylogeny and relationships. It is also true in Tubulidentata in which the columnar, rootless and hypselodont teeth, made of hundreds of tubular prisms of dentine, has inspired their ordinal name (Holroyd and Mussel, 2005). However, the use of tooth morphology to determine tubulidentates relationship is limited by their simple dental pattern, displaying neither cusps nor crests (Lehmann, 2009). Moreover, dental characters are

¹ See chapter 5

not available for Bibymalagasia since *Plesiorcyteropus* is known by post-cranial and basicranial material only and no maxillaries, mandibles, nor isolated teeth have been found yet (MacPhee, 1994; Lehmann, 2009). Fortunately, at least two specimens of *Plesiorcyteropus* preserved their ear region (MNHN-MAD 327 and MNHN-MAD 328). Consequently, in the absence of further new dental material documenting the teeth morphology in *Plesiorcyteropus*, to study the bony labyrinth of *Plesiorcyteropus* seems the best way to bring new and previously unpublished characters to the debate on the systematic position of Bibymalagasia.

3. Material and methods

3.1. Material. The holotypes of both species of *Plesiorcyteropus*, housed at the Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Paris (France), were scanned. They consist of MNHN-MAD 327 (*P. germainepetterae*) and MNHN-MAD 328 (*P. madagascariensis*) (Fig. 1). Scans were done at the AST-RX μ Ct-scanning station v tome xL 240 (Paris, France) with a voxel size of 35.7 μ m (MAD 327) and 39.7 μ m (MAD 328). Segmentation and 3D reconstructions of their bony labyrinth were done using Avizo 6.3 (VSG) software. The bony labyrinths of these specimens were compared to those of four species of Tenrecoidea (three Tenrecidae, one Chrysochloridae), to the extant aardvark *Orycteropus afer*, and to two species of fossil aardvarks, *Amphiorcyteropus gaudryii* (type species of the genus *Amphiorcyteropus* Lehmann, 2009) from the upper Miocene of the Island of Samos (Greece) and *Amphiorcyteropus depereti* (NMB Rss. 55, the holotype of the species) from the Pliocene of Perpignan (France) (see Annexe 1.1 for a list).

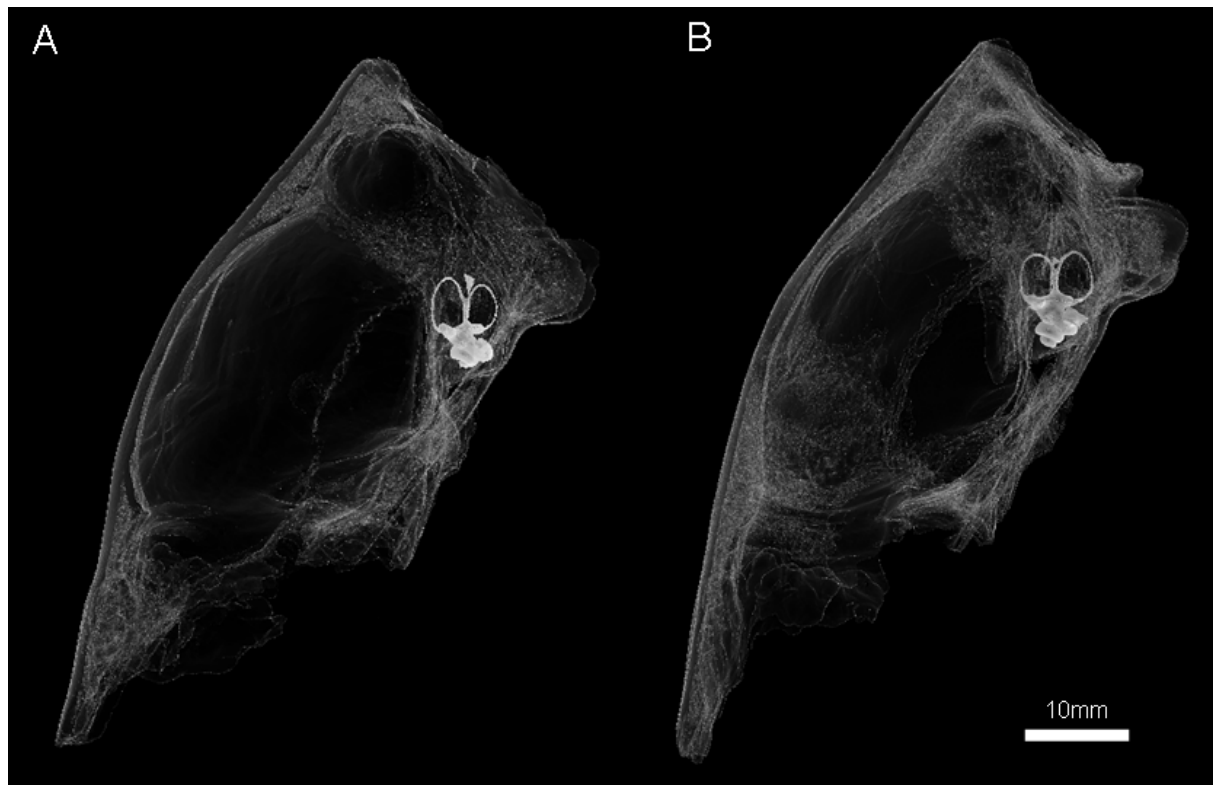


Figure 1. CT-reconstruction of the skulls and bony labyrinth of holotypes of *Plesiorycteropus germainepetterae* (MNHN MAD-327) (A) and *P. madagascariensis* (MNHN MAD 328) (B) in lateral view.

3.2. Measurement protocol. Measurements of all specimens' bony labyrinth (Table 1) were performed with Avizo 6.3. A summary of the measurement protocol is provided in figure 2. The length of the bony labyrinth is the greatest length of the bony labyrinth from the ventral most border of the cochlear canal to the dorsal most point of the posterior semicircular canal when viewed in posterior view (Fig. 2A). The stapedial ratio (Segall, 1970) is the quotient of the length and the width of the fenestra vestibuli (Fig. 2B). A stapedial ratio exceeding 1.6 corresponds to a rather oval fenestra vestibuli, while a value below 1.6 corresponds to a rather rounded aperture (Benoit et al., 2013b). The number of turns of the cochlear canal corresponds to the number of turns completed by the canal from its apex to the end of the primary bony lamina (Fig. 2C), in degrees (Geisler and Luo, 1996). The cochlear

length was measured along the spiral of the cochlear canal taken from its apex to the most proximal end of the primary bony lamina (Fig. 2C). The cochlear ratio, or aspect ratio of the cochlear canal (see Ekdale, 2009), corresponds to the quotient between the width and the height of the cochlear canal when viewed in profile (Fig. 2D). The diameter of the cochlear canal corresponds to the width between the posterior most point of the centre of the lumen of the cochlear canal and the anterior-most one (Fig. 2C). The angles between the planes of two semicircular canals are measured when the plane of both semicircular canals are perpendicular to the field of view (see Ekdale, 2009) (Fig. 2E, F, G). The ventral expansion of the posterior semicircular canal (V.e.p) (equivalent to the sagittal labyrinthine index of Spoor and Zonneveld (1995)) is measured when the plane of the lateral semicircular canal is parallel to the horizon (Fig. 2B). After Spoor and Zonneveld (1995) this measure is the ratio of the distances between the level of the ventral-most point of the lumen of the posterior semicircular canal and the plane of the lateral semicircular canal, and that between the level of the dorsal-most point of the posterior canal and the plane of the lateral semicircular canal. The dorsal expansion of the anterior semicircular canal (D.e.a) (equivalent to the extension of the anterior semicircular canal projecting to the dorsal-most point of the posterior semicircular canal of Schmelzle et al., 2007) is measured when the plane of the lateral semicircular canal is parallel to the horizon and the plane of the posterior semicircular canal is perpendicular to the field of view (Fig. 2B). This measure is the ratio of the distances between the level of the dorsal-most point of the lumen of the posterior semicircular canal and the level of the dorsal-most point of the lumen of the anterior one, and the length between the dorsal-most point of the lumen of the posterior semicircular canal and the ventral-most point of the anterior semicircular canal and the surface of the vestibule. The radius of a semicircular canal is half

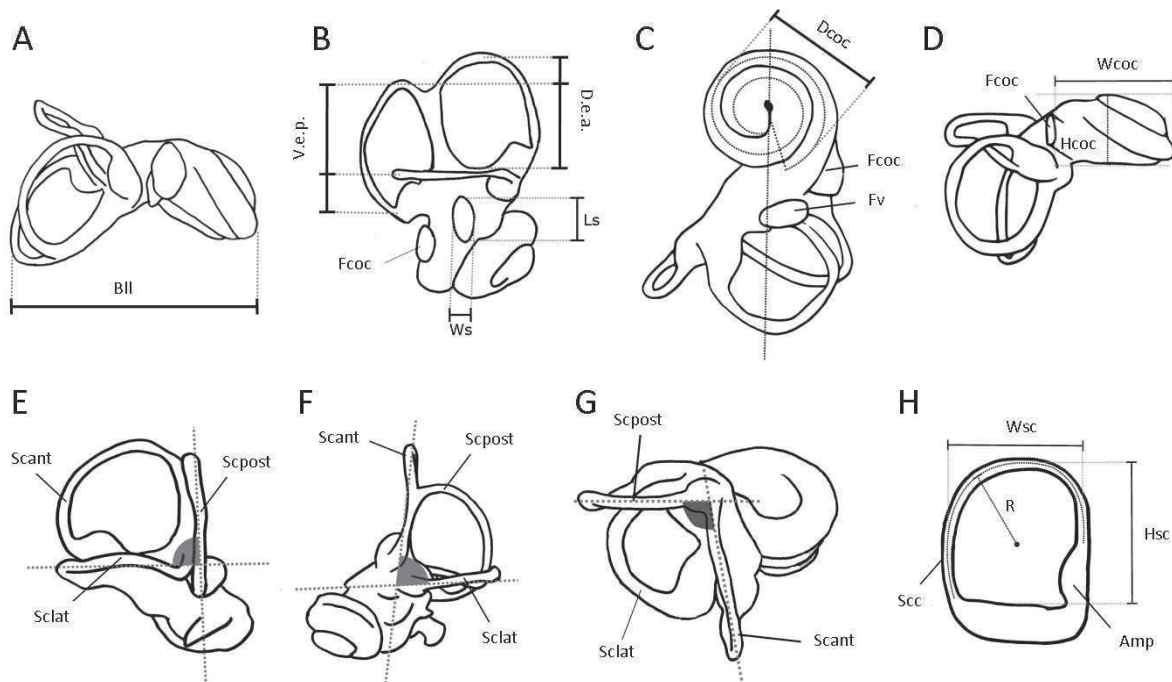


Figure 2. Measurement protocol on the bony labyrinth. A: measurement of the length of the bony labyrinth; B: measurement of the ventral exposure of the posterior canal (V.e.p.), dorsal exposure of the anterior canal (D.e.a.) and stapedia ratio (lateral view); C: measurement of the cochlear diameter (Dcoc), cochlear coiling and cochlear length (Ventral view or apical view of the cochlear canal); D: measurement of the cochlear aspect ratio (Cochlear canal viewed in profile); E: measurement of the angle between the posterior and lateral semicircular canals (field of view perpendicular to the planes of the posterior and lateral semicircular canals); F: measurement of the angle between the lateral and anterior semicircular canals (posterior view); G: measurement of the angle between the posterior and anterior semicircular canals (dorsal view); H: Measurements of the width, height and radius of a semicircular canal; Bll: length of the bony labyrinth; Dcoc: diameter of the cochlear canal; D.e.a.: dorsal expansion of the anterior semicircular canal; Fcoc: fenestra cochleae; Fv: fenestra vestibuli; Hcoc: height of the cochlear canal; Hsc: height of the semicircular canal; Ls: greatest length of the fenestra vestibuli; R: radius of the semicircular canal; Scant: anterior semicircular canal; Sc: semicircular canal; Sclat: lateral semicircular canal; Scpost: posterior semicircular canal; V.e.p.: ventral expansion of the posterior semicircular canal; Wcoc: width of the cochlear canal; Ws: width of the fenestra vestibuli; Wsc: width of the semicircular canal.

the mean of its width and length. The width of semicircular canal was measured from the centre of the lumen of two opposing limbs and the height was measured as the largest distance from the wall of the vestibule to the centre of the lumen of the bony canal perpendicular to the width (Fig. 2H). Semicircular canal length is measured through the centre of the lumen of the canal. As in Spoor and Zonneveld (1995) we do not include either the ampullae or the common crura in the measurements of the length of semicircular canals (Fig. 2H).

3.3. Geometric-morphometrics. In order to help description and comparison of the labyrinthine shape across our sample of 46 specimens of extant and extinct afrotherians (see list in Annexe 1.1), a protocol of 18 landmarks (Fig. 3), modified from Lebrun et al. (2010) was applied to our samples. This protocol has already proved useful for phylogenetic reconstruction using the bony labyrinth morphology while discrete characters are difficult to define (see Lebrun et al., 2010). Due to the conservative symmetry of the bony labyrinth in mammals (see Welker et al., 2009; Billet et al., 2012a), the landmark protocol was applied on the right ear only. When only the left ear region was preserved, the volume was mirrored. Analysis and visualization of patterns of shape variation were performed using MorphoTools (Specht et al., 2007; Lebrun, 2008; Lebrun et al. 2010). Each specimen's landmark configuration was represented by its centroid size and by its multidimensional shape vector in a linearized procruste shape space, using generalized least-squares fitting (Rohlf, 1990). These data were subsequently analyzed using a principal components analysis (PCA) of shape (Dryden and Mardia, 1998). In order to help interpretation of labyrinthine shape affinities, shape data were used to perform a phenetic tree using Neighbor Joining (NJ). Phenetic tree and bootstrap values (1000 replications) were computed using Phylip (Felsenstein, 1989).

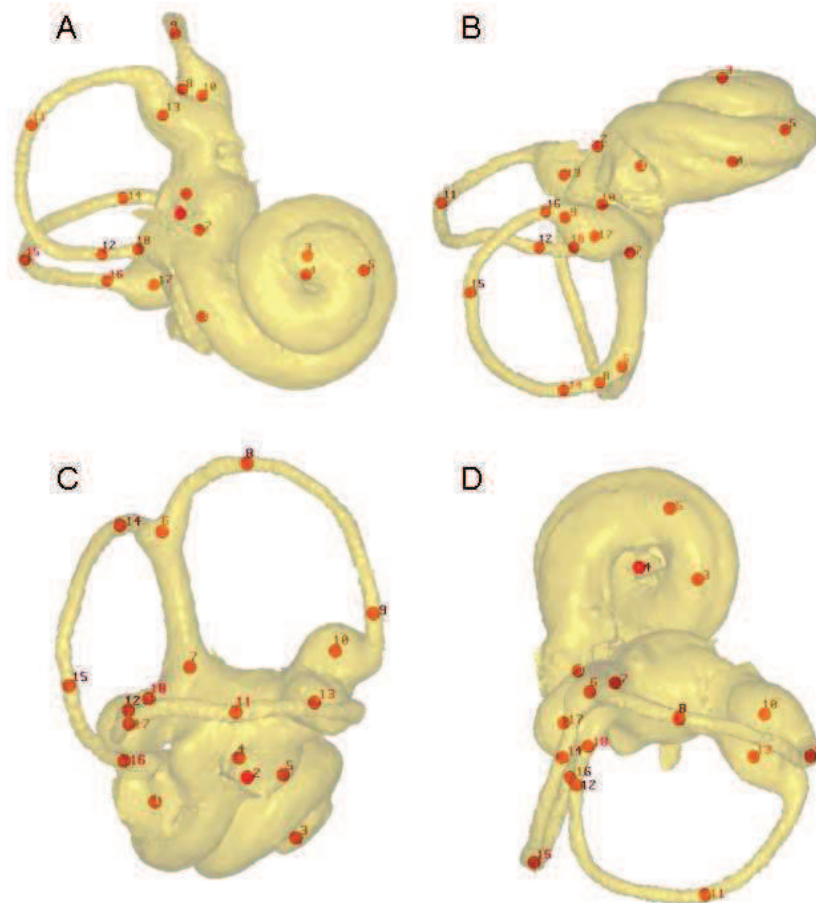


Figure 3. Landmarks protocol. A: ventral view. B: posteroventral view. C: lateral view. D: dorsal view. List of landmarks: 1: centre of the fenestra cochleae; 2: centre of the fenestra vestibuli; 3: centre of the cochlear canal apex; 4: centre of the first turn of the cochlear canal (at the level of the plane of the first turn of the cochlear canal); 5: opposite to the fenestra cochleae (in the centre of the lumen of the cochlear canal); 6: bifurcation of the posterior and anterior canals, within the common crus; 7: point of entry of the common crus within the bony vestibule; 8: dorsal-most point of the anterior semicircular canal; 9: lateral-most point of the anterior semicircular canal; 10: centre of the ampulla of the anterior semicircular canal; 11: lateral-most point of the lateral semicircular canal; 12: posterior-most point of the lateral semicircular canal; 13: centre of the ampulla of the lateral semicircular canal; 14: Dorsal-most point of the posterior semicircular canal; 15: Lateral-most point of the posterior semicircular canal; 16: Ventral-most point of the posterior semicircular canal; 17: Centre of the ampulla of the posterior semicircular canal; 18: Point of entry of the lateral semicircular canal into the bony vestibule or into the secondary common crus.

4. Description and comparisons

For comparison, the orientation of the bony labyrinth was simplified as follows: the anterior view of the bony labyrinth is orthogonal to the plane of the anterior semicircular canal, the posterior view is orthogonal to the plane of the posterior semicircular canal, and the lateral view is parallel to the plane of the lateral semicircular canal.

Genus	Species	Specimen	Bony labyrinth			Cochlear canal		Cochlear Diameter (mm)	SC radius		
			Length (mm)	Stapedial ratio	Cochlear coiling	Cochlear Length (mm)	Aspect ratio		Ant (mm)	Lat (mm)	Post (mm)
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MNHN CG-1913-431	14,85	1,28	756°	21,45	0,62	5,00	3,17	2,81	3,38
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MHN-aix-VE-2012-22-2,1	17,03	1,33	597°	20,08	0,52	5,97	3,97	3,80	4,09
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	SMF35350	13,92	1,39	642°	18,39	0,50	4,93	3,26	2,69	2,84
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	SMF15605	14,58	1,47	640°	19,02	0,52	5,21	3,53	3,04	3,31
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MSMF92288	14,38	1,56	636°	17,38	0,49	4,77	3,17	3,24	3,39
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	AMNH 51909*	14,95	1,80	709°	14,86	0,45	5,11	3,10	3,27	3,50
<i>Amphiorcyteropus</i>	<i>depereti</i>	NMB Rss 55	13,64	1,08	609°	15,62	0,40	4,62	3,29	2,81	3,09
<i>Amphiorcyteropus</i>	<i>gaudryi</i>	BMNH 5690	14,44	1,27	625°	15,62	0,57	4,43	3,23	2,84	3,51
<i>Plesiorcyteropus</i>	<i>madagascariensis</i>	MNHN MAD328	9,51	1,61	777°	13,26	0,74	3,27	2,40	2,08	2,29
<i>Plesiorcyteropus</i>	<i>germainepetterae</i>	MNHN MAD327	9,62	1,22	540°	8,88	0,54	2,93	2,22	1,69	1,98
<i>Chrysochloris</i>	<i>asiatica</i>	MNHN A-7024	5,23	2,23	1208°	9,07	0,68	1,94	0,86	0,68	0,61
<i>Chrysochloris</i>	<i>asiatica</i>	AMNH 82372*	3,93	2,80	1191°	6,65	0,63	1,74	1,10	0,67	0,71
<i>Microgale</i>	<i>dobsoni</i>	MNHN 1962-2507	4,14	2,11	698°	8,57	0,72	1,67	1,09	0,88	0,94
<i>Microgale</i>	<i>dobsoni</i>	MNHN 1962-2508	4,29	1,59	662°	6,54	0,75	1,52	1,15	0,85	0,98
<i>Potamogale</i>	<i>velox</i>	MNHN 1947-866	6,66	1,57	720°	12,73	0,58	2,73	1,73	1,41	1,63
<i>Potamogale</i>	<i>velox</i>	MNHN 1947-864	6,78	1,73	787°	11,26	0,59	2,45	1,83	1,48	1,59
<i>Hemicentetes</i>	<i>semispinosus</i>	AMNH 100837*	4,08	1,60	540°	3,79	0,38	2,06	1,10	0,68	0,89
<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UMZC E5431Q	4,91	1,57	622°	8,27	0,58	1,90	1,22	0,94	1,08
<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UMZC Tenrec6	4,87	1,75	601°	9,01	0,56	2,31	1,29	1,01	1,14
<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UMZC E5431I	4,97	1,54	612°	7,63	0,60	1,98	1,18	1,01	1,12
<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UM2 N-439	5,13	1,45	643°	8,62	0,62	2,10	1,49	1,28	1,33
<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UM2 N-80	5,24	1,59	703°	9,45	0,59	2,39	1,27	1,08	1,22

Genus	Species	Specimen	SC length			SC angles			V.e.p	D.e.a
			Ant (mm)	Lat (mm)	Post (mm)	ant/lat	lat/post	ant/post		
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MNHN-CG-1913-431	11,77	9,55	13,45	78°	96°	69°	0,00	0,10
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MHN-aix-VE-2012-22-2,1	15,06	13,25	15,59	92°	80°	72°	0,00	0,09
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	SMF35350	12,43	10,78	12,37	88°	82°	79°	0,10	0,32
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	SMF15605	12,65	9,90	12,30	77°	91°	80°	0,09	0,23
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MSMF92288	11,77	11,91	13,55	77°	88°	79°	0,17	0,11
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	AMNH 51909*	15,40	16,40	18,86	79°	87°	92°	0,14	-0,0 2
<i>Amphiorcyteropus</i>	<i>depereti</i>	Rss 55	13,85	10,58	12,21	78°	88°	79°	0,00	0,47
<i>Amphiorcyteropus</i>	<i>gaudryi</i>	BMNH5690	14,17	11,20	14,39	81°	89°	78°	0,00	0,13

Genus	Species	Specimen	SC length			SC angles			V.e.p	D.e.a
			ant	lat	post	ant/lat	lat/post	ant/post		
<i>Plesioroycteropus</i>	<i>madagascariensis</i>	MAD328	7,72	8,36	10,49	81°	84°	83°	0,00	-0,03
<i>Plesioroycteropus</i>	<i>germainepetterae</i>	MAD327	9,42	7,29	9,05	68°	92°	78°	0,16	0,34
<i>Chrysochloris</i>	<i>asiatica</i>	MNHN-A-7024	2,64	1,90	2,41	96°	100°	90°	0,25	0,66
<i>Chrysochloris</i>	<i>asiatica</i>	AMNH 82372*	4,71	2,62	3,60	66°	97°	87°	0,27	0,93
<i>Microgale</i>	<i>dobsoni</i>	MNHN-1962-2507	3,45	3,15	3,29	77°	95°	78°	0,21	0,43
<i>Microgale</i>	<i>dobsoni</i>	MNHN-1962-2508	3,55	2,77	3,41	87°	91°	83°	0,19	0,37
<i>Potamogale</i>	<i>velox</i>	MNHN-1947-866	6,27	6,13	5,74	83°	88°	90°	0,15	0,58
<i>Potamogale</i>	<i>velox</i>	MNHN-1947-864	6,60	6,48	5,55	79°	88°	88°	0,14	0,46
<i>Hemicentetes</i>	<i>semispinosus</i>	AMNH 100837*	4,96	2,44	4,79	79°	87°	88°	0,15	0,33
<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UMZC-E5431Q	3,81	3,56	3,86	86°	89°	95°	0,24	0,28
<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UMZC-Tenrec6	4,38	4,74	4,40	91°	90°	85°	0,29	0,32
<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UMZC-E5431I	3,56	3,88	4,22	68°	91°	86°	0,28	0,38
<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UM2-N-439	4,57	5,18	5,13	85°	95°	93°	0,29	0,38
<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UM2-N-80	4,27	4,48	4,84	99°	100°	96°	0,50	0,34

Table 1. Measurements of the bony labyrinth in Tubulidentata, Bibymalagasia and Tenrecoidea. *: measurements after Ekdale (2013); Ant: anterior semicircular canal; Lat: lateral semicircular canal; Post: posterior semicircular canal; Sc: semicircular canal.

The size of the bony labyrinth of *Plesioroycteropus* is intermediate between those of the Tenrecoidea and Tubulidentata studied here (Table 1). It is about 40% smaller than that of extant *Orycteropus*. The cochlear canal makes one and a half turns in *P. germainepetterae* (540°) and two full whorls in *P. madagascariensis* (777°). *Chrysochloris* is distinctive in this respect because its cochlear canal displays more than 3 full turns (Table 1, Fig. 4B). The cochlear coiling is highly variable within *Orycteropus afer*, ranging from 597° to 756° (n=6), and *Tenrec ecaudatus*, ranging from 601° to 703° (n=5) (Table 1). The cochlear canal is also longer in *P. madagascariensis* than in *P. germainepetterae*. The cochlear canal is rather flat and planispiraled in profile view in *P. germainepetterae* (Fig. 4A), with an aspect ratio of 0.54 (Table 1). In contrast, *P. madagascariensis* displays a more conical cochlear canal (Fig. 4A), with a higher aspect ratio that equals 0.74 (Table 1). The cochlear canal aspect ratio of *Orycteropus* also strongly varies, between 0.45 and 0.62 (n=6), but the flattest cochlear canal among Tubulidentata is that of *Amphioroycteropus depereti*, with an aspect ratio of 0.40 (Table

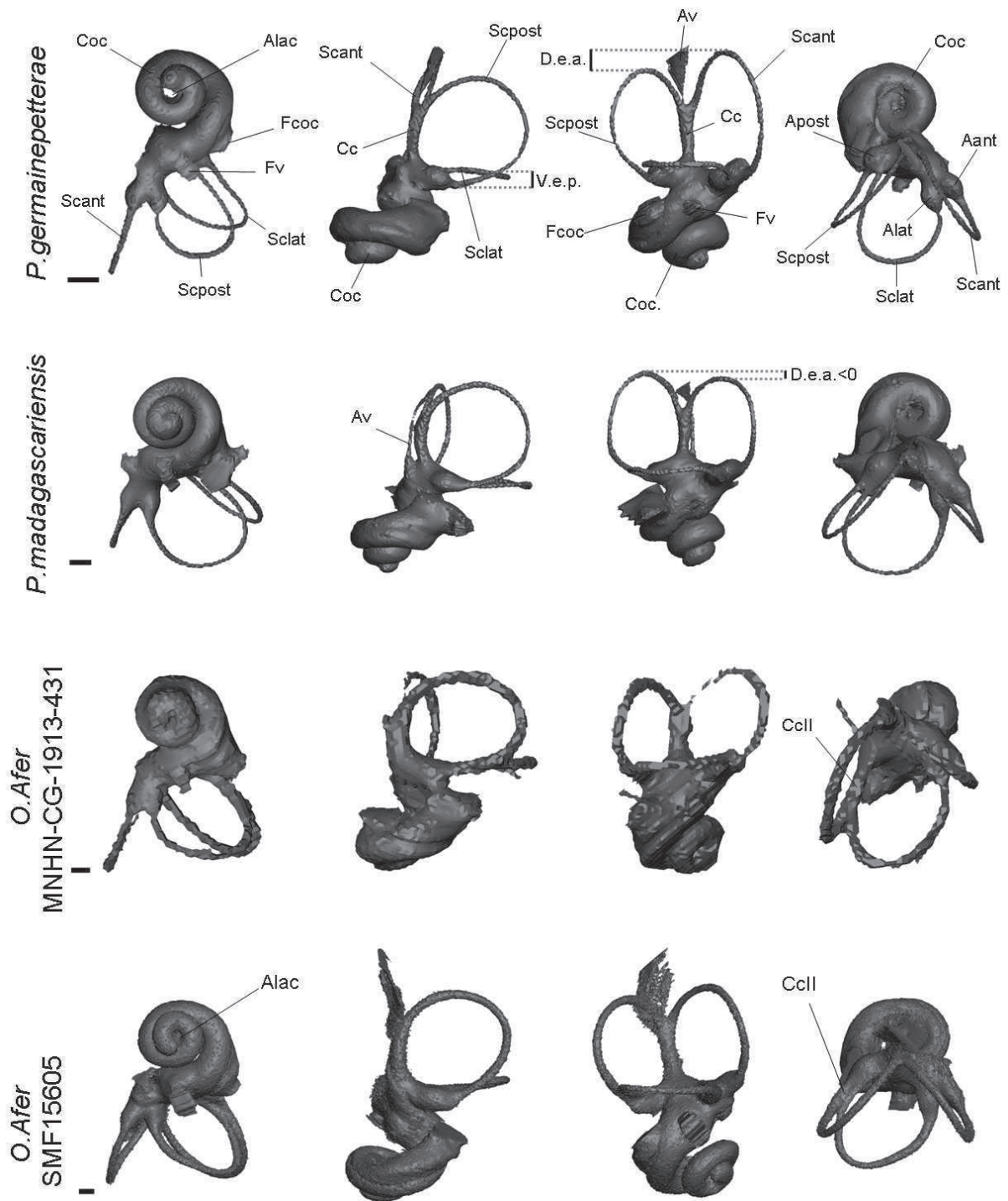


Figure 4A. CT reconstruction of the bony labyrinth of *Plesiorcyteropus germainepetterae*, *P. madagascariensis* and *Orycteropus afer*. First column: ventral (apical) view; Second column: posterior view; Third column: lateral view; Fourth column: dorsal view. Scale bar=1mm. Aant: anterior ampulla; Alat: lateral ampulla; Apost: posterior ampulla; Alac: apical lacuna; Av: aqueductus vestibuli; Cc: common crus (involving the anterior and posterior canals); CcII: secondary common crus (involving the posterior and lateral canals); Coc: cochlear canal; D.e.a.: dorsal expansion of the

anterior canal; Fcoc.: fenestra cochleae; Fv: fenestra vestibuli; Scant: anterior semicircular canal; Sclat: lateral semicircular canal; Scpost: posterior semicircular canal; V.e.p.: ventral expansion of the posterior canal.

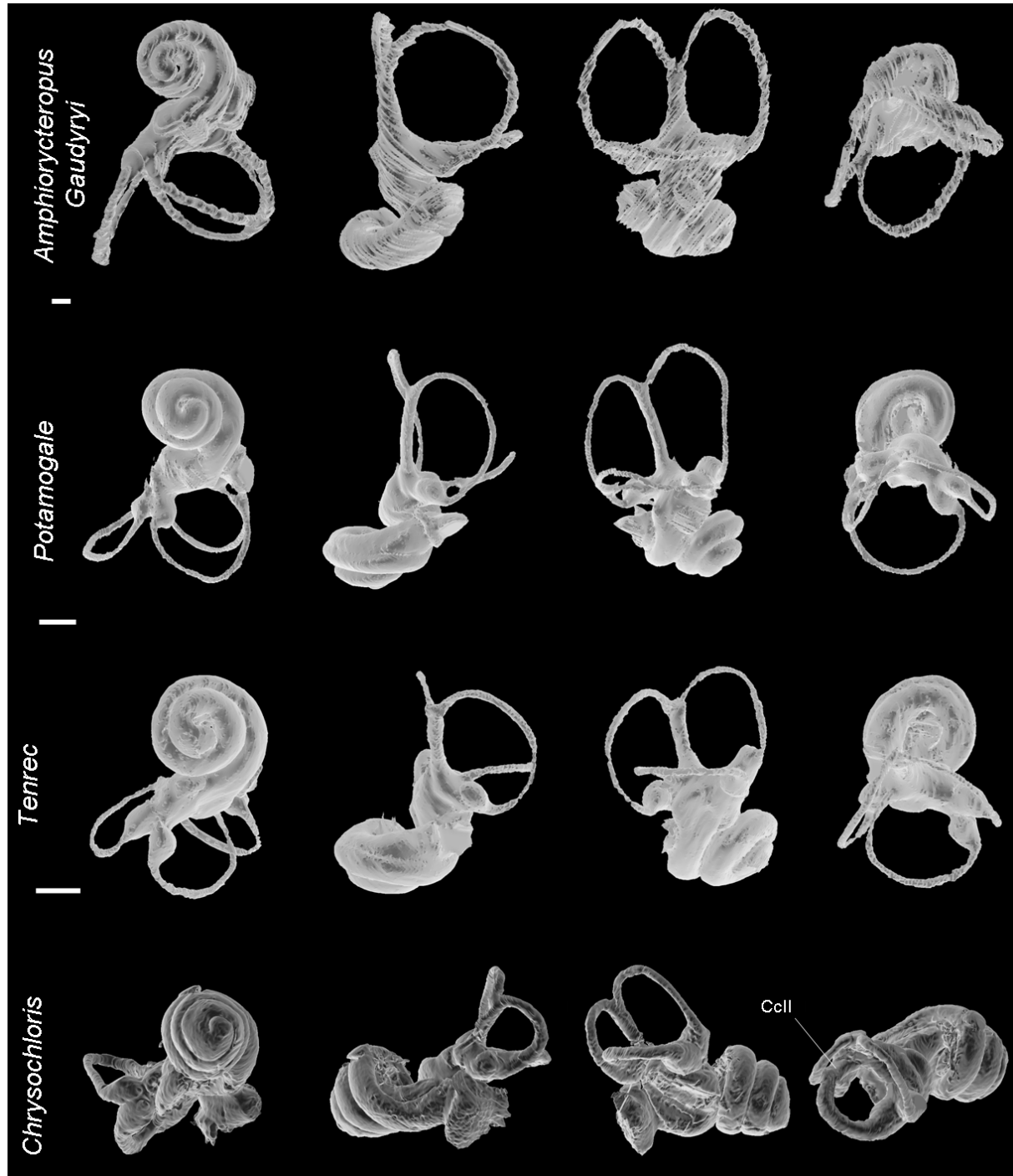


Figure 4B. CT reconstruction of the bony labyrinth of *Amphiorcyteropus gaudryi*, *Potamogale velox*, *Tenrec ecaudatus* and *Chrysochloris asiatica*. Same caption than in 4A.

1). The value of the cochlear aspect ratio seems more constant in *Tenrec ecaudatus*, averaging 0.59 (Table 1). *Chrysochloris* and *Microgale* display the highest cochlear aspect ratio among Tenrecoidea (Table 1). The cochlear canal is particularly cylindrical when viewed in profile in *Chrysochloris* (Fig. 4B). Turns of the cochlear canal are not in broad contact in *Plesiorycteropus*, and do not overlap each other in apical view, contrary to *Chrysochloris*, *Microgale* and *Potamogale* (Fig. 4B). The print of the secondary bony lamina is faint in both species of *Plesiorycteropus*, in tubulidentates and it is even absent in *Chrysochloris* (Fig. 4A, B). The apex of the cochlear canal of *P. germainepetterae* is not tightly coiled so that a lacuna is visible in apical view at the level of the bony modiolus (apical lacuna, Fig. 4A). This apical lacuna is absent in *P. madagascariensis* and variably present in *Orycteropus*, *Tenrec* and *Potamogale* (Fig. 4A, B). Ekdale (2013) has illustrated a specimen of *Hemicentetes semispinosus* displaying a large apical lacuna (Ekdale, 2013: fig. 10). The stapedial ratio equals 1.22 in *P. germainepetterae* and 1.61 in *P. madagascariensis* (Table 1), which means that the fenestra vestibuli is rounder in the former species than in the latter. These values fall just outside the range of variation found for *O. afer* (1.28 to 1.56; n=6). In Tenrecoidea, the shape of the fenestra vestibuli ranges from rounded in *Tenrec* (average stapedial ratio = 1.58) to strongly oval in *Chrysochloris* (stapedial ratio = 2.23 and 2.8, table 1). Noticeably, *A. depereti* displays the roundest fenestra vestibuli in our sample of comparison with a ratio of 1.08. Semicircular canals' ampullae are bulbous in *Plesiorycteropus* and Tenrecoidea, whereas they are more conical in tubulidentates. Semicircular canals are slender in *Plesiorycteropus* and in Tenrecidae (Fig. 4A, B). In Tubulidentata, the semicircular canals are rather elliptical when viewed perpendicular to their plane, while in *Plesiorycteropus* the anterior and posterior canal are circular and the lateral semicircular canal only has an elliptical outline (Fig. 4A, B). No semicircular canal is elliptical in the Tenrecoidea we observed (Fig. 4B, see also Ekdale, 2013). The anterior canal is the largest in terms of length and radius in *P.*

germainepetterae whereas this is the posterior one in *P. madagascariensis* (Table 1). In Tubulidentata, the posterior canal is usually the largest, except in two specimens of *Orycteropus* (SMF 35350 and SMF 15605). In Tenrecoidea the picture is less clear. The anterior canal is usually the largest in terms of radius but not always in terms of length, because the posterior canal is larger than the anterior canal in *Tenrec*. In *P. madagascariensis*, a long segment of the posterior limb of the lateral semicircular canal is fused to the anterior wall of the posterior ampulla whereas this segment is shorter in *P. germainepetterae* (Fig. 4A). In this region of the bony labyrinth, *Orycteropus* as well as one specimen of *Chrysochloris* (MNHN-A-7024) display a long fusion of the posterior limb of the lateral canal with the ampullar limb of the posterior canal, which is called the secondary common crus (Fig. 4A). The secondary common crus can involve a variably long segment of these canals, but can be sometimes very short, as in SMF 35350 (Fig. 4A). Finally, the bony channel for the aqueductus vestibuli is more anteriorly deflected and more distinguishable from the common crus in *P. madagascariensis* than in *P. germainepetterae*.

5. Results of the PCA on labyrinthine shape

The first and second axes of the PCA explain 29.21% and 20.50% of the variance respectively. The percentage of variance explained by the third axis is 13.11%. The PCA on shape discriminates well the inner ears samples at the ordinal level (Fig. 5). Indeed, Hyracoidea, Tubulidentata and Bibymalagasia are clearly separated in the morphospace, but the scatter plots of Macroscelidea and Tenrecoidea (the Afroinsectivora) are similar (Fig. 5). *Chrysochloris* appears isolated from other Tenrecoidea on the first axis, and it is isolated from all other afrotherians on the third axis. The most striking result of this graph is the intermediate position of Bibymalagasia between Tubulidentata and Tenrecoidea. The first

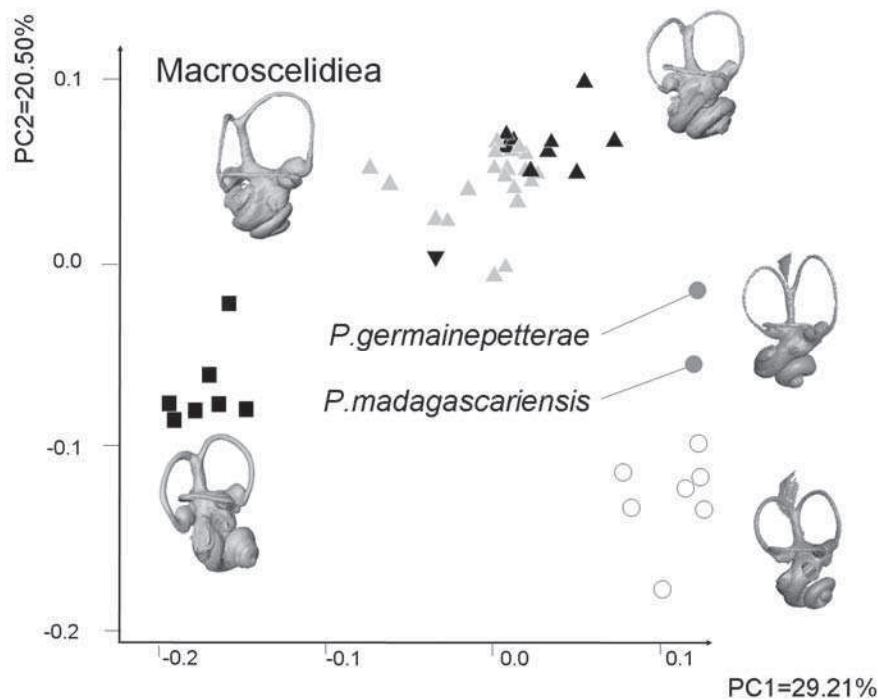


Figure 5. Result of the PCA on labyrinthine shape. Grey circle: *Plesiorycteropus*; White circle: Tubulidentata; Black square: Hyracoidea; Light grey triangle: Macroscelidea; Up black triangle: Tenrecidae; Down black triangle: Chrysochloridae.

axis of the PCA sets apart Bibymalagasia and Tubulidentata from other afrotherians, but Bibymalagasia are intermediate between Tenrecoidea and Tubulidentata on the second axis. The labyrinthine shape of *P. germainepetterae* appears closer to that of Tenrecoidea and Macroscelididae than that of *P. madagascariensis* (Fig. 5). In the phenetic NJ tree (Fig. 6) built after the shape data, most species are clustered by genera except hyraxes and tubulidentates. Hyracoidea is nevertheless supported by a bootstrap value of 63%. *Chrysochloris* is set apart from other afrotherians by the longest branch of the phenetic tree. Tenrecoidea and Macroscelidea are scattered in the tree. The only species to branch off directly with Tubulidentata are *P. germainepetterae* and *P. madagascariensis* (Fig. 6). This grouping is well separated from other samples and is supported by a bootstrap value of 63%. As suggested in the PCA, NJ tree shows that the bony labyrinth of *P. germainepetterae* is less

similar that of armadillos than that of *P. madagascariensis* (Fig. 6). The grouping of Tubulidentata is supported by a bootstrap value of 58%. Both species of *Amphiorcyteropus* are nested within Tubulidentata but they do not cluster.

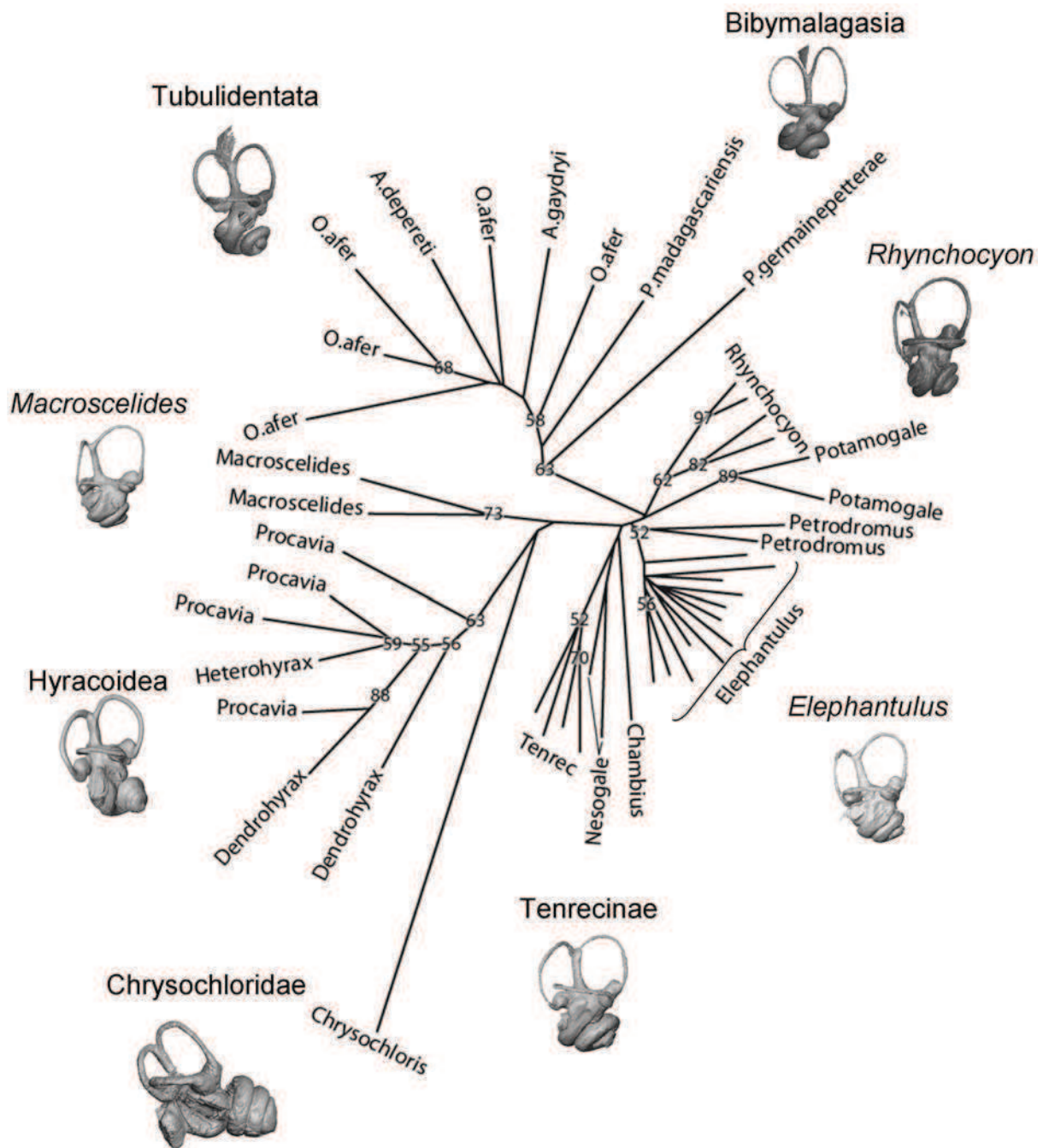


Figure 6. NJ tree on labyrinthine shape. Number at nodes are the Bootstrap values (1000 replications). CT reconstruction of bony labyrinths not to scale.

6. Discussion

6.1. Inter-specific variations in *Plesiorycteropus*. Lamberton (1946) was the first to notice size differences between the two best-preserved skulls of *Plesiorycteropus*. In particular the braincase size discrepancies motivated MacPhee (1994) to recognize the existence of two species. Our investigation of the osseous inner ear morphology in *Plesiorycteropus* also reveals new characters distinguishing both species of Bibymalagasia. The main difference between the bony vestibules of the two taxa is that the anterior semicircular canal is the largest in *P. germainepetterae* whereas the posterior one is the largest in *P. madagascariensis* (Table 1). In fact, the posterior canal is so large in *P. madagascariensis* that it is more expanded dorsally with respect to the anterior canal (Fig. 4A, table 1). On the contrary, the anterior canal is largest and even more dorsally expanded in *P. germainepetterae* (Fig. 4A, table 1), which is the most common feature in Placentalia (Ekdale, 2013). In *P. madagascariensis*, a longer segment of the posterior limb of the lateral semicircular canal is fused to the posterior ampulla so that the posterior canal cannot project ventrally, contrary to what occurs in *P. germainepetterae* (Fig. 4A). Consequently, the value of the V.e.p. is null in *P. madagascariensis*, as it occurs in many tubulidentates whereas *P. germainepetterae* more resemble Tenrecoidea in this respect (Table 1). Both *Plesiorycteropus* species also differ by the value of the stapedia ratio, which is higher in *P. madagascariensis* than in *P. germainepetterae*, corresponding to a more oval shape of the fenestra vestibuli. *Plesiorycteropus madagascariensis* and *P. germainepetterae* are also different in terms of cochlear canal morphology. The most striking feature that distinguishes *P. madagascariensis* from *P. germainepetterae* on the cochlear canal is its shape. On the one hand, it is longer, more conical, and strongly coiled in *P. madagascariensis*, completing two full turns and not displaying any apical lacuna for the bony modiolus (Fig. 4A). On the other hand, the cochlear

canal is flattened, weakly coiled, and makes only one and a half turns in *P. germainepetterae* (Fig. 4A).

Interestingly, we find similar range of variations of the bony labyrinth morphology within *Orycteropus afer* (n=6) and *Tenrec ecaudatus* (n=5) and between *P. germainepetterae* and *P. madagascariensis*. Indeed, in *Orycteropus* and *Tenrec* the cochlear canal makes between one and a half and two turns (cochlear coiling ranging from 636° to 756° and 601° to 703° respectively, Table 1), it is more or less conical (cochlear ratio between 0.45 and 0.62 in *O. afer*, and between 0.56 and 0.62 in *T. ecaudatus*, Table 1) and the apical lacuna is inconsistently present (like in *P. germainepetterae*) or absent (like in *P. madagascariensis*) (Fig. 4A, B). Moreover, the shape of the fenestra vestibuli can vary from round to oval (stapedial ratio between 1.28 and 1.8 in *O. afer*, and between 1.45 and 1.75 in *T. ecaudatus*, Table 1). The anterior semicircular canal is the larger in *P. germainepetterae*, like in two specimens of *Orycteropus*, whereas the posterior is the larger in *P. madagascariensis*, like in four specimens of *Orycteropus* (Table 1). As stated above, the V.e.p. equals 0.16 and the D.e.a. equals 0.34 in *P. germainepetterae*, while they respectively equals 0.00 and -0.03 in *P. madagascariensis* (Table 1). Interestingly, these measures vary in nearly exactly the same order of magnitude in *Orycteropus* (V.e.p. ranging from 0.00 to 0.17 and D.e.a. ranging from -0.02 to 0.32, see table 1). These last characters are less variable in *Tenrec* than in *Orycteropus*. Thus, differences between both species of *Plesiorycteropus* on their bony labyrinth are equivalent to intra-specific variations in some supposedly closely related species. It should be noted that cases of large intraspecific variations of the inner ear morphology have been reported in sloths, especially in the three toed sloth *Bradypus variegatus* in which it has been correlated to relaxed evolutionary constraint on the vestibule due to slow and infrequent locomotion (Billet et al., 2012a). However, we did not find

evidence for such dramatic intra-specific variation in our samples of *O. afer* (n=6) and *T. ecaudatus* (n=5).

To define *P. germainepetterae* and *P. madagascariensis*, MacPhee (1994: 32) essentially compared them with each other in differential diagnoses that were mostly based on cranial features like the size of the braincase, degree of orbital constriction, the position of the temporal lines, the extent of the pseudoglenoid process, and the shape of the nuchal crest. The degree of projection of the femoral third trochanter is the only post-cranial feature distinguishing the two species. Importantly, the auditory region provided three other diagnostic characters: *P. germainepetterae* differs from the slightly larger *P. madagascariensis* by the presence of a small vascular foramen adjacent to the foramen ovale, the less developed rostral and caudal tympanic processes of the petrosal, and the prominent temporal tubercle (MacPhee, 1994). Accordingly, the systematic separation between *P. madagascariensis* and *P. germainepetterae* has been mostly justified by cranial differences (MacPhee, 1994), but the new data about the bony labyrinth are less clear. Perhaps the diagnostic traits observed on the cranium and basicranium of each species of *Plesiorycteropus* could be related to intra-specific variations. Hence, our study would suggest that further investigations of basicranial variability in aardvarks and tenrecoids are needed to address the systematic separation between *P. madagascariensis* and *P. germainepetterae*. For now, Wible (2012), who checked the variability of the basicranium in a small sample of skulls of *O. afer* (n=5), did not find evidence for a variability that could account for the differences observed between the basicrania of *P. madagascariensis* and *P. germainepetterae*.

6.2. Comparison of the bony labyrinth in Bibymalagasia, Tubulidentata and Tenrecoidea and the relationship of Bibymalagasia. The PCA on labyrinthine shape discriminates each afrotherian groups at the ordinal (Hyracoidea, Bibymalagasia, Tubulidentata and Macroscelidea) and even familial (Chrysochloridae and Tenrecidae) level

(Fig. 5), which supports the taxonomic distinctiveness of Bibymalagasia among Afrotheria (contra Buckley, 2013). It also underlines the intermediate morphology of the bony labyrinth of Bibymalagasia between those of Tubulidentata and those of Afroinsectivora (Fig. 5). This intermediate position echoes to the dispute about the systematic position of Bibymalagasia: is it an order of Tenrecoidea that secondarily evolved an aardvark-like morphology (here an aardvark-like bony labyrinth) or is it the sister-group to Tubulidentata? Based on the NJ tree (Fig. 6), it appears that the shape of the bony labyrinths of Bibymalagasia is closer to that of Tubulidentata than to that of other Afrotheria. Indeed, the morphology of the bony labyrinth of the two species of Bibymalagasia evokes that of Tubulidentata in many respects: i) Their cochlear canal is relatively flat, but this feature is present in many placental mammals (e.g. *Hemicentetes* and sirenians among afrotherians (Ekdale, 2013; Benoit et al., 2013c)); ii) Bibymalagasia and Tubulidentata (with the exception of the *Orycteropus* AMNH 51909 (Ekdale, 2013)) display a rather rounded fenestra vestibuli (stapedial ratio < 1.6 , Table 1), which is a derived condition with respect to the primitive placental condition (Segall, 1970). Indeed, placental mammals tend to have ratios at or above 1.8, and because of this it is known as the ‘oval window’ (Segall, 1970; Ekdale, 2013). The significance of the round shape of the fenestra vestibuli and stapedial footplate in terms of hearing capabilities is unclear (Segall, 1970), but it should be noted that this character is encountered elsewhere among afrotherians in *Tenrec ecaudatus* (Table 1), and convergently in extant proboscideans and sirenians (Ekdale, 2013; Benoit et al. 2013c, in press); iii) *Plesiorycteropus* and Tubulidentata also possess a faint imprint of the bony secondary lamina (Fig. 4A). The absence of a secondary bony lamina is consensually interpreted as an adaptation to low frequency hearing in mammals (West, 1985; Ketten, 1992a) and its reduction in Tubulidentata and Bibymalagasia could consequently be the result of adaptation toward low frequency hearing. Nevertheless, no audiogram exists for extant aardvarks and the middle ear of Tubulidentata and Bibymalagasia

do not show adaptations to low frequency hearing (MacPhee, 1994; Wible, 2012). As stated above, among afrotherians the bony secondary lamina is completely absent in *Chrysochloris* (Fig. 4B) and in Chrysochloridae as a whole (N. Crumpton, in prep), as well as in extant elephants and sirenians and in extinct embrithopods (Ekdale, 2013; Benoit et al., 2013c, in press). Hence, the alleged similarities shared by Tubulidentata and Bibymalagasia seem widely distributed among afrotherian mammals and could be homoplastic or primitive.

In addition, the bony labyrinth of Tubulidentata differs from that of Bibymalagasia and other Afroinsectiphilia (Macroscelididae and Tenrecoidea) in many respects. This is illustrated by the PCA and the NJ tree which clearly set apart Tubulidentata from other afrotherians examined (Fig. 5). Firstly, the semicircular canals of Tubulidentata are more elliptical and rather thicker than those of other closely related species (Fig. 4A, B; Ekdale, 2013; Benoit et al 2013a, b, c). Indeed, with the exception of the posterior canal in *A. gaudryi* (Fig. 4B), all tubulidentates possess elliptical semicircular canals. In *Plesiorycteropus* the lateral canal is the only one to be rather elliptical (Fig. 4A). It has been suggested, based on mechanistic models, that strongly elliptical canals may be a little less sensitive to head motions than circular ones (McVean, 1999), and that this loss of sensibility could be compensated by the thickening of the lumen of canals, resulting in wider semicircular canal ducts (Jones and Spells, 1963; Davies et al., 2013). This trade-off could account for how Tubulidentata evolved elliptical and thickened semicircular canals. *Plesiorycteropus* possesses more circular and slenderer anterior and posterior semicircular canal than *Orycteropus*, but its lateral semicircular is rather elliptical. It is an interesting shared feature because the radius of curvature of the lateral canal seems more tightly correlated to the ‘coefficient of agility’ (see Spoor et al., 2007) than that of other semicircular canals, and the lateral canal would primarily influence navigation, which makes it important for locomotion (Cox and Jeffery, 2010). So, the elliptical shape of the lateral canal in *Plesiorycteropus* and Tubulidentata could suggest a

similar locomotor behaviour in these taxa. Nevertheless, an elliptical lateral canal is also encountered in a variety of mammals that displays a wide range of locomotor behaviour, from the subterranean blind rodent *Spalax* (Lindenlaub et al., 1995), to some arboreal and even gliding rodents (Schwarz, 2012). Accordingly, to correlate this shared character to any particular mode of locomotion seems inconsistent and it could constitute a rather valuable synapomorphy.

Secondly, the ampullae in Tubulidentata are conical while in *Plesiorcyteropus* and other closely related afrotherians, they are bulbous (Fig. 6; Ekdale, 2013; Benoit et al 2013a, b). Conical ampullae are quite common in marine mammals, e.g. pinnipeds, cetaceans and sirenians (Ekdale, 2013), but not in terrestrial mammals. Indeed, to our knowledge only Tubulidentata and Elephantimorpha display conical instead of bulbous ampullae (Ekdale, 2013; Benoit et al., 2013c, in press). However, Paleogene representatives of Sirenia and Proboscidea possess rather bulbous ampullae (Benoit et al 2013c, in press) which suggest this character likely evolved independently within them. Noticeably, Ekdale (2013) also mentioned the presence of a distal bifurcation of the vestibular aqueduct in *Orycteropus afer*, but we did not find evidence of this bifurcation in either sample of *Orycteropus* or *Amphiorcyteropus* here (Fig. 4A, B).

Finally, the most striking difference between the bony labyrinth of Bibymalagasias and Tubulidentata is the presence of a secondary common crus in the latter (Fig. 4A). This character is scarce among extant mammals. The occurrence of a secondary common crus has been mentioned in extant carnivores such as dogs, sciurid and glirid rodents, armadillos and in horses (Hyrtl, 1845; Gray, 1907, 1908; Ruf et al., 2009; Schwarz, 2012; Ekdale, 2013). Conversely, it has been more widely observed in the fossil record: as early as in the late Jurassic *Henkelotherium* and *Haldanodon* (Ruf et al., 2009, 2013), in several Cretaceous therians (Meng and Fox, 1995; Ekdale et al., 2004; Ekdale and Rowe, 2011), in extinct and

extant metatherians (Sánchez-Villagra et al., 2007; Schmelzle et al., 2007; Horovitz et al., 2008; Ekdale 2013), in some extinct ‘archaic-ungulates’ (Russell, 1964; Benoit et al., 2013a), in a stem notongulate (Billet and Muizon, 2013), in the early artiodactyl *Diacodexis ilicis* and several dichobunoid artiodactyls (Orliac et al., 2012a), in Eocene archaeocetes (Spoor et al., 2002), in plesiadapiforms, some extinct primates (e.g. adapids) and the extant *Daubentonia* (Silcox et al., 2009a; Lebrun et al., 2010; Benoit et al., 2013d). It is also widely distributed among stem afrotherians, i.e. Paleogene Macroscelidea, Proboscidea and Sirenia (Benoit et al., 2013a, c, in press), as well as in Tubulidentata and in some Chrysochloridae (Fig. 4B; N. Crumpton, in prep.). Consequently, this character is likely primitive for Afrotheria (Benoit et al., 2013a, c, in press). *Plesioryceropus* seems thus more advanced than Tubulidentata for this character. The secondary common crus has never been documented in any extant Tenrecidae and is variably present among Chrysochloridae (N. Crumpton, in prep). For example, *Chrysochloris asiatica* could sometimes displays a complete secondary common crus (Fig. 4B) or a partial fusion of the lateral and posterior semicircular canals at the level where they intersects (see Ekdale, 2013: fig. 8). Consequently, the absence of a secondary common crus could constitute a shared derived trait of the clade clustering *Plesioryceropus* and Tenrecoidea, as supported in the analysis of Buckley (2013). The invariable absence of the secondary common crus in Tenrecidae and *Plesioryceropus* could even support their sister-group relationship found in the analysis of Buckley (2013). This last hypothesis remains to be addressed with further CT-scan studies of fossil material because no bony labyrinth has been documented yet for any extinct tenrecids.

7. Conclusion

There are three main factors known to date that demonstrably affect the shape of the bony labyrinth: i) functional constraints which depend on functions of the inner ear, namely

balance (e.g. Graf and Klam, 2006; Walker et al., 2008) and audition (e.g. West, 1985; Ketten, 1992a; Manoussaki et al., 2008), ii) mechanical constraints (e.g. Muller, 1999; McVean, 1999), and iii) phylogenetic constraints (e.g. Lebrun et al., 2010; Ekdale, 2013). On the one hand, if *Plesiorcyteropus* is closer to Tubulidentata than to any other Afrotheria the overall likeliness of the bony labyrinth morphology of *Plesiorcyteropus* and Tubulidentata underlined by the NJ tree (Fig. 6) could testify to a common ancestry. This interpretation is strengthened by the fact that the 3D geometric-morphometric approach used here has already provided a demonstrably good phylogenetic signal when applied to the osseous inner ear of Primates (Lebrun et al. 2010). In this case the similarities observed between Tubulidentata and Bibymalagasia on their bony labyrinth (i.e. planispiral cochlear canal, rounded fenestra vestibuli, faint secondary bony lamina and elliptical lateral semicircular canal) could be interpreted as synapomorphies. On the other hand, if *Plesiorcyteropus* is part of Tenrecoidea, as suggested by Buckley et al (2013), the loss of the secondary common crus would constitute a possible synapomorphy of this grouping. This would imply that the inner ear of *Plesiorcyteropus* is strongly convergent with that of tubulidentates. Because the osseous inner ear is the housing of the organ of hearing and balance, it has been proposed that its morphology could reflect adaptation for certain types of locomotion and hearing specialization (e.g. West, 1985; Ketten, 1992a; Manoussaki et al., 2008; Spoor et al., 2007; Walker et al., 2008; Silcox et al., 2009a). In this case, convergence to similar hearing capacities and locomotion driven by e.g. adaptation to fossoriality could have led to similar inner ear anatomy in *Plesiorcyteropus* and Tubulidentata, as it has already been proposed by MacPhee (1994) for cranial and post-cranial morphology. To conclude, the anatomy of the bony labyrinth supports the ordinal distinctiveness of Bibymalagasia, but to resolve the puzzle of their phylogenetic affinities, more fossils of stem bibymalagasy, tenrecoids and

tubulidentates, so far not predating the early Miocene (Tabuce et al., 2008), would be necessary.

Chapitre 2

Macroscelidea

A. Résumé

Les Macroscelididae (rats à trompes actuels) forment un groupe peu diversifié d'afrothères, comptant à peine 17 espèces vivantes (Rathbun, 2009). Leur registre fossile, documenté depuis l'Eocène inférieur terminal - début de l'Eocène moyen basal, fait de l'histoire évolutive des Macroscelididae l'une des mieux connues parmi les Afroinsectivora (Tabuce et al., 2008). Toutefois, très peu de restes crâniens ont été découverts et aucun n'a pour l'instant été décrit (Butler, 1995; Seiffert, 2007). Les fouilles menées au Djebel Chambi (Tunisie) ont permis la découverte d'un pétréus presque complet, ainsi que d'un autre fragment, moins diagnostique, attribuables au plus ancien Macroscelididae connu *Chambius kasserinensis* (Benoit et al., 2013a). En l'état actuel des connaissances, étant datés de l'Eocène inférieur terminal- début de l'Eocène moyen basal, ces restes crâniens sont les plus anciens attribués avec certitude à un Afroinsectivora ; ils représentent donc une mine d'information inédite sur l'évolution de ce groupe au sein des Afrotheria. Ils révèlent que certaines spécialisations du système artériel visibles chez les Macroscelididae actuels, comme l'orientation du rameau inférieur de l'artère stapédienne, qui quitte l'oreille moyenne par le toit de la bulle tympanique et non pas par la scissure de Glaser (MacPhee, 1981), devaient déjà être présentes chez les premiers macroscelididés. L'observation de l'oreille moyenne des Macroscelididae actuels révèle qu'ils disposent d'adaptations morphologiques à l'audition des basses fréquences, telles qu'une bulle tympanique très pneumatisée et la présence de tubes entourant les artères de l'oreille moyenne, ce qui les isole de la cavité tympanique et empêche ainsi les battements du cœur (auxquels les mammifères spécialisés dans l'audition des basses fréquences sont particulièrement sensibles) de perturber l'audition (Packer, 1987). Ces caractères morphologiques sont cohérents avec certains traits comportementaux des *Elephantulus* actuels comme le footdrumming (Faurie et al., 1996), et soutiennent l'hypothèse que les Macroscelididae actuels sont spécialisés dans l'audition des basses fréquences, même

en l'absence d'audiogrammes publiés. Chez *Chambius*, le patron de pneumatisation de la bulle, tel que révélé par le pétreux, s'avère réduit et aucune artère n'était enfermée dans un tube osseux, ce qui appuie l'hypothèse que l'adaptation à l'audition des basses fréquences est un caractère dérivé des Macroscelididae modernes. Enfin, *Chambius* possède une cruce commune secondaire sur l'oreille interne (i.e. une fusion du bras postérieur du canal semicirculaire latéral avec le bras ampullaire du canal semicirculaire postérieur). Ce caractère est certainement primitif pour les afrothères car il est aussi présent chez *Orycteropus* et le proboscideen *Numidotherium*, et il a été démontré par ailleurs qu'il était primitivement présent chez les euthériens du Crétacé et de nombreux mammifères paleogènes (e.g. *Hyopsodus*) (Meng et Fox, 1995; Ekdale, 2009). Une première analyse cladistique (52 caractères codés sur la région auditive et l'oreille interne; 18 taxons) soutient le branchement de *Chambius* à la base des Macroscelididae. Le clade des Afrotheria n'est pas soutenu, mais le clade des Afroinsectivora l'est par la présence d'un canal semi-circulaire latéral très ondulé, par l'épaississement de la crista falciformis et par l'augmentation du volume du canal cochléaire par rapport au vestibule. Bien que cette analyse ne soit pas complètement adaptée à tester des hypothèses paléobiogéographiques, il peut être noté qu'aucun taxon non-africain, notamment ni les 'condylarthres' *Hyopsodus* et *Protungulatum*, ni les 'insectivores' *Leptictis* et *Erinaceus*, inclus dans cette analyse ne se branche ici auprès des macroscelididés, ce qui, contrairement à des résultats récents obtenus par ailleurs (Zack et al., 2005; Tabuce et al., 2007; Penkrot et al., 2008; O'Leary et al., 2013), soutient l'hypothèse d'une origine africaine des Macroscelididae. Enfin, de façon surprenante, cette première analyse ne montre pas la monophylie du genre *Elephantulus*, qui y apparaît paraphylétique. En effet, dans notre analyse, *E. rozeti* se branche avec *Petrodromus* et *Macroscelides* plutôt qu'avec *E. rupestris* (espèce type du genre *Elephantulus*, la seule autre espèce d'*Elephantulus* incluse dans cette analyse). Ce résultat évoque ceux des récentes phylogénies moléculaires ayant montré

qu'*Elephantulus rozeti* se branchait à part des autres *Elephantulus*, auprès de *Macroscelides* et *Petrodromus* (Douady et al., 2003; Smit et al., 2011). Ce clade (*E. rozeti*, *Macroscelides*, *Petrodromus*) a été nommé 'Panelephantulus' par Scalici et Panchetti (2011). Etant donné qu'aucune décision nomenclaturale n'a pour l'instant été arrêtée, nous nommerons ici ce clade 'Panelephantulus'. Finalement, cette première analyse soutient morphologiquement deux clades qui n'étaient jusqu'à présent soutenus que par des caractères moléculaires : les Afroinsectivora et 'Panelephantulus'. Toutefois notre échantillonnage taxonomique étant réduit à deux espèces seulement pour le genre *Elephantulus* (*E. rozeti* et *E. rupestris*), nous avons décidé, en collaboration avec Nick Crumpton, doctorant au Museum de Zoologie de l'Université de Cambridge (UK), de prendre en compte plus d'espèces afin de mieux tester le soutien apporté par les caractères morphologiques de la région auditive au clade 'Panelephantulus' (Benoit et al., 2012 (voir annexe 2.1); Benoit et al., 2013b). Une description détaillée du pétreux et de l'oreille interne des différentes espèces actuelles de Macroscelididae, comprenant 7 des 11 espèces d'*Elephantulus* connues, a permis de mettre en lumière de nombreuses variations interspécifiques au sein des Macroscelididae et du genre *Elephantulus*. Il a notamment été mis en évidence une grande diversité dans la dimension relative des artères de l'oreille moyenne (telles que reconstruites à partir des traces que ces artères laissent sur le pétreux), allant d'une atrophie totale de l'artère stapédienne chez *Rhynchocyon* à une artère stapédienne de diamètre supérieur à la branche distale de la carotide interne chez *E. fuscipes* (MacPhee, 1981). Ces observations ont servi à construire une nouvelle analyse cladistique (28 caractères de la région auditive, 15 taxons). Cette analyse appuie une fois de plus le clade 'Panelephantulus', soutenu sans ambiguïté par la présence d'un canal stapedio-facial ossifié sur toute sa longueur. Deux autres caractères pourraient aussi constituer des synapomorphies de ce clade : la présence d'un septum osseux divisant le sinus pneumatique D3 (fossula cochleae) en deux sous-unités, et l'absence d'une cavité

pneumatique latérale accessoire. Finalement, il a été montré que les caractères morphologiques codés à partir de la région auditive soutiennent le clade des Afroinsectivora ainsi que le clade 'Panelephantulus' qui n'avaient jusqu'alors été appuyé que par des caractères moléculaires.

En conclusion, ces résultats soulignent l'important rôle que peuvent jouer les caractères de la région auditive dans les inférences phylogénétiques et en taxonomie, au moins chez les Afroinsectivora, et comment une connaissance plus approfondie de la région auditive chez des espèces anciennes et récentes peut aider à la réconciliation des données morphologiques et moléculaires.

B. Le pétrosal de *Chambius* (Macroscelididea, Afrotheria) de l'Eocène du Jebel Chambi (Tunisia)

Ce sous-chapitre correspond à l'article suivant:

Benoit J, Orliac M, Tabuce R (2013a) The petrosal of *Chambius* (Macroscelidea, Afrotheria) from the Eocene of Jebel Chambi (Tunisia). *Journal of Systematic Paleontology*, DOI:10.1080/14772019.2012.713400.

1. Abstract

Macroscelidea (elephant-shrews or sengis) are small insectivorous mammals restricted to Africa; they belong to the super-cohort Afrotheria along with other insectivorans (aardvarks, tenrecs and golden moles) and ungulates (elephants, sea cows and hyraxes). Though their fossil record extends back to the Eocene, cranial remains of Paleogene elephant-shrews, including the middle and inner ear structure, remain unknown. Two macroscelid's isolated petrosal bones found in the late Early to early Middle Eocene Jebel Chambi (Tunisia) locality, are described. *Chambius kasserinensis* is the only macroscelid represented in this locality. A cladistic analysis based on petrosal and inner ear characters highlights the crucial interest of the petrosal and inner ear morphology for understanding the evolution of Macroscelididae and confirms the attribution of these isolated petrosals to *C. kasserinensis*. This hypothesis is supported by a common pattern of circulatory system, the morphology of the rostral and caudal tympanic processes and the shape of the cochlea. Besides, *Chambius* appears to be the basal-most taxon among the macroscelid sample; such a position is supported by the lack of some specialisation of the middle ear such as inflated ossicular bones and pneumatized bulla. The presence of a secondary common crus in *Chambius* suggests a convergent loss of this structure, at least in Macroscelidea and Tenrecoidea. The petrosal and

inner ear characters support the clade Afroinsectivora which gathers macroscelids with other endemic African insectivorans (tenrecs and golden moles), reinforcing the hypothesis of an African origin of macroscelids. The petrosal bone and inner ear characters provide further morphological support to the debated clade (*Petrodromus*, *Elephantulus rozeti*, *Macroscelides*). New data underlines the fact that the cranial arterial pattern of the Eocene macroscelid *Chambius* was already similar to that of modern macroscelid species. It also suggests that early elephant-shrews were probably not as capable to hear low frequencies as their extant representatives.

2. Introduction

Macroscelididae (elephant shrews or sengis) are small African insectivorous mammals characterised by their mobile proboscis and their cursorially-adapted limbs (Corbet and Hanks, 1968). Though poorly diversified with only 4 genera and 17 species (Smit et al., 2011) this mammalian order has long been of great phylogenetic interest since it was thought to be closely related to Primates (e.g. Saban, 1957; Evans, 1942; Grassé, 1955) and Anagalida (e.g. Novacek, 1986; Shoshani and McKenna, 1998). More recently molecular-based phylogenetic analyses put them within a clade of African mammals called Afrotheria (Stanhope et al., 1998; Murphy et al., 2001; Springer et al., 2004) together with elephants, sea cows, hyraxes, aardvarks, tenrecs and golden moles. Their position within this clade remains poorly resolved (Asher and Seiffert, 2010) but there is a consensus to consider that they likely share a common ancestor with other endemic African ‘insectivorans’ (Tenrecidae and Chrysochloridae) in a clade called Afroinsectivora (e.g. Stanhope et al., 1998 ; Murphy et al., 2001; Springer et al., 2004 ; Kuntner et al., 2011). Fossil remains of stem elephant-shrews are scarce (mainly teeth and jaw fragments) and their cranial morphology is still unknown prior to the Miocene (Butler, 1995). However, their fossil record extends back to the late Early or

early Middle Eocene, with the species *Chambius kasserinensis* from the locality of Djebel Chambi, Tunisia (Hartenberger, 1986; Tabuce et al., 2007) and with ?*Chambius* sp. from the locality of Glib Zegdou, Algeria (Adaci et al., 2007). *Chambius*, considered as the basal most elephant-shrew, was only known by dental and post-cranial elements so far (Tabuce et al., 2007). In addition to *Chambius*, the Djebel Chambi locality has yielded a diversified vertebrate fauna including several eutherian mammals such as a putative erinaceomorph (*Chambilestes foussanensis*; Gheerbrant and Hartenberger, 1999), a zegdoumyid rodent (*Zegdoumys sbetlai*; Vianey-Liaud et al. 1994), a hyracoid (*Titanohyrax tantulus*; Court and Hartenberger, 1992), a strepsirhine primate (*Djebelemur martinezi*; Hartenberger and Marandat, 1992), and several chiropterans (Sigé, 1991).

Recent palaeontological fieldwork in Chambi and careful acid etching of the fossiliferous lacustrine limestone led to the discovery of two isolated petrosals, here referred to *Chambius kasserinensis*. The petrosal is a complex bone housing the auditory organ (the cochlea) and the balance organ (the vestibule). Many nerves and vessels leave marks on the surface of this bone, and can be reconstructed in fossil specimens. The petrosal bone complexity and its numerous interactions with surrounding organs (especially the inner ear) make it a potential source of an important variety of phylogenetic characters (MacPhee, 1981; Schmelzle et al., 2007; Lebrun et al., 2010). So, our study which reveals for the first time the morphology of the petrosal and inner ear of earliest macroscelids, sheds new light on the problematic phylogenetic affinities, origin and evolution of this order.

3. Material and methods

Dental and postcranial remains of Macroscelididae are numerous in the locality of Chambi and are referred to a single species, *Chambius kasserinensis* (Hartenberger, 1986;

Hartenberger et al., 1997, 2001; Tabuce et al., 2007). The systematic attribution of the isolated petrosals from Chambi to a macroscelid, and thus to *Chambius*, is based on i) overall similarities with extant macroscelids, ii) results of a cladistic analysis based on 52 petrosal and inner ear characters, coded for a wide sample of taxa including afrotheres and insectivore-grade mammals (see Results and Discussion). The petrosal anatomy of extant macroscelids, especially of *Elephantulus*, was the subject of many researches (Saban, 1957; MacPhee, 1981). Van der Klaauw (1929, 1931) described various taxa of macroscelids but did not figure them. Since no petrosal bones have been described for extinct macroscelids so far, comparisons are made with extant species only. At least one species of each genus of modern Macroscelididae was studied. Their skulls were scanned using a Skyscan 1076 Micro-CT with a resolution of 36.7 or 18.8 μm . Images segmentation and 3D reconstructions of their petrosal were done using Avizo 6.3 (VSG) software.

Measurements (Table 1) on the inner ear were taken using Avizo 6.3 software. Figure 1 sums up the measurement protocol. The cochlear ratio corresponds to the quotient between the width and the height of the cochlea in profile (Fig. 1E). The number of turns of the cochlear spiral was calculated following Geisler and Luo (1996) (Fig. 1F). The arc radius of a canal is half the average of the height and width of the arc (Fig. 1D). The height of semicircular canal was measured as the greatest distance from the wall of the vestibule to the centre of the lumen of the bony canal. The width of semicircular canal was taken perpendicular to the respective heights, and measured from the centre of the lumen of opposing limbs. Measurements of inner ear volumes were taken using VL2 software. In order to allow comparison with in-situ material, petrosal are described in their hypothetical in-situ orientation. On the contrary, orientation of the inner ear was simplified following many authors (e.g. Ekdale, 2009): the anterior view of the inner ear is orthogonal to the plan of the anterior duct, the posterior view is orthogonal to the plan of the posterior duct, and the lateral

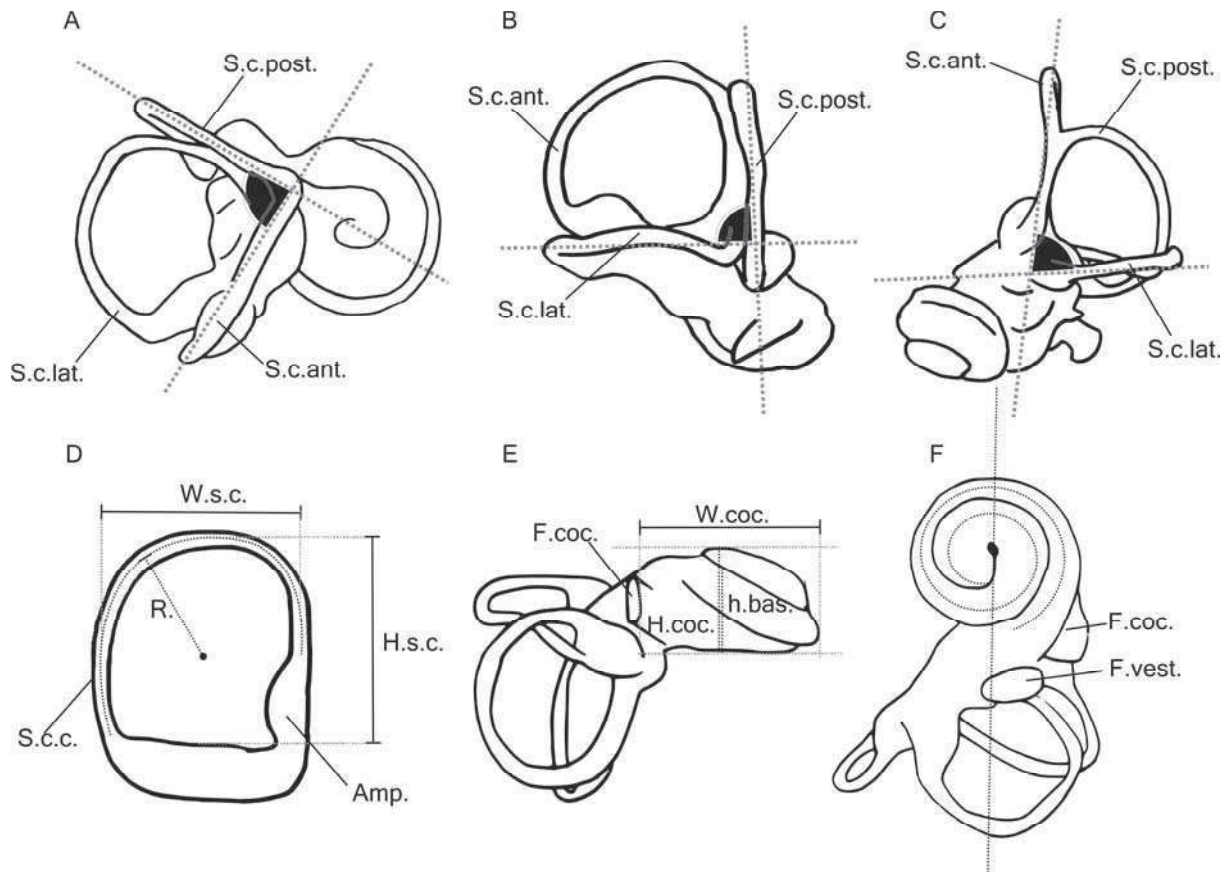


Figure 1. Measurement protocol. A, angle between the posterior and anterior semicircular canals; B, angle between the posterior and lateral semicircular canals; C, angle between the lateral and anterior semicircular canals; D, measurements of the width, height and radius of semicircular canals; E, measurements of the height and width of the cochlea. The height of the basal turn was measured as the height of the first turn of the cochlea at the level of the greatest height of the cochlea; F, coiling of the cochlea. The number of turns of the cochlea was measured following the method of Geisler & Luo (1996). Abbreviations: Amp., ampulla; F.coc., fenestra cochleae; F.vest., fenestra vestibuli; H.coc., height of the cochlea; h.bas., height of the basal turn of the cochlea; H.s.c., height of the semicircular canal; R., radius of the semicircular canal; S.c.ant., anterior semicircular canal; S.c.c., semicircular canal; S.c.lat., lateral semicircular canal; S.c.post., posterior semicircular canal; W.coc., width of the cochlea; W.s.c., width of the semicircular canal.

view is in line with the plan of the lateral duct. This orientation is however close to the natural position of the inner ear in the skull. Nomenclatural terms used to describe the petrosal morphology mainly follow MacPhee (1981).

Institutional abbreviations. MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; UM2: Université de Montpellier 2 -Sciences et Techniques du Languedoc-.

4. Description and Comparisons

Order **Macroscelidea** Butler, 1956

Family **Macroscelididae** Bonaparte, 1838

Subfamily **Herodotiinae** Simons, Holroyd and Brown, 1991

Genus ***Chambius*** Hartenberger, 1986

The specimen CBI-1-535 is a nearly complete left petrosal bone lacking the anterior septum and parts of the tegmen tympani; CBI-1-534 consists in a fragmentary right petrosal bone preserving the area of the canaliculus cochleae and the region surrounding the internal auditory meatus only. The following description of the petrosal bone is mainly based on the specimen CBI-1-535. Comparisons are made with extant macroscelids, tenrecs, golden moles, hyracoids, tubulidentates, sirenians, a stem proboscidean (*Numidothorium*), and some selected insectivore-grade mammals (see list of specimens in Annexe 2.2).

4.1. Ventral view (Fig. 2A, D)

4.1.1. Pars cochlearis. The pars cochlearis houses the cochlea. It is globular and smaller than the pars canalicularis. The promontorium is smooth. Caudomedially, there is a salient rostral tympanic process anteriorly connected to a rostrally oriented ridge. This ridge runs alongside the medial margin of the carotid sulcus. It corresponds to the posterior septum described by

MacPhee (1981). To our knowledge, this posterior septum is present on the petrosal of all macroscelids. It is also present on the petrosal of some Eulypotyphla such as *Erinaceus*. The rostral tympanic process connects to the epitympanic wing to form a medial ridge. The epitympanic wing is broken in its anteromedial aspect; however, a distinct anterior bulge indicates the presence of a well pronounced anterior septum (Fig. 2D). The anterior septum is a rostrocaudally orientated ridge of bone located on the most rostral aspect of the pars cochlearis. It bounds the fossa tensor tympani anteriorly in erinaceids and macroscelids. The rostral tympanic process of the petrosal caudomedially bounds the sulcus for the internal carotid artery. Caudally, it does not contact the caudal tympanic process of the petrosal whereas in living Macroscelidinae they join together to form a high-ridged petrosal-plate (MacPhee, 1981) (Fig. 2G, H). The petrosal plate is not present in *Rhynchocyon* but the rostral and caudal tympanic processes of the petrosal are virtually connected by the bony canal that surrounds the internal carotid artery. Thus the petrosal plate is absent on the petrosal of Rhynchocyoninae as well as in *Chambius*. The caudal carotid foramen (foramen caroticus posterius) corresponds to a notch excavating the pars cochlearis between the rostral tympanic process and the posterior septum (Fig. 2E). This foramen was maybe located at the petro- tympanic suture and bounded ventrally by the tympanic bone as in *Rhynchocyon* and *Macroscelides proboscideus melanotis* (Van der Klaauw 1929, 1931). Conversely, the foramen caroticus posterius is surrounded by the petrosal bone in *Elephantulus* (Fig. 2H), *Petrodromus* (Fig. 3C) and the subspecies of *Macroscelides*, *M. proboscideus typicus* (Van der Klaauw 1929, 1931). On the ventral surface of the pars cochlearis runs the sulcus of the internal carotid artery. This sulcus is shallow as in *Elephantulus* and *Petrodromus*. In *Chrysochloris*, *Rhynchocyon*, and *Macroscelides* there is no sulcus but a canal to house this artery. The sulcus divides into two branches at the base of the rostral tympanic process. Rostrally, the first branch is the shallow transpromontory sulcus. It runs to the anterior margin

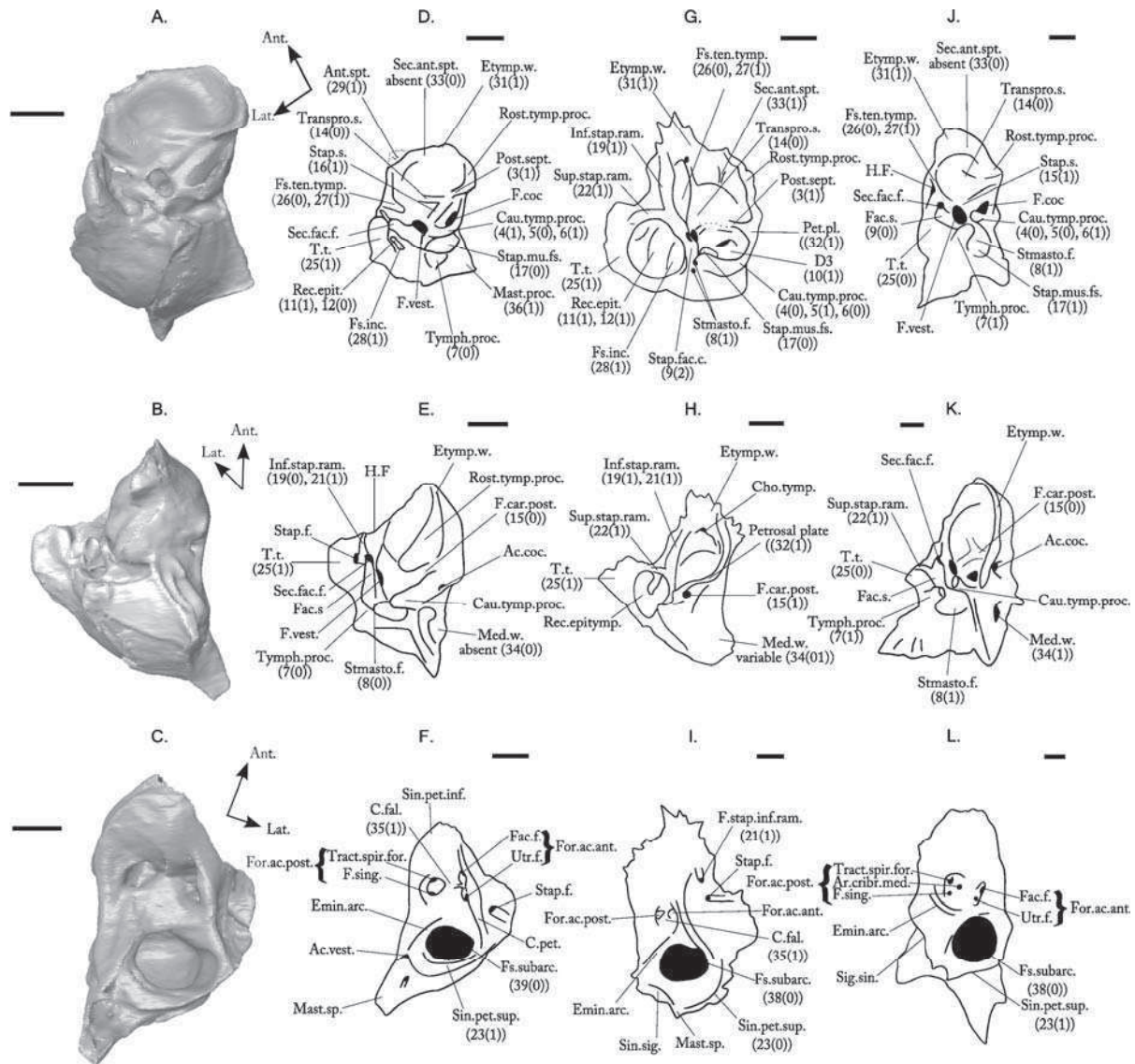


Figure 2. CT reconstruction of the petrosal bone of *Chambiis* (CBI-1-535) (A–F) compared to *Elephantulus* (G–I) and *Tenrec* (J–L). A, D, G, J, ventral views; B, E, H, K, postero-medial views; C, F, I, L, dorsal views. Scale bars = 1 mm. Numbers in parentheses on the anatomical labels are characters and character states as quoted in the phylogeny. Abbreviations: Ac.coc., aquaeductus cochleae; Ant.spt., anterior septum; Ar.crib.med., area cribrosa media; Cau.tymp.proc., caudal tympanic process; C.fal., crista falciformis; Cho.tymp., foramen for chorda tympani; C.pet., crista petrosa; D3, diverticulum D3 of the hypotympanic sinus on the petrosal; Emin.arc., eminentia arcuata; Etymp.w., epitympanic wing; Fac.f., facial foramen; Fac.s., facial sulcus; F.car.post., foramen caroticus posterius; F.coc., fenestra cochleae; For.ac.ant., foramen acousticum anterius; For.ac.post., foramen acousticum posterius; Fs.inc., fossa inculdis; F.sing., foramen singulare; Fs.subarc., fossa

of the subarcuata; Fs.ten.tymp., fossa tensor tympani; F.vest., fenestra vestibuli; Inf.stap.ram., inferior stapedial ramus; H.F., hiatus Fallopii; Med.w., medial window of the subarcuate fossa; Mast.proc., mastoid process of petrosal for musculus sternocleidomastoideus; mast.sp., Mastoid spine; Post.sept., posterior septum; Rec.epit., recessus epitympanicus; Rost.tymp.proc., rostral tympanic process of the petrosal; Sec.ant.septum, secondary anterior septum; Sec.fac.f., secondary facial foramen; Sig.sin., sigmoid sinus; Sin.pet.inf., sinus petrosus inferius; Sin.pet.sup., sinus petrosus superius; Stap.mus.fs., stapedial muscle fossa; Stap.f., foramen for ramus superius of the stapedial artery; Stap.fac.duct, stapedio-facial duct; Stap.s., stapedial sulcus; Stmasto.f., stylomastoid foramen; Sup.stap.ram., superior stapedial ramus; Tract.spir.for., tractus spiralis foraminosus; Transpro.s., transpromontory sulcus; T.t., tegmen tympani; Tympanoh.proc., tympanohyal process; Utr.f., utricular foramen.

petrosal where the internal carotid artery should enter the braincase through the carotid foramen of the cranium. Laterally, the second branch is the stapedial sulcus. It runs to the fenestra vestibuli (fenestra ovalis) where the stapedial artery should pass through the foramen obturator of the stapes, as in extant macroscelids (Novacek and Wyss, 1986a). In other macroscelids, in which the transpromontory and the stapedial arteries are not enclosed in a canal, they leave only two shallow prints on the promontorium, as in *Elephantulus* and *Petrodromus*. The course of the internal carotid artery is always transpromontorial among Macroscelididae (Saban, 1957; MacPhee, 1981; Wible, 1986). The fenestra cochleae (fenestra rotunda) opens caudally. In life, the fenestra cochleae was covered by the secondary tympanic membrane. The caudal tympanic process of the petrosal is a high ridge of bone located caudally to the fenestra cochleae. It nearly closes the fenestra cochleae caudally. In living macroscelids, the caudal tympanic process forms also a high crest, but it is well separated from the fenestra cochleae by a large pneumatic cavity, the fossula cochleae. The fossula cochleae on the petrosal of *Chambius* is reduced (Fig. 2D). It corresponds to a lobe of the hypotympanic sinus (diverticulum D3 according to Saban, 1957). Thus, this reduction

suggests a lesser level of pneumatization of the middle ear among earliest macroscelids. The caudal tympanic process of the petrosal is situated anteromedially to the stapedial muscle fossa. Instead of connecting with the rostral tympanic process, the caudal tympanic process is orientated mediolaterally to the fenestra vestibuli, as observed in Erinaceidae and Tenrecidae (MacPhee, 1981). In *Chambius*, it separates the stapedial muscle fossa rostrally and the fossula cochleae caudally. This configuration differs from what can be seen in other macroscelids, in which the caudal tympanic process is located more caudally with respect to the stapedial muscle fossa and does not separate this fossa and the fossula cochlea (Fig. 2G). The fenestra vestibuli is oval in shape (stapedial ratio: 1.72) and opened ventrally. The secondary facial foramen is opened laterally. Its great diameter (0.50mm) contrasts with the smallest one in modern macroscelids. This foramen leads dorsally to the foramen acusticum anterius through a short and wide canal as in Erinaceidae, Tenrecidae, Tubulidentata and Sirenia. In *Elephantulus* and *Macroscelides* the secondary facial foramen is not present and this canal is elongated to the foramen stylomastoideum primitivum caudolaterally (Fig. 2G). This canal, here designated as the stapedio-facial canal, is shared by the greater petrosal nerve (VII) and the anterior ramus of the stapedial artery (ramus stapedius anterius). Rostrally to the secondary facial foramen, there is the fossa tensor tympani for the eponymous muscle. This fossa is lengthened anteroposteriorly and is not bounded by septa, contrary to what can be seen in *Rhynchocyon*.

4.1.2. Pars canalicularis. The pars canalicularis houses the vestibule; it is separated from the pars cochlearis by the sulcus facialis. This sulcus excavates the petrosal from the secondary facial foramen laterally to the stylomastoid notch caudally. This sulcus is shallow in *Chambius*, whereas it is deeply excavated on the petrosal of *Rhynchocyon* and *Petrodromus*. *Elephantulus* and *Macroscelides* lack this sulcus which becomes a stapedio-facial canal. The tympanohyal process is short, robust and is not salient ventrally. It does not contact the caudal

tympanic process, thus, the stylomastoid notch is not closed ventrally, as in *Orycteropus* and *Numidotherium*. Among *Erinaceus*, *Procavia*, *Tenrec* and other macroscelids, these processes contact each other and there is a real foramen stylomastoideum primitivum opened within the petrosal bone. This foramen allows the exits of the facial nerve (VII). The stapedia muscle fossa is oval and deep. It does not bear any notch for the posterior ramus of the stapedia artery. As a consequence, the ramus stapedius posterius was likely absent in *Chambius*, as in other macroscelids. This artery is present in most 'insectivorans' (MacPhee, 1981). The tegmen tympani is partly broken but judging by the remaining part, it most probably extended laterally and rostrally as in Macroscelididae and Erinaceidae. Its more lateral part bears two fossae for the middle ear ossicles. The rostral-most and most extensive fossa is the recessus epitympanicus. It received the incudomalleolar articulation. The caudal-most and smallest one is the fossa incudis. It received the crus breve of the incus. Although these fossae are distinct, both are very small with respect to that of *Erinaceus* and other Macroscelididae (Fig. 2D). Rostral to the recessus epitympanicus, a deep sulcus excavates the tegmen tympani and leads to the foramen for the ramus superius of the stapedia artery (Fig. 2D). This sulcus is the sulcus for the ramus stapedius superius (superior ramus of the stapedia artery). Between this sulcus and the secondary facial foramen, on the lateral margin of the fossa tensor tympani, there is a sulcus for the ramus stapedius inferius (inferior ramus of the stapedia artery). It excavates the rostral part of the tegmen tympani. Within Macroscelidinae, these superior and inferior rami are not carried by any sulcus but pass through osseous pipes (Saban, 1957; MacPhee, 1981). These canals are in continuity with the facial canal (stapedio-facial canal). Contrary to what can be observed in Macroscelidinae, the ramus inferius is the only artery carried by a canal in *Rhynchocyon*. *Chambius*, lacks both canals. In macroscelids, the canal of the ramus inferius opens on the anterior apex of the petrosal in a foramen near or mixed with

the hiatus Fallopii (VII)¹. In other insectivorans, the foramen or notch for the ramus inferius, when present, is situated more laterally than the hiatus Fallopii. The peculiar morphology displayed by macroscelids is linked to the position of the inferior ramus of the stapedial artery which leaves the middle ear through the roof of the tympanic cavity instead of leaving it rostrally through the Glaserian fissure as in *Microgale* or *Erinaceus* for example (MacPhee, 1981). As noted above, this part of the tegmen tympani is missing in *Chambius*. However, the orientation of the sulcus for the ramus stapedius inferius and that of the lumen of the canalis facialis are parallel. Thus, in the *Chambius* petrosal, the hiatus Fallopii and the foramen for the inferior ramus could have been close together as in modern macroscelids (Fig. 2E).

4.1.3. Pars mastoidea. This part of the petrosal was exposed caudally on the occipital face of the skull. It is a wide and rectangular plate (width: 3.55mm, length: 3.64 mm). Laterally, it bears a small processus for the sternocleidomastoideus muscle. Such a processus is absent in other macroscelids but is present among *Erinaceus* and *Tenrec*. Caudally, the pars mastoidea bears a prominent distal mastoid spine, a feature also present in *Petrodromus*, *Elephantulus*, *Rhynchocyon*, *Procavia*, but also in the metatherian *Didelphis*.

4.2. Dorsal view (Fig. 2C, F)

4.2.1. Cerebellar face. The bony cochlear aqueduct (canaliculus cochleae, perilymphatic duct) is located anteromedially on the cerebellar face (Fig. 3B). In life, it drains the perilymphatic fluid from the subarachnoid space. The aquaeductus vestibuli (endolymphatic duct) is more difficult to locate. It could correspond to the small slit located under a caudomedial protuberance at the level of the mastoid spine (Fig. 2F). A distinct furrow runs from the level of the cochlear aqueduct to the mastoid spine. It could correspond to the sulcus for the sigmoid sinus which drains the transverse sinus to the jugular vein (Fig. 3B). The

¹ Further observations although reveal that the hiatus Fallopi could be very small and located near the foramen for the inferior stapedial ramus, these apertures remain discernible (see Benoit et al., 2013b; Chapter 2.C).

mastoid spine is pierced by a foramen on its dorsal aspect. Such a foramen was absent in all other mammals examined for this study. The sulcus petrosus inferius (petrobasilar canal) for the inferior petrosal sinus runs from the level of the cochlear aqueduct to the anterior apex of the promontorium. The internal auditory meatus is divided by a thick crista falciformis between two large openings. The most anterior and lateral one is the foramen acusticum anterius. It is itself divided into a rostral facial foramen which leads ventrally to the secondary facial foramen, and a cribriform utricular foramen for fibers of the vestibular ramus of the vestibulocochlear nerve (VIII). The most posterior and medial opening is the foramen acusticum posterius. It is itself divided into an anterior, greater, spiralled and cribriform tractus spiralis foraminosus for fibers of the cochlear ramus of the nerve VIII, a caudolateral foramen for the saccular ramus of the nerve VIII and a caudomedial foramen singulare for the vestibular ramus of the nerve VIII. In dorsal view, the foramen acusticum anterius is partly covered by the commissura suprafacialis. This crest is more salient than in other macroscelids. The fossa subarcuata opens posteriorly to the internal auditory meatus. It shelters the parafloccular lobe of the cerebellum. The eminentia arcuata, which parts it from the internal auditory meatus, is smooth as in *Elephantulus* and *Chrysochloris*. In other taxa, the eminentia arcuata is sharper. The fossa subarcuata is a huge, deep and oval-shaped pit (Length: 1.18mm, width: 1.55mm). In the extant macroscelids *Petrodromus* and *Elephantulus rupestris*, there is a huge window that pierces the caudomedial wall of the fossa subarcuata (Fig. 3C). This medial window² is also present in *Tenrec*, but it is absent in *Chambius*, *Elephantulus rozeti*, *Macroscelides*, and *Potamogale* (Fig. 2I, L). This window is not an artifact because it is present in various specimens within a same species. Its role is unknown. Caudally to the fossa subarcuata, the lateral wall of the pars mastoidea is excavated by the sulcus for the sinus petrosus superius. This sulcus runs from the caudolateral margin of the

² Further observations of in situ material reveal that this window is in fact more caudal than medial (see Benoit et al., 2013b; Chapter 2.C)

tegmen tympani laterally to the mastoid spine medially. It extends medially beyond the mediocaudal margin of the fossa subarcuata. Thus the sinus petrosus superior nearly reaches the sigmoid sinus medially. Such a medial extension is observed in *Rhynchocyon*, *Petrodromus*, *Tenrec* but not in *Elephantulus* and *Macroscelides* in which this sinus is shorter medially.

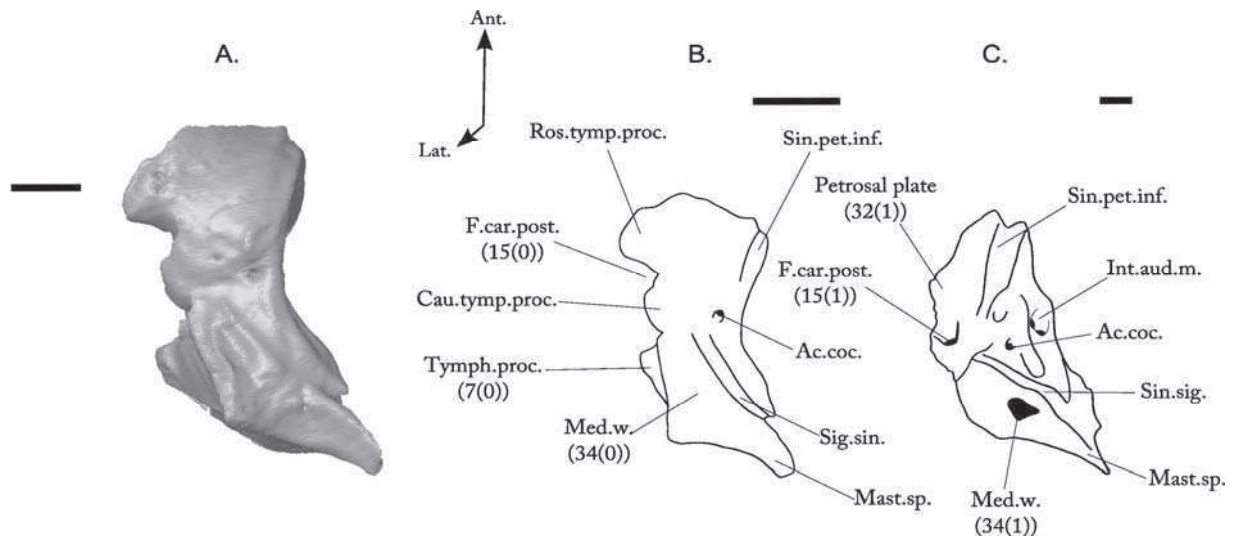


Figure 3. The petrosal bone of *Chambius* (CBI-1-535) (A, B) in postero-medial view, compared to *Petrodromus* (C). Scale bars=1 mm. Numbers in parentheses on the anatomical labels are characters and character states used in the phylogenetic analysis. Abbreviations: A.coc., aquaeductus cochleae; Cau.tymp.proc., caudal tympanic process; F.car.post., foramen caroticus posterius; Int.aud.m., internal auditory meatus; Med.w., medial window of the subarcuate fossa; Mast.sp., mastoid spine; Rost.tymp.proc., rostral tympanic process of the petrosal; Sig.sin., sigmoid sinus; Sin.pet.sup., sinus petrosus superior; Tymph.proc., tympanohyal process.

4.2.2. Cerebral face. Most of the cerebral face is composed of the dorsal face of the tegmen tympani. It is concave to accommodate the trigeminal ganglion (Gasser's ganglion, V). It is pierced laterally by the foramen for the ramus superius. Contrary to what can be observed in *Rhynchocyon*, the crista petrosa (cerebro-cerebellar crest) is not salient and there is no anterior foramen for the trigeminal nerve (V).

4.3. Inner ear (Fig. 4A-J)

4.3.1. Cochlea (Fig. 4A, B, F, G). The spiral canal of the cochlea is 7.40mm long. It completes two full turns (720°). Cochlear coiling among macroscelids approximates this value (Table 1). The second turn overlies the basal turn in ventral view (Fig.4AF), as in Macroscelidinae and *Chrysochloris*. In *Rhynchocyon*, *Tenrec* and *Numidotherium* the second turn of the cochlea does not overlie the basal turn. Each turn of the cochlear canal is parted by a lamina of bone that is expressed as a groove on the endocast of the cochlea. It should correspond to the furrow made by the lamina secundaria. In *Chambius*, the lamina secundaria makes a deep furrow at the base of the cochlear endocast (0.18mm deep). It gets shallower apically and vanishes at the level of the fifth half turn. To our knowledge, such an extensive lamina secundaria is only observed in the subfamily Macroscelidinae among Macroscelididae. *Rhynchocyon* lacks this character. The lamina secundaria of *Rhynchocyon* interrupts before the third half turn, as in tenrecs, golden moles or erinaceids. This lamina of bone was linked to the primary bony lamina by the basilar membrane. This membrane split the cochlea in two parts: a superior half, the scala vestibuli, communicating with the middle ear via the fenestra vestibuli, and an inferior half, the scala tympani communicating with the middle ear via the fenestra cochleae. In fossil mammals, the width of the basilar membrane can be estimated by measuring the distance between both laminae at the base of the cochlea (Court, 1992a). It is narrower in *Chambius* than in other macroscelids (width: 0.17mm), implying a narrower basilar membrane in this taxon. Dorsally to the fenestra cochleae, a small outpocketing is linked to the cochlear aqueduct and embodies the cast of the perilymphatic sac. The cochlea is wider than high. The ratio of the cochlea of *Chambius* is closest to that of *Rhynchocyon* than to Macroscelidinae (Table 1), indicating that Macroscelidinae have a higher cochlea than *Chambius* and *Rhynchocyon*. The basal turn of the cochlea in *Chambius* is higher than other turns when viewed in profile (Fig.4BG). It represents 76% of the total height of the cochlea.

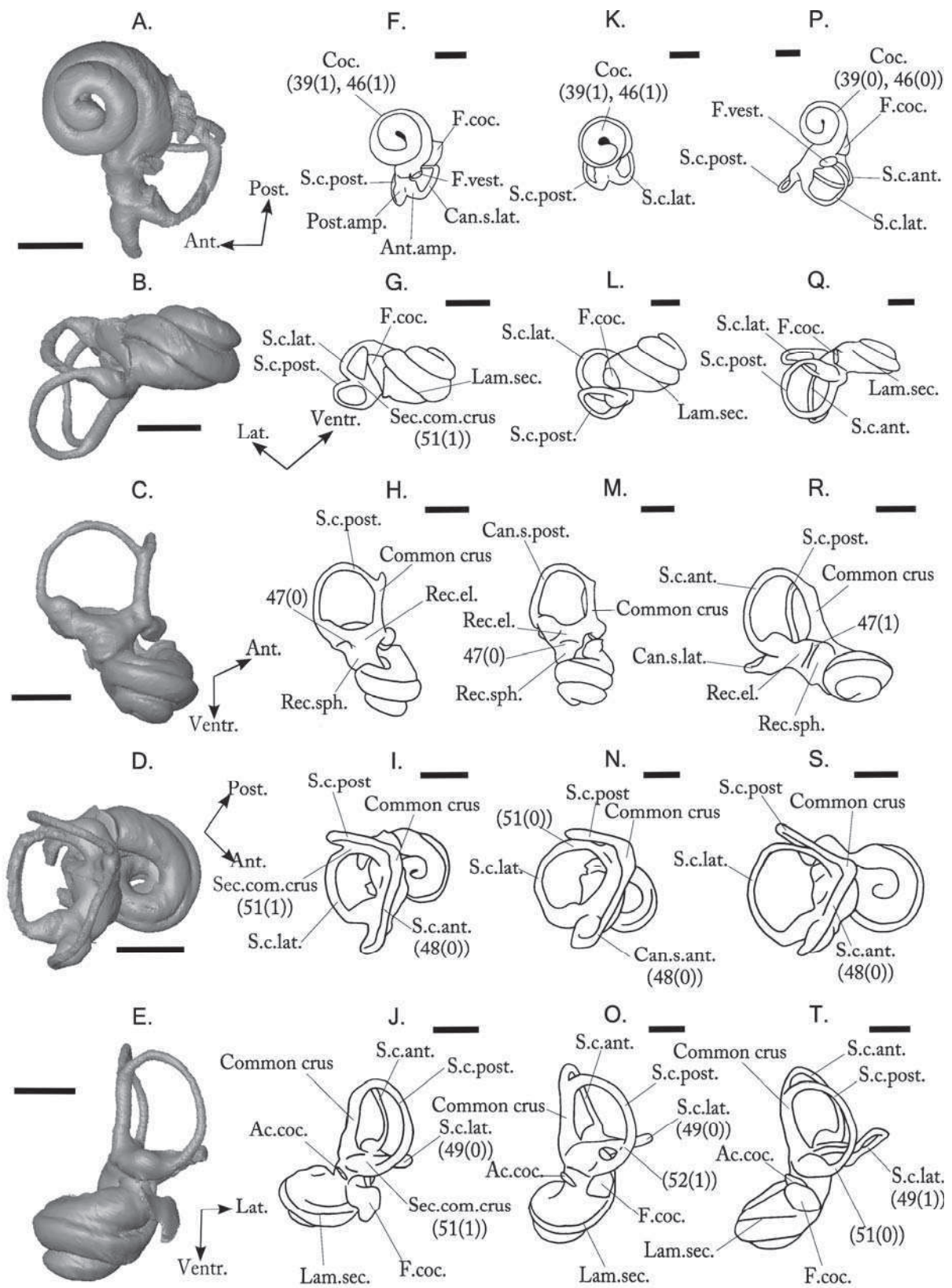


Figure 4. The inner ear of *Chambius* (CBI-1-535) (A–J) compared to *Macroscelides* (K–O) and *Tenrec* (P–T). A, F, K, P, ventral views; B, G, L, Q, profile views; C, H, M, R, anterior views; D, I, N, S, dorsal views; E, J, O, T, posterior views. Scale bar=1 mm. Numbers in parentheses on the anatomical labels are characters and character states as quoted in the phylogeny. Abbreviations: Ac.coc., aquaeductus cochleae; Ant.amp., anterior ampulla; Coc., cochlea; F.coc., fenestra cochleae; F.vest., fenestra vestibuli; Lam.sec., lamina secundaria; Post.amp., posterior ampulla; Rec.el., recessus ellipticus; Rec.sph., recessus sphericus; S.c.ant., anterior semicircular canal; S.c.lat., lateral semicircular canal; S.c.post., posterior semicircular canal; Sec.com.crus., secondary common crus.

This value is close to that measured in *Macroscelides* (76%). The cochlea contributes to 69% of the total volume of the inner ear cavity (2.08mm^3 over 3.01mm^3). A great contribution of the cochlea to the volume of the inner ear is also present in Macroscelidinae as well as in *Tenrec* and *Potamogale* but not in *Rhynchocyon* (Table 1).

4.3.2. Vestibule (Fig. 4C-E, H-J). The vestibule comprises the recessus ellipticus, the recessus sphericus and the bony channels of the semicircular canals. The recessus ellipticus and the recessus sphericus are the casts of the divisions of the bony vestibule in which the membranous utricle and saccule sits respectively. The first is located dorsally, just anteriorly to the lateral and anterior ampullae. It is linked to the semicircular canals and the recessus sphericus. The recessus sphericus is located more ventrally. It communicates with the cochlea and the recessus ellipticus. Both recessi are gently inflated. As in other macroscelids they are not parted by a well marked furrow but only by a smooth indentation (Fig. 4H, M). Ampullae are inflated. Measurements of semicircular canals are close to those of *Chrysochloris* (Table 1). The angle between the lateral and anterior canal equals 83° . The angle between the posterior and lateral semicircular canal is greater (89°). The posterior and anterior canal is 87° . The anterior canal is the greatest in terms of radius (0.80mm) and length (2.81mm). It is

also the most undulate with respect to its plan as in other macroscelids (Fig. 4I). The anterior ampulla is the most voluminous one, a morphology also observed in *Didelphis* and *Procavia*. The posterior canal is smaller than the anterior one (radius: 0.65mm, length: 2.44mm). There is a short secondary crus communis (0.4mm) between the lateral and posterior canal (Fig.4 I, J). Among afrotherians, a secondary common crus is also present in *Orycteropus*, *Numidotherium* and one stem Sirenia (pers.obs.)³. Among extant macroscelids, a short contact between the lateral and posterior canals could occur at the level of their crossing in some taxa (Fig. 4O). So, like in a secondary common crus, both bony channels communicate.

	Petrosal			Cochlea					
	Length (mm)	Width (mm)	Stapedial ratio	Cochlear coiling	Cochlear length (mm)	Cochlear volume/ inner ear volume (%)	Cochlear ratio	Height of the basal turn/ maximum height of the cochlea (%)	Depth of the lamina secundaria (mm)
<i>Chambius</i>	5,26	3,54	1,72	720°	7,40	69	0,74	76	0,18
<i>Rhynchocyon</i>	12,87	7,52	1,47	763°	13,00	65	0,71	69	0,19
<i>E.rozeti</i>	7,40	7,10	1,85	658°	8,00	68	0,84	65	0,06
<i>E.rupestris</i>	5,60	5,17	1,90	670°	8,20	68	0,84	67	0,10
<i>Petrodromus</i>	11,08	7,40	1,84	815°	13,00	71	0,97	70	0,19
<i>Macroscelides</i>	9,34	11,33	1,84	740°	10,00	78	0,85	50	0,12
<i>Potamogale</i>	10,25	5,70	1,61	748°	13,50	70	0,66	44	0,28
<i>Tenrec</i>	8,26	5,21	1,45	666°	9,07	67	0,64	55	0,38
<i>Chrysochloris</i>	7,85	6,76	2,26	1208°	14,45	57	0,68	34	NA

	Semicircular canals			Radius			Length		
	Angle lateral canal – anterior canal	Angle lateral canal – posterior canal	Angle anterior canal – posterior canal	Anterior canal	Lateral canal	Posterior canal	Anterior canal	Lateral canal	Posterior canal
<i>Chambius</i>	83°	89°	87°	0,80	0,71	0,65	2,81	1,64	2,44
<i>Rhynchocyon</i>	105°	98°	84°	2,00	1,77	1,45	8,32	8,26	7,56
<i>E.rozeti</i>	97°	93°	86°	1,28	1,03	1,09	5,00	3,76	4,12
<i>E.rupestris</i>	105°	91°	82°	1,39	1,08	1,14	5,28	3,83	4,64
<i>Petrodromus</i>	91°	93°	87°	1,52	1,23	1,32	5,79	4,84	5,24
<i>Macroscelides</i>	101°	93°	81°	1,27	1,08	1,02	4,23	3,75	4,28
<i>Potamogale</i>	90°	85°	92°	1,61	1,37	1,49	6,51	6,48	5,95
<i>Tenrec</i>	92°	98°	95°	1,19	1,11	1,12	4,22	4,56	4,47
<i>Chrysochloris</i>	96°	100°	90°	0,86	0,68	0,61	2,64	1,90	2,41

Table 1. Measurements of the inner ears of macroscelid mammals made using Avizo 6.3 software.

³ See Benoit et al., 2013c ; Chapter 4.B

Such a communication occurs in *Macroscelides*, *Elephantulus rozeti* and in some specimens of *Petrodromus* (MNHN 1881-1574). This contact is lost in *Elephantulus rupestris* and *Rhynchocyon*. The lateral canal is the smallest in terms of radius (0.71mm) and length (1.64mm). It is gently undulated and does not fit to a single plan. In dorsal view, the lateral semicircular canal delimits a quadrangular space (Fig. 4D, I). This configuration differs from what can be observed among all other mammals observed for this study in which this space is more or less circular in shape. Among macroscelids, procavids and tenrecids, the plane of the lateral canal is positioned more dorsally with respect to the posterior canal so that the lateral canal divides the space enclosed by the posterior canal in posterior view (Fig. 4O, T). This dorsal shift of the lateral canal does not occur in *Chambius* due to the presence of the secondary crus communis, as in *Orycteropus* (Ekdale, 2009).

5. Results and Discussion

5.1. Attribution of the petrosal from Chambi and phylogenetic signal of the middle and inner ear characters. Taxa included in the cladistic analysis represent all extant genera of Macroscelididae as well as some taxa belonging to extant and fossil afrotherians: *Numidotherium* (Proboscidea), *Procavia* (Hyracoidea), *Orycteropus* (Tubulidentata), *Chrysochloris* (Chrysochloridea), *Tenrec* and *Potamogale* (Tenrecidea). As remains of Erinaceomorpha were reported at the Djebel Chambi locality (Hartenberger et al., 1997; Gheerbrant and Hartenberger, 1999) and considering that the petrosal from Chambi displays many similarities with those of Erinaceomorpha (see Description and comparisons), we added *Erinaceus* to the cladistic analysis to testify to the assignation of the petrosal bone from Chambi to a macroscelid. Various Palaeogene mammals, the ear anatomy of which is well known, were added to the analysis ('Condylarthra': *Protungulatum* (O'Leary, 2010),

Hyopsodus (Cifelli, 1982); Leptictidae: *Leptictis* (Novacek, 1986)) because recent authors thought they were related to macroscelids (Asher et al., 2003; Tabuce et al., 2007; Penkrot et al., 2008). The monophyly of *Elephantulus* has been recently challenged. Recent hypotheses suggest a polyphyly of the genus, with the North African species *E. rozeti* as sister-taxon of *Petrodromus*, and the other species of *Elephantulus* (ten species) as sister-group of the clade (*Macroscelides*, (*Petrodromus*, *E. rozeti*)) (Douady et al., 2003; Kuntner et al., 2011; Smit et al., 2011). Accordingly, we included two species of *Elephantulus*: the problematic *E. rozeti* and *E. rupestris*, type species of the genus *Elephantulus*. As no clear alternative classification of macroscelids has been proposed (see Holroyd, 2010a; Smit et al., 2011; Scalici and Panchetti, 2011) and because the use of the genus *Elephantulus* as monophyletic remains morphologically consistent (Smit et al., 2011), we chose to follow the classical classification of Corbet and Hanks (1968). The analysis was rooted with two non-placental taxa: *Didelphis* and *Kulbeckia* (Ekdale et al., 2004; Ekdale, 2009). The data matrix (52 characters; 18 taxa) was treated under the assumption of the minimal model of unweighted parsimony, using PAUP.4b1 (Swofford, 2002), with a Branch and Bound search (exhaustive search; addition sequence=furthest). All characters were treated as unordered and equally weighted. The branch support was assessed by calculating the Bremer indices (Bremer, 1994) and Jackknife values (500 replications) with the same software. The data matrix is provided in annexe 2.3.

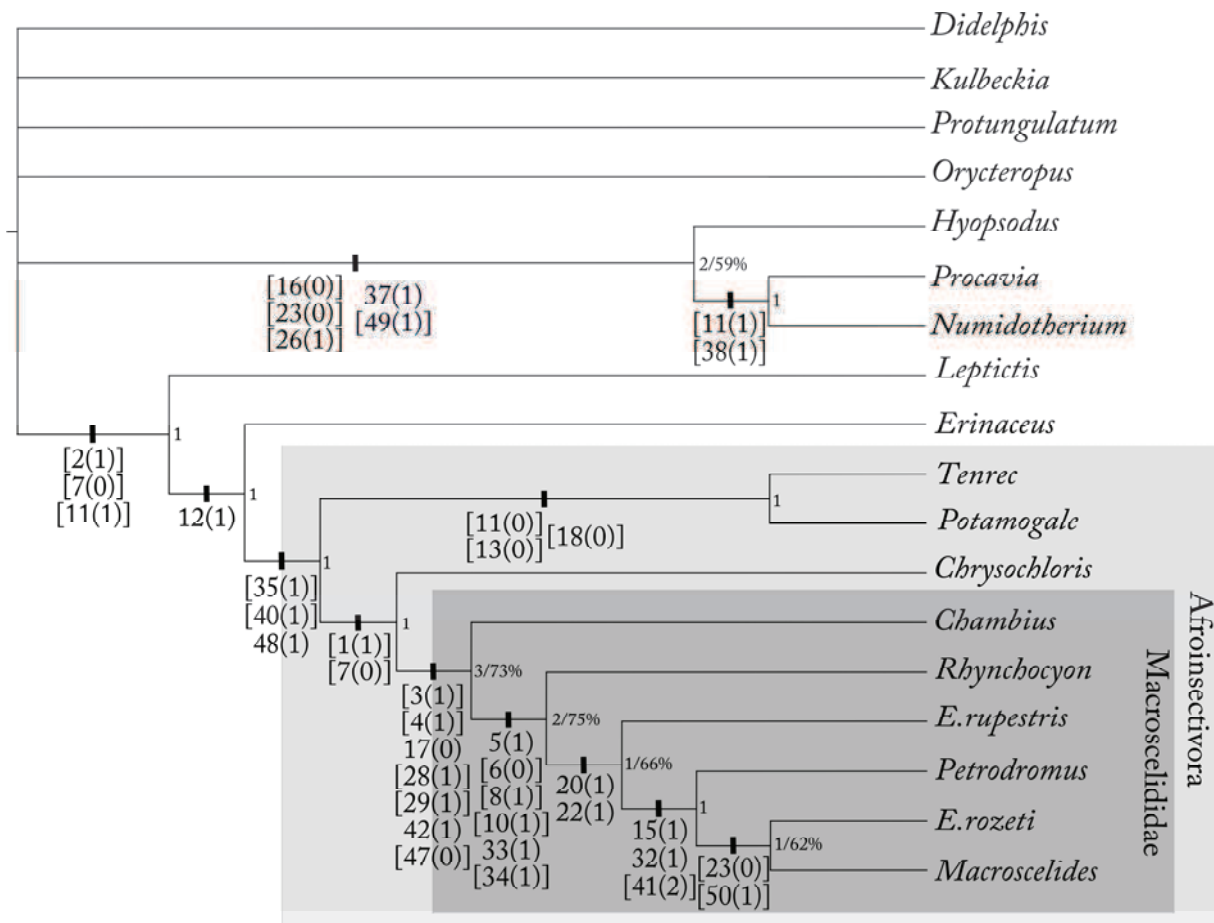


Figure 5. Strict consensus of the three most parsimonious trees. Synapomorphies are displayed at the left of each node. Character states are in parentheses. Homoplasious characters are in squared brackets. Numbers at the right of each node are the Bremer indexes and Jackknife values. Only Jackknife values exceeding 50% are figured. Steps: 139; homoplasy index (HI): 0.61; consistency index (CI): 0.39; retention index (RI): 0.62; rescaled retention index (RC): 0.27.

The analysis results in three equally parsimonious trees of 139 steps. The homoplasy index is strong (HI: 0.61) but the retention index is good (RI: 0.62). Consistency and rescaled consistency indices are low (CI: 0.39; RC: 0.27). The strict consensus (Fig. 5) is completely resolved, except for a basal polytomy which involves the two outgroups, *Orycteropus*, and *Protungulatum*.

The Chambi specimen appears to be the sister taxa of all extant macroscelids, which confirms its referral to *Chambius*, the only macroscelid taxa in Chambi. The node gathering *Chambius* to other Macroscelididae is the most strongly supported with respect to other nodes (Bremer index value of 3; Jackknife value of 73%). Taxon sample was modified manually to test the robustness of this node. Variation of taxonomic sampling (successive deletion of non-macroscelid taxa) does not affect the (*Chambius*, Macroscelididae) clade topology. The position of *Chambius* as sister-taxon to Macroscelididae is supported by two non-ambiguous non-homoplastic characters: on the petrosal bone, the lateral notch of the stapedial muscle fossa disappears (17(0)) and, on the inner ear, the basal turn of the cochlea contributes to more than 70% of the height of the cochlea in profile (42(1)). In addition, five homoplastic characters unambiguously support this relationship: the posterior septum is present on the rostral tympanic process (3(1); RI=0,66), the caudal tympanic process forms a high and sharp crest (4(1); RI=0,66), there is a distinct fossa incudis for the crus breve of the incus (28(1); RI=0,71), there is a distinct anterior septum that bounds the fossa tensor tympani rostrally (29(1); RI=0,83) and, on the vestibule, the furrow that parts the recessus ellipticus and the recessus sphericus disappears (47(0); RI=0,83). Two supplementary characters are added under acctran optimization: the lamina secundaria excavates the external wall of the cochlea beyond the second turn (43(1); RI=0,60) and the posterior semicircular canal is not largely undulated (50(0); RI=0,50). In acctran optimization, these characters reverse in *Rhynchocyon*.

The branch leading to *Chambius* bears three autapomorphies ((12(0); 36(1); 51(1)). One of them is the coalescence of the lateral and posterior semicircular canals in a secondary common crus (51(1)). This character is more likely to be plesiomorphic because it has been demonstrated to be plesiomorphic among Placentalia (Meng and Fox, 1995; Ekdale, 2009). Occurrences of a crus communis secundaria within stem macroscelids (*Chambius*),

Orycteropus and *Numidotherium* exemplify that this structure was lost convergently within several orders of Afrotheria (e.g. Tenrecoidea and crown Macroscelidea).

Extant macroscelids form a well supported clade (Bremer=2; Jackknife: 75%), supported by six non ambiguous characters. Two of them are non-homoplastic: the caudal tympanic process of the petrosal bounds the stapedia muscle fossa caudally (5(1)), and a secondary anterior septum bounds a newly formed rostral pneumatic fossa (33(1)). The remaining four characters are: the absence of a well defined crest separating the stapedia muscle fossa and the fossula cochleae (6(0); RI=0,66), the foramen stylomastoideum primitivum that becomes fully surrounded by the petrosal bone (8(1); RI=0,66), the presence of an expanded diverticulum of the hypotympanic sinus (D3) between the caudal tympanic process of the petrosal and the fenestra cochleae (10(1); RI=0,57) and the presence of a window piercing the medial wall of the fossa subarcuata (34(1); RI=0,33). *Rhynchocyon* branches at the base of other modern macroscelids, it is the sister taxa of Macroscelidinae. Among modern macroscelids, it is classically admitted that *Rhynchocyon* has a basal position (Corbet and Hanks, 1968; Novacek, 1984; Corbet, 1995).

Macroscelidinae group together *Petrodromus*, *Macroscelides* and *Elephantulus*. This clade is supported by two non-homoplastic characters: the dorsal opening of the foramen for the inferior ramus of the stapedia artery (20(1)) and the ossification of the canal for the superior ramus of the stapedia artery (22(1)). In order to infer the minimum of a priori hypotheses on the monophyly of the genus *Elephantulus*, which have been questioned recently (Douady et al., 2003; Kuntner et al., 2011; Smit et al., 2011), this genus was coded at the species level. Two species (*E. rozeti* and *E. rupestris*), representing this diphyletic⁴ genus, were used. From a descriptive point of view, the genus *Elephantulus* displays a great

⁴ In fact *Elephantulus* appears diphyletic in Douady et al. (2003) but it is paraphyletic in Smit et al. (2011)

morphological homogeneity (Corbet, 1995; Smit et al., 2011). However, in the result of our analysis, *E. rupestris* branches at the base of a (*Petrodromus*, *Macroscelides*, *E. rozeti*) clade as a first offshoot of Macroscelidinae. Such a result is similar to those based on molecular characters (Kuntner et al., 2011; Smit et al., 2011) (*E. rupestris* was not included in the analysis of Douady et al. (2003)). The (*Petrodromus*, *Macroscelides*, *E. rozeti*) clade is unambiguously defined by: the presence of a posterior carotid foramen in the petrosal instead of a simple furrow (15(1); RI=1,00), the presence of a petrosal plate (32(1); RI=1,00) and the greatest height of the cochlea than in other macroscelids (41(2); RI=0,33). The presence of a communication between the bony channels of both lateral and posterior semicircular canal is an ambiguous synapomorphy of this clade (52(1); RI=1,00, acctran). These traits characterize the clade (*Petrodromus*, *Macroscelides*, and *E. rozeti*) to the exclusion of *E. rupestris* which appears more primitive for these characters.

Testing the monophyly of Afrotheria goes beyond the scope of our study. However it is noteworthy that Afrotheria appears polyphyletic in this analysis. Paenungulata (*Numidotherium*, *Procavia*) and *Orycteropus* are in an unresolved position at the base of the strict consensus tree. Even constraining the monophyly of Afrotheria, no character supports this clade. On the contrary, our analysis supports a clade (leptictid, (erinaceids, African insectivorans)) which corresponds to an old definition of ‘insectivoran’ mammals. Asher et al. (2003) proposed that the presence of a sulcus for the internal carotid artery on petrosal should be a synapomorphy of afrotherian clade (character 11 of Asher et al., 2003). In our analysis this character state corresponds to the presence of a transpromontory sulcus (13(1)). This character is present in all mammals included in this analysis except *Didelphis*, *Kulbeckia*, *Procavia* and tenrecids. Although absent in Marsupialia and Xenarthra, a transpromontorial course of the internal carotid artery is shared by numerous mammals and is likely plesiomorphic among Placentalia (Wible, 1986).

Although this analysis does not support afrotherian monophyly, it supports a close relationship between Macroscelididae, Tenrecidae and *Chrysochloris*. This clade was called Afroinsectivora, a monophyletic group of endemic African ‘insectivorans’ identified by numerous molecular phylogeny (e.g. Stanhope et al. 1998 ; Murphy et al. 2001 ; Springer et al., 2004 ; Kuntner et al., 2011). Tenrecidae (*Tenrec*, *Potamogale*) and *Chrysochloris* are successively the sister-groups of macroscelids; this clade is supported by a Bremer index value of 1. In our analysis, the clade Tenrecoidea, which unites Tenrecidae and Chrysochloridae, appears paraphyletic. Three characters support the monophyly of Afroinsectivora: the anterior semicircular canal is amply undulated (48(1); RI=1,00), the crista falciformis is thickened (35(1); RI=0,75) and the cochlea is voluminous with respect to the volume of the inner ear (40(1); RI=0,60). When constraining the monophyly of the Tenrecoidea, the (*Chrysochloris*, (*Tenrec*, *Potamogale*)) clade appears as the sister-group of Macroscelididae. This grouping is supported by the presence of an amply undulate lateral semicircular canal (48(1); RI=0,66). Another potential synapomorphy of Afroinsectivora in the constrained analysis is the anterior opening of the sulcus for the ramus inferius which is situated close to the hiatus Fallopii (21(1); RI=1,00).

This analysis does not support a close relationship between macroscelids and any ungulates order coded here (namely Paenungulata and ‘Condylarthra’). ‘Ungulates’ are characterized by the reduction or loss of the stapedial artery system (Wible, 1987; Prothero, 1993). MacPhee (1981) already noted incipient reduction of the stapedial circulatory system among macroscelids (lack of the ramus stapedius posterius). Among ‘Condylarthra’, the ‘hyopsodontid’ *Hyopsodus* is the only genus that lacks a stapedial sulcus and thus, maybe the stapedial artery (Cifelli, 1982). Presence or absence of this sulcus in *Phenacodus* remains ambiguous (Thewissen and Domming, 1992). So, a close relationship between Macroscelididae and some ‘Hyopsodontidae’ (e.g. Apheliscinae and Louisininae) as proposed

by numerous authors (Hartenberger, 1986; Simons et al., 1991; Zack et al., 2005; Holroyd and Mussell, 2005; Penkrot et al., 2008; Tabuce et al., 2001a, 2007) could not be rejected. These authors refuted however a direct relationship between *Hyopsodus* and macroscelids. In our analysis, these taxa convergently present the absence of a deep furrow between the recessus sphericus and the recessus ellipticus on the vestibule (47(0)). Besides, it is noteworthy that the reduction of the stapedia artery system is a common feature among Afrotheria. Indeed, Paenungulata lacks a stapedia artery. Afroinsectiphylia, such as Tubulidentata and some Tenrecidae (*Tenrec*, *Hemicentetes*, *Potamogale*) still possess a ramus stapedius posterius and a ramus stapedius antierius, but lack a ramus stapedius inferius (Thewissen, 1985; Asher, 2001). This observation does not apply to *Microgale* which still possesses a ramus stapedius inferius (MacPhee, 1981).

5.2. Implications on the evolution of ear and hearing in Macroscelididae

5.2.1. Hearing capacities. The recessus epitympanicus and fossa incudis are small in *Chambius*. These fossae accommodated the incudo-malleolar articulation and the crus breve incudis in life. Thus, their sizes are linked to the size of middle ear ossicles. The small sizes of these fossae on the petrosal of *Chambius* with respect to other macroscelids shows that middle ear ossicles were not as voluminous as in modern macroscelids. The petrosal of *Chambius* lacks also the anterior pneumatic fossa and a well developed fossula cochleae to accommodate the D3 diverticulum of hypotympanic sinus. The presence of these traits characterizes modern macroscelids, whose petrosal is more pneumatized. Modern macroscelids, especially *Elephantulus* and *Macroscelides*, as gerbils and kangaroo-rats, have inflated middle ear ossicles and pneumatized, ossified and inflated tympanic bulla which contribute to diminish the stiffness of the ossicular chain and their acoustic impedance. These traits characterize the ear of mammals for which adaptations to low frequency hearing has been demonstrated (Lay, 1972; Webster and Webster, 1980; MacPhee, 1981; Mason, 2004).

Moreover, it has been demonstrated that macroscelids (at least, some species of *Elephantulus*) use foot drumming for communication and defense (Faurie et al., 1996). Foot-drumming is a common practice among mammals displaying low frequency hearing capacities such as proboscideans (O'Connell-Rodwell, 2007), lagomorphs, kangaroo-rats and gerbils (Randall, 2001) because it produces low frequency seismic sound waves that can not be heard by other mammals (Randall, 2001). Finally, in modern macroscelids, the stapedia artery is partly or fully enclosed in a bony tube and in some genera such as *Rhynchocyon* and *Macroscelides* the internal carotid artery is enclosed in a bony tube too. Enclosure of arteries in osseous canals has been demonstrated to reduce pulsation noise in various mammals displaying low frequency hearing adaptation (Packer, 1987; Mason, 2004). Thus numerous morphological and behavioural items of evidence testify to the adaptation of Macroscelididae to low frequency hearing. However, these morphological traits are lacking in *Chambius*. Its epitympanic recess is smaller, which suggests the presence of reduced middle ear ossicles, and the D3 diverticulum is absent in *Chambius*, which suggests that its bulla was less pneumatized than in extant macroscelids and its arteries were not enclosed by bony tubes. As a consequence we could hypothesize that *Chambius* was probably less adapted to low frequency hearing than its modern counterparts.

The middle ear and inner ear of living Chrysochloridae are very similar to those of modern Macroscelididae. Both taxa are adapted to hear low frequencies (Mason, 2003, 2004). Similarities include the inflation of the auditory ossicles (especially among Chrysochlorinae (Asher et al., 2010) and the ossification and hypertrophy of the bulla. This is also exemplified in our analysis, where the (Macroscelididae, *Chrysochloris*) clade is supported by two homoplastic characters: ossification of the bulla (1(1)) and the reduction of the tympanohyal process (7(0)) (Fig. 5). Is the low frequency adaptation homologous in Macroscelididae and Chrysochloridae? We suggest that it is a convergent feature because: i)

according to our results, low frequency hearing appears to be a derived trait among macroscelids (*Chambius* might not hear low frequencies very well); and ii) among Chrysochloridae, fossil taxa as well as *Amblysomus* and other Amblysominae do not have hypertrophied middle ear ossicles and bulla contrary to Chrysochlorinae (Mason, 2003; Asher et al., 2010).

5.2.2. Evolution of circulatory system (Fig. 6). *Chambius* does not show any of the specialization of the sulcus facialis that can be seen in extant macroscelids (foramen stylomastoideum primitivum within the petrosal, deep sulcus facialis or stapedio-facial canal). The stapedio-facial canal is present in all extant macroscelids but some morphological variations among them can be observed. In Rhynchocyoninae, the inferior ramus of the stapedia artery is the only vessel carried by this canal whereas both superior and inferior rami pass through osseous pipes in Macroscelidinae (22(1)). However the pattern of its circulatory system seems to be close to that of modern macroscelids: the lack of notch for the ramus stapedius posterioris (17(0)) indicates that this ramus of the stapedia artery was absent in *Chambius* as in recent macroscelids. Moreover, the sulcus for the ramus stapedius inferioris runs parallel to the facial canal in *Chambius*; this sulcus is more medially oriented in other ‘insectivorans’. Thus, in *Chambius*, the anterior foramen for the inferior ramus of the stapedia artery was possibly located near the hiatus Fallopii as observed in other macroscelids (21(1)). Among eulipotyphlans and tenrecoids, the ramus stapedius inferioris leaves the middle ear by the Glaserian fissure at the petro-alisphenoid suture (MacPhee, 1981). In macroscelids, the medially shifted artery leaves the middle ear through the roof of the tympanic bulla (MacPhee, 1981). As a consequence, the inferior ramus of the stapedia artery may have followed the same way in *Chambius*. Nevertheless, the broken anterior part of the tegmen tympani does not allow us to be more conclusive. Moreover it is noteworthy that *Chrysochloris* displays the same derived trait (21(1)) whereas its circulatory system in the

middle ear remains classical for an insectivoran (MacPhee, 1981). Finally, the analysis of prints of circulatory vessels and nerves shows that many of the soft-tissue characters that define crown macroscelids were already present on *Chambius*. These derived features appeared certainly very early in the evolution of macroscelids.

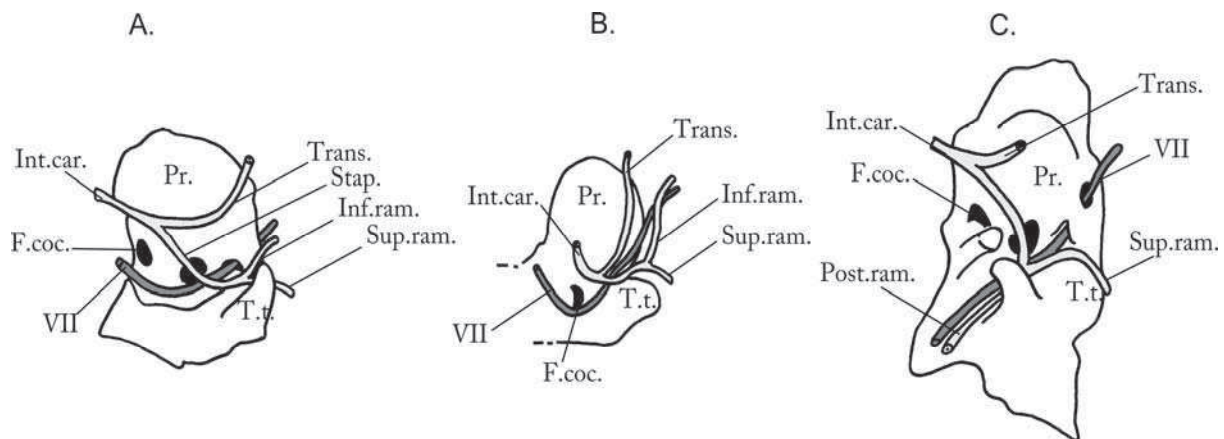


Figure 6. Reconstruction of possible pathways of arteries and facial nerve of *Chambius* (A) compared to young *Elephantulus* (B, redrawn after MacPhee, 1981) and *Tenrec* (C). Abbreviations: VII: facial nerve; F.coc., fenestra cochleae; Inf.ram., inferior ramus of the stapedial artery; Int.car., common trunk of the internal carotid artery; Post.ram., posterior ramus of the stapedial artery; Pr., promontorium; Stap., stapedial artery; Sup.ram., superior ramus of the stapedial artery; Trans., transpromontory artery; T.t., tegmen tympani.

6. Conclusion

The question of the origin and evolution of Macroscelididae among the supercohort Afrotheria and other Mammalia has been subject to many debates since the last about 10 years (e.g. Douady and Douzery, 2003; Douady et al., 2003; Tabuce et al., 2008; Penkrot et al., 2008). Considering its late Early or early Middle Eocene age, its morphology and phylogenetic position, *Chambius* represents a structural intermediate between modern macroscelids and other African insectivorans. By the mosaic of both plesiomorphic and

derived characters it displays, *Chambius* sheds new light on the origin and evolution of Macroscelididae and Afrotheria. *Chambius* shares with living macroscelids numerous traits such as a common pattern of circulatory system, the morphology of the rostral and caudal tympanic processes or the shape of the cochlea. However, *Chambius* probably lacks some specialization of the middle ear such as an expanded epitympanic recess and an increasingly pneumatized bulla. Another striking plesiomorphic feature of *Chambius* is the presence of a secondary common crus which suggests that, within Afroinsectiphylia, the secondary common crus was lost convergently at least in Macroscelidea and Tenrecoidea. The petrosal and inner ear characters support the clade Afroinsectivora and gather macroscelids with other endemic African insectivorans, reinforcing the hypothesis of an African origin of macroscelids. Finally, our analysis highlights the crucial interest of the petrosal and inner ear morphology for understanding the evolution of Macroscelidinae and especially the paraphyly of the genus *Elephantulus*. To test this possibility, future studies including a greater diversity of species of the genus *Elephantulus* are needed.

C. La morphologie du pétreux et de l'oreille interne des Macroscelididae actuels et la paraphylie du genre *Elephantulus*

Ce sous-chapitre correspond à l'article suivant:

Benoit J, Crumpton N, Merigeaud S, Tabuce R (2013b) Petrosal and bony labyrinth morphology supports paraphyly of *Elephantulus* within Macroscelididae (Mammalia, Afrotheria). Journal of Mammalian Evolution, DOI:10.1007/s10914-013-9234-5.

1. Abstract

Phylogeny of Macroscelididae (sengis or elephant shrews) has been prompted by molecular studies indicating that *Elephantulus rozeti* is best placed as the sister group of *Petrodromus tetradactylus* (this clade being in turn the sister taxon to *Macroscelides proboscideus*) than among other species of the genus *Elephantulus*. Until now, no discrete morphological characters have been proposed to support the grouping of *E. rozeti*, *Petrodromus*, and *Macroscelides* into this single so-called 'Panelephantulus' clade. Here, we employed μ CT scanning in order to investigate the petrosal and bony labyrinth (bony capsule of the inner ear) morphology of most species of extant Macroscelididae. We performed a cladistic analysis on ear traits and found that despite some convergences (e.g., concerning the bony arterial canals in *Macroscelides* and *Rhynchocyon*) the middle and inner ear morphology furnishes significant support for the 'Panelephantulus' clade. In our analysis, this clade is unambiguously supported by the presence of a fully ossified stapediofacial tube. Two additional characters (the presence of a bony septum at the mouth of the fenestra cochleae dividing the D3 sinus into two distinct cavities and the absence of an accessory lateral pneumatic fossa) could also support 'Panelephantulus'. These newly discovered morphological characters support the molecular phylogenies published and highlight the

importance of coding hitherto difficult to sample morphologies within cladistic analyses using μ CT techniques. Taxonomic implications are briefly discussed.

2. Introduction

The extant members of the family Macroscelididae (elephant shrews or sengis) include seventeen species assigned to four genera and two subfamilies: Rhynchocyoninae (*Rhynchocyon*: four species) and Macroscelidinae (*Elephantulus*: eleven species, *Petrodromus tetradactylus* and *Macroscelides proboscideus*) (Rathbun, 2009; Holroyd, 2010a). Recent molecular analyses of phylogenetic relationship among sengis strongly suggest that *Elephantulus* is in fact paraphyletic, *E. rozeti* being closer to *Petrodromus* and *Macroscelides* than to any of the remaining ten species of the genus *Elephantulus* (Douady et al., 2003; Kuntner et al., 2011; Smit et al., 2011) (Fig. 1). Morphological support for this paraphyly is scarce although the grouping of *P. tetradactylus* with *E. rozeti* (to the exclusion of *M. proboscideus*) is supported by the penile morphology and the presence of nipples in males of these species (Douady et al., 2003; Smit et al., 2011). Also, some studies dealing with basicranial shape and ear morphology pointed out that morphology could provide a significant support to the clade (*Macroscelides*, *Petrodromus*, *E. rozeti*) (Scalici and Panchetti, 2011; Benoit et al., 2012).

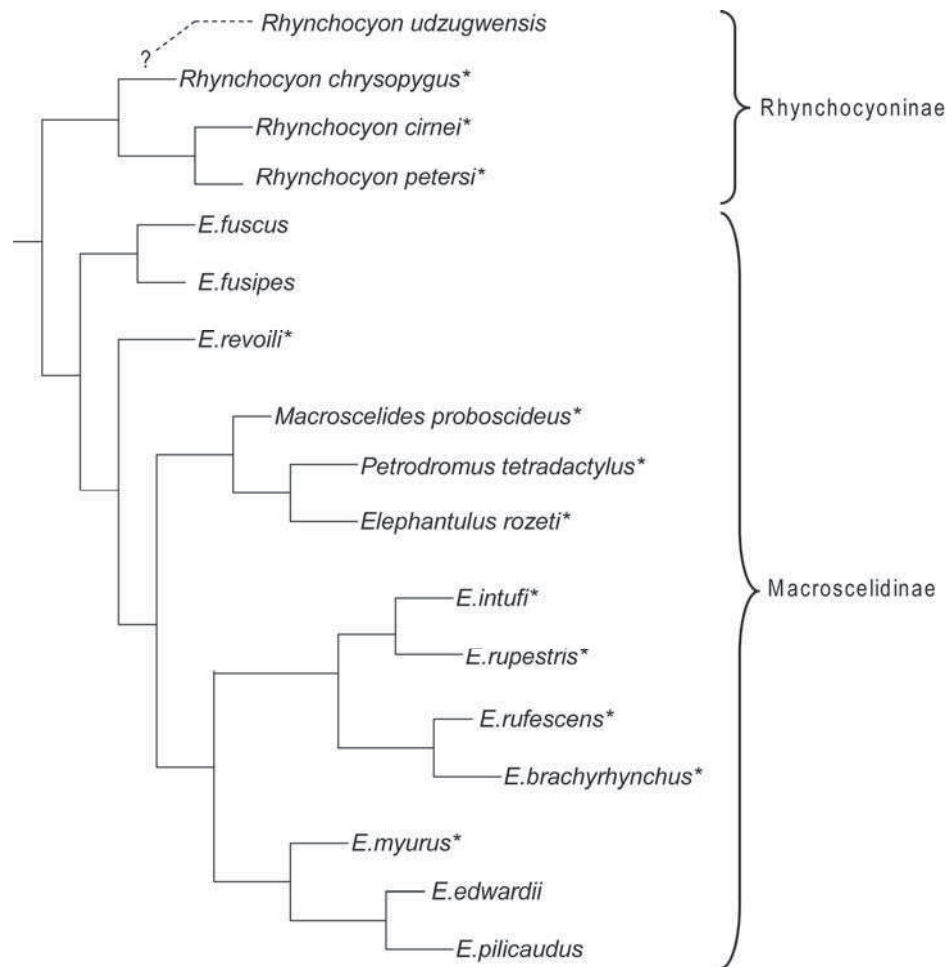


Figure 1. The phylogeny of Macroscelididae (after Douady et al., 2003; Kuntner et al., 2011; Smit et al., 2011). *: species included in this study.

The history of the study of the ear region of sengis dates from the beginning of the 20th century, when they were considered to be part of the primate ancestry in the insectivoran order Menotyphla, together with Tupaidae (e.g., Van der Klaauw, 1929, 1931; Evans, 1942; Findlay, 1944; Saban, 1957). The morphology of the basicranium, and particularly that of the ear region, has long been an important source of data for taxonomy and phylogeny especially in primatology (e.g., Tandler, 1899; Saban, 1957; MacPhee, 1981; MacPhee and Cartmill, 1986). Even if the ‘conservatism’ of the ear region has been criticized (see MacPhee and Cartmill, 1986), the usefulness of ear region characters for phylogenetic reconstruction is

undisputable (e.g., Novacek, 1986; Prothero, 1993; Wible, 1986; Bloch and Silcox, 2006; Wible et al., 2009). As a potential sister-group of Primates, many surveys were conducted on sengis' ears (Van der Klaauw, 1929, 1931; Saban, 1957; MacPhee, 1981), especially in *Elephantulus*, which was considered to be a model for the order. Other genera were often neglected and little is known about their ear morphology (see Van der Klaauw, 1931). Here, we have complimented these works by describing more exhaustively the petrosal and bony labyrinth morphology of numerous species of sengis, including representatives of all four genera. The evolution of ear characters, as well as macroscelidid phylogeny and taxonomy are also investigated through cladistic analysis.

3. Material and methods

3.1. Taxonomic sample (Annexe 2.4). Macerated skulls of twelve species among the seventeen known species of extant Macroscelididae were available for this study. All four genera are represented. Unfortunately, some species such as *Elephantulus fuscus*, *E. fuscipes*, *E. edwardii*, and the recently described *E. pilicaudus* and *Rhynchocyon udzungwensis* were not available due to a dearth of accessible material. However, more than half the species of the genus *Elephantulus* are represented, including *E. rozeti* and the type species of the genus, *E. rupestris*. This material was sampled from the collections of the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris (MNHN), the Université de Montpellier II -Sciences et Technique du Languedoc- (UM2), the Museum für Naturkunde in Berlin (ZMB), the Oxford University Museum of Natural History in Oxford (OUM), the Muséum d'Histoire Naturelle in Aix-en-Provence (MNHN-Aix), and the University Museum of Zoology in Cambridge (UMZC). Most digital data were acquired at the Montpellier Rio Imaging (MRI) micro-CT imaging station Skyscan 1076 (Montpellier, France), at the Helmholtz Center Berlin for Materials and Energy (HZB) using the Hamamatsu L8121-03 micro-CT scanner and at the

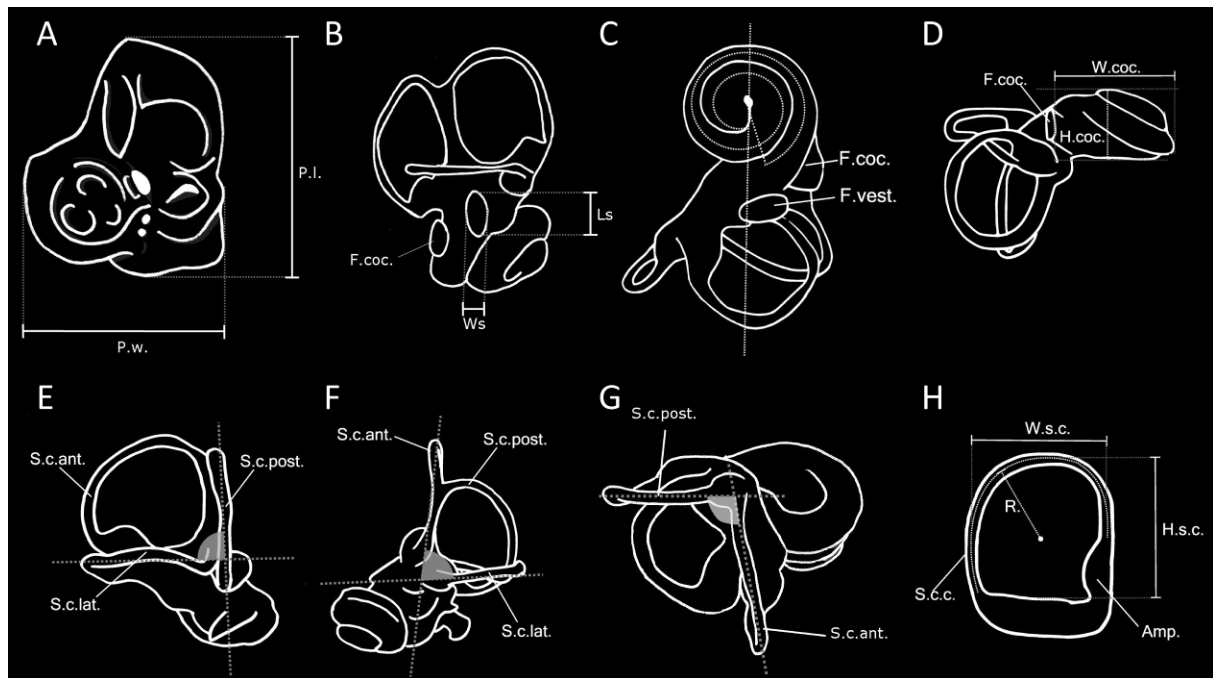


Figure 2. Measurement protocol. A. Length (P.l.) and width (P.w.) of the petrosal. B. Measurements of the stapedial ratio (quotient between L.s. and W.s.). C. Cochlear coiling and cochlear length. D. Measurements of the cochlear aspect ratio (quotient between the height (H.coc.) and the width (W.coc.) of the cochlear canal). E. Angle between the planes of the posterior and lateral semicircular canals. F. Angle between the planes of the lateral and anterior semicircular canals. G. Angle between the planes of the posterior and anterior semicircular canals. H. Measurements of the width (W.s.c.), height (H.s.c.) and radius (R.) of semicircular canals. Amp.: ampulla; D.coc.: diameter of the cochlea; F.coc.: fenestra cochleae; F.vest.: fenestra vestibuli; H.coc.: height of the cochlear canal; H.s.c.: height of the semicircular canal; Length.: bony labyrinth length; L.s.: length of the fenestra vestibuli; R.: radius of the semicircular canal; S.c.ant.: anterior semicircular canal; S.c.c.: semicircular canal; S.c.lat.: lateral semicircular canal; S.c.post.: posterior semicircular canal; W.coc.: width of the cochlear canal; W.s.: width of the fenestra vestibuli; W.s.c.: width of the semicircular canal.

Department of Engineering of the University of Cambridge using a Metris X-Tek HMX 160 high-resolution computed tomography (microCT) scanner. Aardvark skulls were scanned at the Centre Hospitalier Universitaire (CHU-Lap) Lapeyronie (Montpellier, France) using a

MultiDetector CT scanner General Electric Lightspeed VCT and at the Clinique du Parc (CDP) (Castelnau-le-Lez, France) using a MultiDetector CT scanner Somatom Definition AS, Siemens Health Care. Image segmentation and 3D rendering and visualization of the osseous inner ear were performed using manual segmentation with Avizo 6.3 (VSG) and Mimics 14.0 software.

3.2. Measurements protocol (Fig. 2, table 1). A summary of the measurement protocol is provided in Fig. 2. Petrosals length was measured between the mediorostral-most and the posterolateral-most point of the petrosal (Fig. 2A). Petrosal width is the largest distance taken perpendicular to the length (Fig. 2A). The stapedial ratio was defined by Segall (1970); it corresponds to the quotient between the length and the width of the fenestra vestibuli (Fig. 2B). A stapedial ratio exceeding 1.6 corresponds to a rather oval fenestra vestibuli, while a value below 1.6 corresponds to a rather rounded fenestra vestibuli (Segall, 1970; Ekdale, 2009). The number of turns of the cochlear canal corresponds to the number of turns completed by the canal from its apex to the end of the primary bony lamina (Fig. 2C), in degrees (Geisler and Luo, 1996). Cochlear length was measured along the spiral of the cochlear canal taken from its apex to the most proximal end of the primary bony lamina (Fig. 2C). The relative volume of the cochlear canal corresponds to the ratio between the volume of the cochlear canal and the total volume of the bony labyrinth (excluding that of the bony vestibular aqueduct and cranial nerve VIII). The cochlear ratio, or aspect ratio of the cochlear canal (see Ekdale, 2009), corresponds to the quotient between the width and the height of the cochlear canal when viewed in profile (Fig. 2D). The angle between the planes of two semicircular canals was measured when the plane of both semicircular canals were perpendicular to the field of view (see Ekdale, 2009) (Fig. 2E, F, G). Semicircular canal length was measured through the centre of the lumen of the bony channel. As in Spoor and Zonneveld (1995), we do not include either the ampullae or the common crus in the

measurements of the length of semicircular canals (Fig. 2H). The radius of a semicircular canal is half the mean of its width and length. The width of a semicircular canal was measured from the center of the lumen of two opposing limbs (Fig. 2H) and height was measured as the largest distance from the wall of the vestibule to the center of the lumen of the bony canal perpendicular to the width (Fig. 2H). All measurements were made on Avizo 6.3 (VSG).

3.3. Cladistic analysis (Annexe 2.5). In order to assess the evolution of ear region characters across Macroscelididae, we performed a cladistic analysis based on the ear region morphology of our specimens. We built a data matrix (28 characters; 15 taxa), which was treated under the assumption of the minimal model of unweighted parsimony, using PAUP.4b1 (Swofford, 2002), with a Branch and Bound search. All characters were treated as unordered and equally weighted. The branch support was assessed by calculating the Bremer indices (Bremer, 1994) with the same software. The outgroup taxa were chosen because they represent the closest relatives of extant sengis, which is the best way to polarize characters in an ingroup. The outgroup includes the Eocene *Chambius kasserinensis*, the oldest macroscelidid in which the petrosal is known (Benoit et al., 2012, 2013a), and two other mammals closely related to macroscelidids in the clade Afroinsectiphilia (see Asher and Helgen, 2010): the extant armadillo *Orycteropus afer* (Tubulidentata) and the Miocene Tenrecidae cf. *Erythrozootes chamerpes* (coded after Butler, 1969). As stated above, the monophyly of *Elephantulus* has been recently challenged (Douady et al., 2003; Kuntner et al., 2011; Smit et al., 2011). As a consequence, each species of *Elephantulus* was considered separately in the analysis and in the description. The data matrix is provided in annexe 2.5.

4. Description and Comparisons

The petrosals are described with in situ orientation, starting with the pars cochlearis (cochlear capsule) and continuing with the pars canalicularis (vestibular capsule). Special attention is dedicated to the osseous structures relating to the arterial and nervous pattern, as well as to the pneumatization of the petrosal bone. The petrosals are also described with the ventral (or tympanic) face first and then the dorsal face (including cerebral and cerebellar faces). To simplify the description, the osseous inner ears (bony labyrinths) are described with a simplified orientation in which the anterior view is perpendicular to the plane of the anterior semicircular canal, the posterior view is perpendicular to the plane of the posterior semicircular canal, and the lateral view is parallel to the plane of the lateral semicircular canal. Terminology follows the three main papers describing the macroscelidid ear: Saban (1957), MacPhee (1981), and Benoit et al. (2013a).

Order **Macroscelidea** Butler, 1956

Family **Macroscelididae** Bonaparte, 1838

Subfamily **Macroscelidinae** Bonaparte, 1838

Genus *Macroscelides* Smith, 1829

Species *Macroscelides proboscideus* (Shaw, 1800)

4.1.1. Petrosal, ventral face (Fig. 3A, C). *Macroscelides* is the type genus of the order Macroscelidea, the family Macroscelididae and the subfamily Macroscelidinae. The boundaries of the petrosal bone are obscured by complete fusion with surrounding bones, especially medially, where the medial margin is fused to the basioccipital and basisphenoid (Fig. 3C). The bone surrounding the labyrinthic capsule is very thin. Indeed, on the

promontory the bony capsule of the cochlear canal is exposed and the bony tubes for the posterior and lateral semicircular canals are prominent on the pars canalicularis.

The main peculiarity of the ventral face of the petrosal of *Macroscelides* is the enclosure of the arterial and nervous pathway within bony tubes into the bulla (Figs. 3A, 4A). The posterior carotid foramen enters the bulla dorsal to the petroentotympanic suture. As such, it is located within the petrosal bone. The tube for the internal carotid artery follows the ventral edge of the posterior septum. Then it divides into a transpromontorial and a stapedia branch medial to the fenestra vestibuli (Figs. 3A, 4A). The distal carotid artery (transpromontorial artery) crosses the promontory within a fully ossified tube, as in *Rhynchocyon*. Rostromedially it follows the ventral edge of the longitudinal septum before leaving the bulla (Figs. 3A, 4A). The bony tube for the stapedia artery crosses the fenestra vestibuli and joins the stapediafacial tube (Benoit et al. 2013a; a continuous bony tube that encloses the pathway of the facial nerve (facial canal) and the anterior ramus of the stapedia artery (Fig. 4)). In one of the two specimens of *Macroscelides* observed (MNHN 555), the diameter of the bony stapedia tube is reduced when it passes across the obturator foramen of the stapes (coarctation of the stapedia artery, Diamond (1989)). The stapediafacial tube is a long osseous tube starting from the stylomastoid foramen posterolaterally and running along the ventromedial edge of the tympanohyal process. In life, this tube carries the facial nerve (cranial nerve VII). At the level of the fenestra vestibuli, the stapedia artery enters the stapediafacial tube through a small foramen (as stated above) and both the facial nerve and this artery continue their course in the same osseous tube (Fig. 4A). Before reaching the level of the longitudinal septum, the stapediafacial tube divides into a dorsal branch for the facial nerve, and a ventral branch for the stapedia artery (Fig. 4A). The ventral branch itself divides at the level of the longitudinal septum into a rostromedial tube for the inferior ramus of the stapedia artery and a rostromedial tube for the superior ramus of the stapedia artery

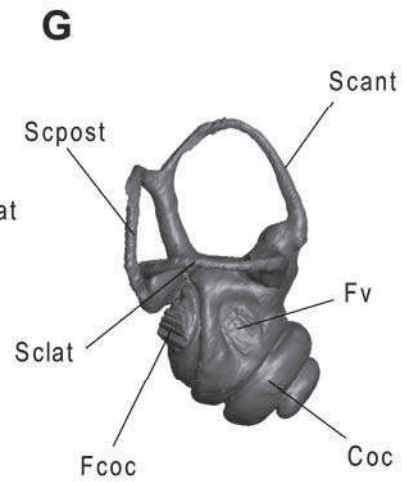
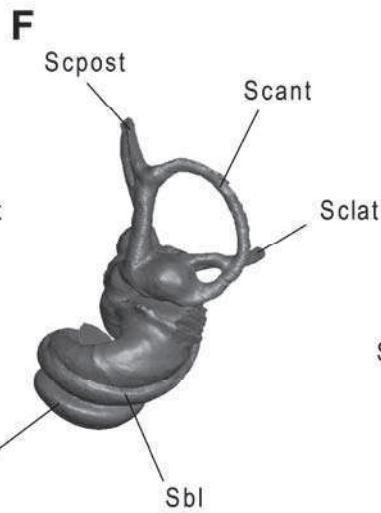
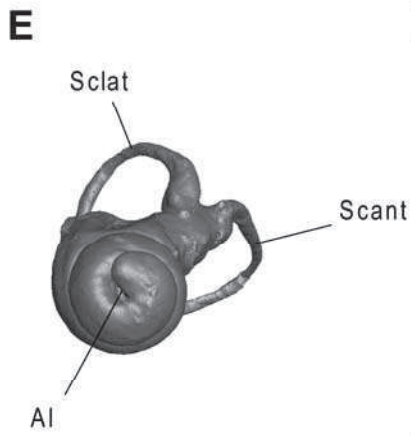
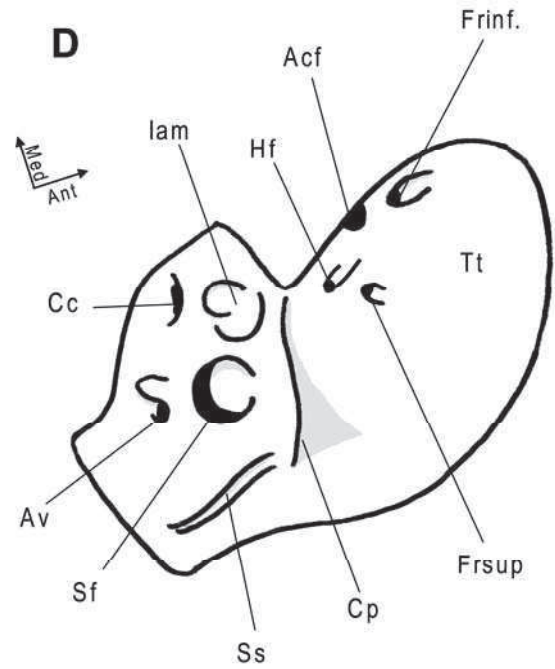
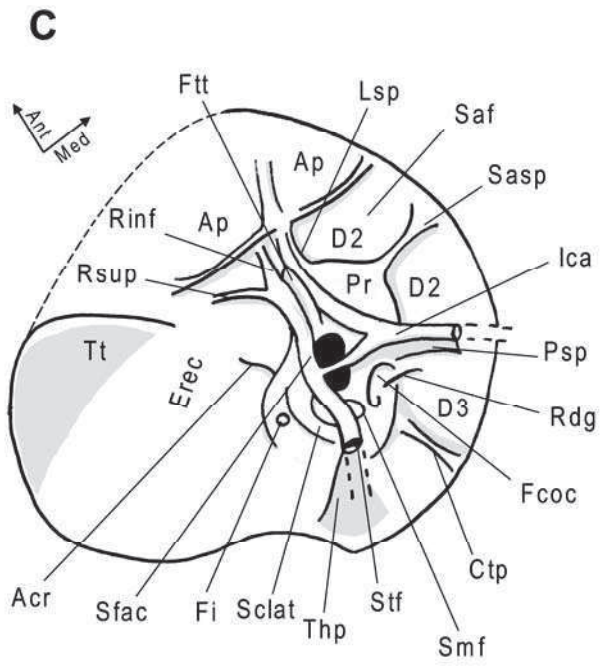
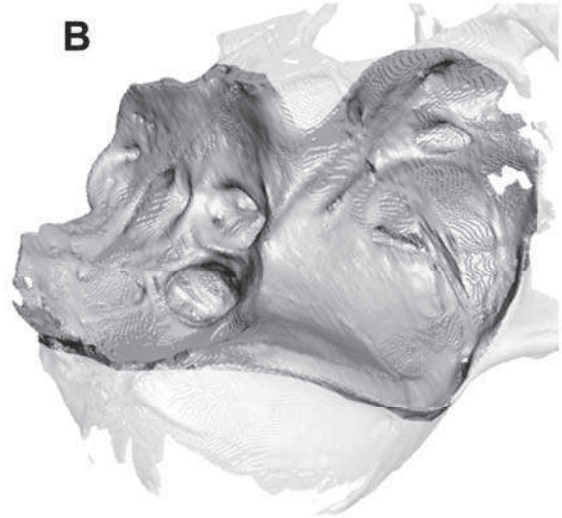
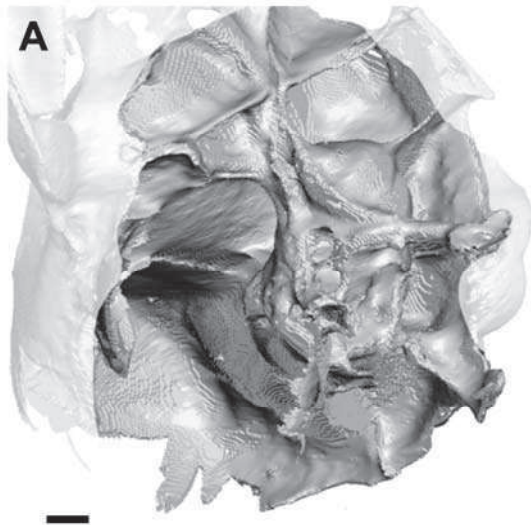


Figure 3. The petrosal and bony labyrinth of *Macroscelides proboscideus* (MNHN-555). CT reconstruction of the right petrosal (**A, B**, the bulla has been removed digitally), captioned drawing of the petrosal (**C, D**), and CT-reconstruction of the bony labyrinth (**E, F, G**). **A, C**: ventral face of the petrosal in ventrolateral view; **B, D**: dorsal face of the petrosal in dorsomedial view; **E**: ventral view of the bony labyrinth; **F**: posterior view of the bony labyrinth; **G**: lateral view of the bony labyrinth. Scale bars = 1mm. Acf: anterior carotid foramen; Acr: accessory crest in the epitympanic recess; Al: apical lacuna; Ant: anterior direction; Ap: accessory pneumatic fossa; Av: aquaeductus vestibuli; Cc: cochlear canaliculus; Coc: cochlear canal; Cp: crista petrosa; Ctp: caudal tympanic process; D2, D3: diverticula of the hypotympanic sinus; Erec: epitympanic recess; Fcoc.: fenestra cochleae; Fi: fossa incudis; Frinf.: foramen for the inferior ramus of the stapedial artery; Frsup: foramen for the superior ramus of the stapedial artery; Ftt: fossa tensor tympani; Fv: fenestra vestibuli; Hf: hiatus Fallopii; Iam.: internal auditory meatus; Ica: osseous tube for the internal carotid artery; Lsp: longitudinal septum; Med: medial direction; Pr: promontory; Psp: posterior septum; Rdg: small ridge at the mouth of the fenestra cochleae; Rinf: bony tube for the inferior ramus of the stapedial artery; Rsup: bony tube for the superior ramus of the stapedial artery; Saf: secondary anterior fossa; Saspt: secondary anterior septum; Sbl: secondary bony lamina; Scant: anterior semicircular canal; Sclat: lateral semicircular canal; Scpst: posterior semicircular canal; Sf: subarcuate fossa; Sfac: stapediolfacial tube; Smf: stapedial muscle fossa; Ss: sigmoid sinus; Stf: stylomastoid foramen; Thp: tympanohyal process; Tt: tegmen tympani.

(Figs. 3A, 4A). Both arterial tubes lead to foramina located on the cerebral face of the tegmen tympani (Fig. 4B, C).

On the promontory, the fenestra cochleae (round window) and the fenestra vestibuli (oval window) are very enlarged. The fenestra vestibuli is oval (stapedial ratio: MNHN-555=1.97; UMZC-E4071B=1.84). It is bridged by the cylindrical bony tube for the stapedial artery. On the petrosal the epitympanic wing is continuous caudally with the rostral tympanic

process, and itself being continuous caudolaterally with the caudal tympanic process. The latter two form a wall like petrosal plate (MacPhee 1981). This continuous structure bears many pneumatic cavities (Fig. 3A, C). The posterior-most pneumatic fossa excavates the petrosal posteriorly to the mouth of the fenestra cochleae. It corresponds to the D3 diverticulum of the hypotympanic sinus described by Saban (1957) (Fig. 3A, C). It is bounded medially by the very high posterior septum of the rostral tympanic process, and laterally and posteriorly by the high, but less sharp, caudal tympanic process of the petrosal. In the middle of the posterior lip of the fenestra cochleae, a small crest parts the D3 sinus into two sub-

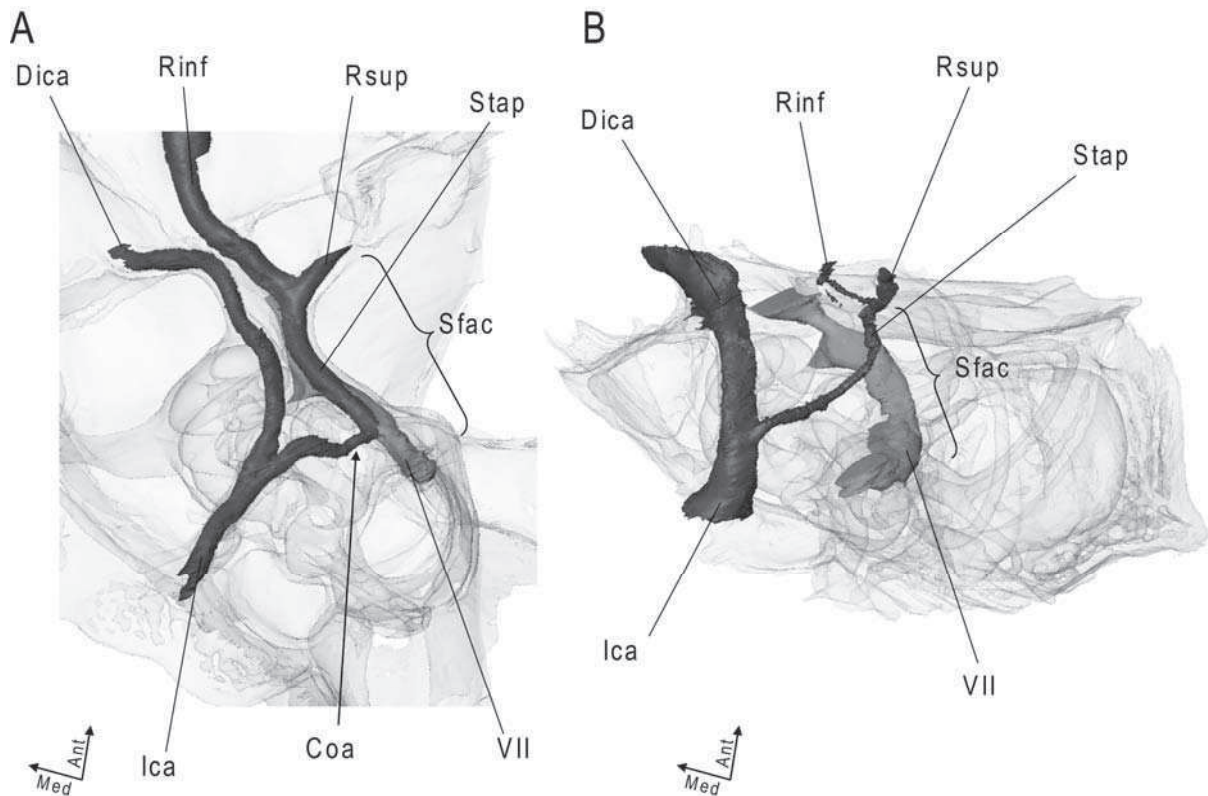


Figure 4. CT-reconstruction of the arterial pathway in the middle ear of *Macroscelides proboscideus* (MNHN-555) (A) and *Rhynchocyon cirnei* (MNHN-1897-622) (B). Not to scale. VII: facial nerve; Ant: anterior direction; Coa: reduction of the size of the stapedial tube (for coarctation of the stapedial artery ?); Dica: distal branch of the internal carotid artery (transpromontorial branch); Ica: common trunk of the internal carotid artery; Med: medial direction; Rinf: inferior ramus of the stapedial artery; Rsup: superior ramus of the stapedial artery; Sfac: stapediofacial tube; Stap: stapedial artery.

divisions, as in *Petrodromus* (Rdg on fig. 3A, C). The D3 sinus is separated rostrally from the stapedial muscle fossa by the convexity caused by the bony channel of the posterior and lateral semicircular canals. Another pneumatic cavity is located rostromedial to the sharp posterior septum and excavates the caudal half of the epitympanic wing (Fig. 3A, C). This deep fossa is rostrally limited by a mediolateral septum (secondary anterior septum of Benoit et al. (2013a)). A third pneumatic fossa excavates the epitympanic wing rostral to the secondary anterior septum (secondary anterior fossa, fig. 3A, C). It is bounded rostrally by the longitudinal septum, which also carries the tube for the distal internal carotid artery. Both pneumatic fossae cited above excavate the epitympanic wing and correspond to the D2 sinus of Saban (1957). Two additional pneumatic fossae can be observed between the bony tubes for the superior and inferior stapedial rami (Fig. 3A, C). The fossa tensor tympani is located rostral to the tube for the distal branch of the internal carotid artery (Fig. 3A, C). It forms a long and narrow fossa that leads rostromedially to a short tube for the exit of the muscle.

On the pars canalicularis (Fig. 3A, C), a high and sharp mediolateral crest separates the tympanic cavity into two supplementary large vacuities, a rostral one and a caudal one. This crest corresponds to the tympanohyal process. The caudal fossa it defines extends posterior to the caudal tympanic process. The rostral one excavates the large tegmen tympani and forms the epitympanic recess for the incudo-malleolar articulation. In MNHN-555, a small crest crosses the proximal part of the epitympanic recess (Fig. 3A, C). This small crest is absent in UMZC-E4071B. Observation of the CT scans of our specimens reveals that the crus breve (short process) of the incus articulates with the petrosal at the level of a small pit located at the base of the bony tubes for the lateral semicircular canal. This small pit thus corresponds to the fossa incudis (Fig. 3A, C). The stapedial muscle fossa is surrounded by the bony channel for the lateral semicircular canal. This fossa is continuous with the fossula cochleae located at the mouth of the fenestra cochleae. The bony channels of the posterior and

lateral semicircular canals separate the stapedia muscle fossa and the D3 sinus posteriorly (Fig. 3A, C). The caudal tympanic process does not participate in the delimitation of this muscular fossa, contrary to what is observed in other extant macroscelidids, in which a little participation of the lateral-most part of the caudal tympanic process occurs.

4.1.2. Petrosal, dorsal face (Fig. 3B, D). The cerebral part of the petrosal is formed by the dorsal face of the greatly expanded tegmen tympani. The sigmoid sinus runs along the lateral margin of the pars canicularis. The cerebellar face of the petrosal is pierced by the internal auditory meatus. It is itself divided into a rostral foramen mainly for the facial nerve (meatus acusticum anterior) and a caudal foramen, mainly for the vestibulocochlear nerve (meatus acusticum posterior). Each one is divided into many other smaller foramina (see Saban, 1957 for more details). The rostral and caudal foramina are separated by a thick crista transversa or crista falciformis (Fig. 3B, D). The subarcuate fossa (fossa subarcuata) is deep. Its outlines are rather angular because of the shape of the bony anterior semicircular canal (see below). A low but sharp ridge separates the internal auditory meatus and the subarcuate fossa. The aquaeductus vestibuli is located in a narrow fissure posterior to the subarcuate fossa (Fig. 3B, D). The cochlear canaliculus is located in the bottom of a shallow depression posterior to the internal auditory meatus.

4.1.3. Bony Labyrinth (Fig. 3E, F, G). The cochlear canal is coiled to 723° degrees. (Table 1) and the cochlear spiral is tightly coiled and nearly cylindrical (Fig. 3F). The second turn of the cochlear spiral nearly overlaps the basal turn in apical view (Fig. 3E). There is an apical lacuna at the top of the cochlear spiral that corresponds to a thickening of the bony modiolus (Fig. 3E). The mark of the secondary bony lamina forms a deep longitudinal furrow along the basal turn of the cochlear spiral and a portion of the second one. The basal turn is greatly inflated proximally. Both the round and oval windows are large. On the bony vestibule, the spherical recess (recessus sphericus) and the elliptical recess (recessus

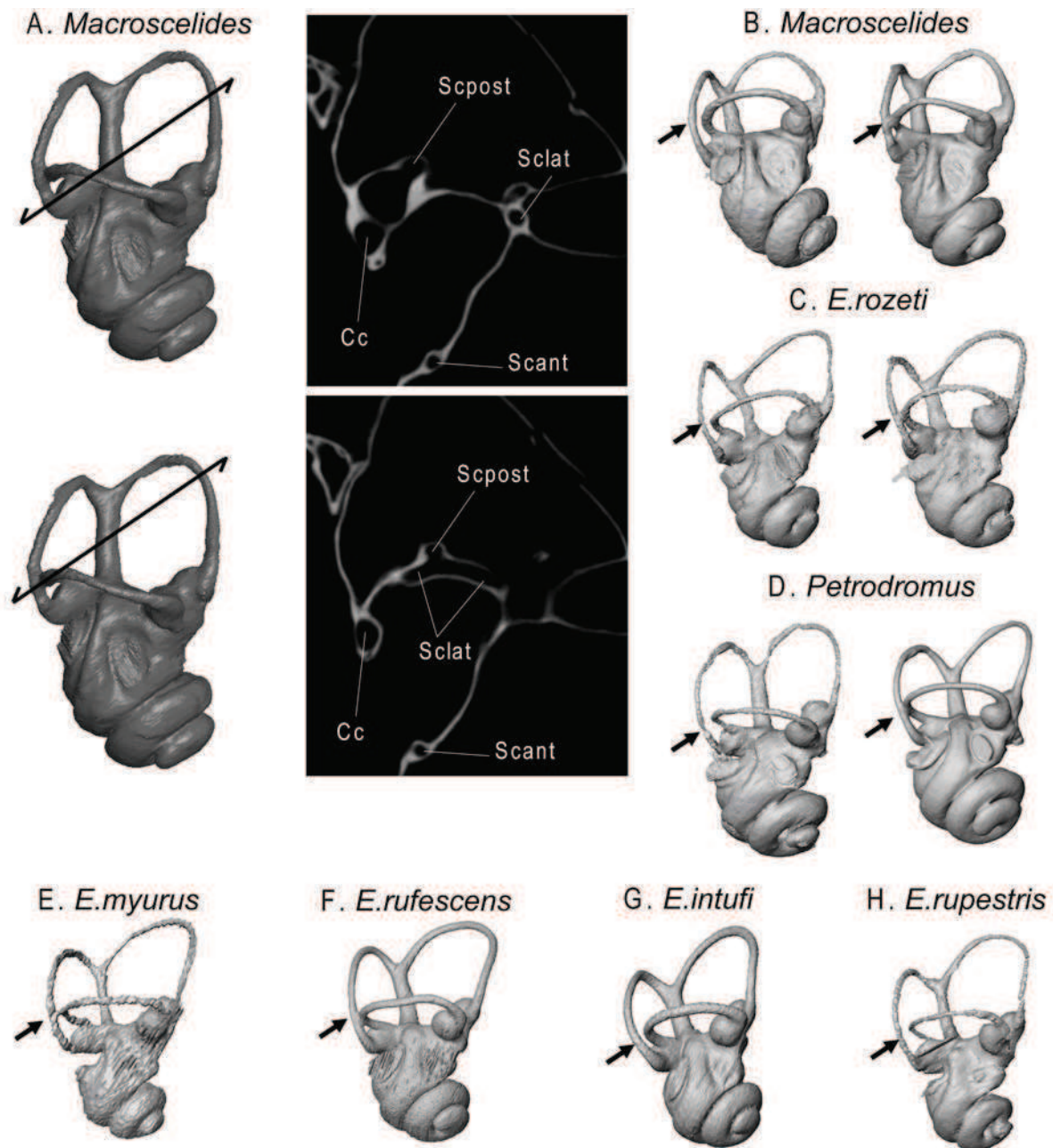


Figure 5. A: Two CT-slices in the bony labyrinth of *Macroscelides proboscideus* (MNHN-555), showing the fusion between the bony channels of the lateral and posterior semicircular canals. The section planes are drawn on the bony labyrinth. **B** (UMZC 2011.1.8 (60); MNHN-555), **C** (MNHN-1986-1054; MNHN-1986-1054), **D** (MNHN-1881-1574; MNHN-1973-49), **E** (OUM-11618), **F** (ZMB-75300), **G** (ZMB-84905), **H** (MNHN-2006-552): CT-reconstructions of the bony labyrinth of various Macroscelididae in ventrolateral views. The arrow indicates the level of the crossing of the lateral and posterior semicircular canals. Not to scale. Cc: common crus; Scant: anterior semicircular canal; Sclat: lateral semicircular canal; Scpost: posterior semicircular canal.

ellipticus) are separated by a shallow furrow and the ampullae are well differentiated, as in other members of Macroscelididae (Benoit et al., 2013a). As stated by Ekdale (2009), the semicircular canals of *Macroscelides* are rather angular (especially those of the anterior one) and do not strongly undulate. The anterior semicircular canal is the largest in terms of radius but not in terms of length (Table 1) and it is more expanded dorsally than the posterior one (Fig. 3G). The posterior semicircular canal expands ventrally so that the lateral canal crosses the spaces defined by the lateral semicircular canal in posterior view (Fig. 3F). The lumina of the bony channels of the posterior and lateral semicircular canals communicate at the level where they intersect in some specimens (MNHN 555; UMZC E4071) while in others (UMZC-2011.1.4 (53); UMZC-2011.1.8 (60)) the canals do not even touch one another (Figs. 3F, 5A, B). This contact, when it occurs, can be observed on both left and right bony labyrinths within a specimen's skull.

Genus *Petrodromus* Peters, 1846

Species *Petrodromus tetradactylus* Peters, 1846

4.2.1. Petrosal ventral face (Fig. 6A, C). Contrary to the anatomy of *Macroscelides*, the bone of the labyrinthine capsule is thick enough to hide the cochlear and vestibular housing in *Petrodromus*. Moreover, the arteries on the promontory and the stapediocranial groove (facial sulcus) are not enclosed within bony tubes as in *Petrodromus*. The posterior carotid foramen is located within the mural-like petrosal plate (fusion of the rostral and caudal tympanic processes), as in *E. myurus* (Fig. 7B). The sulcus for the proximal branch of the internal carotid artery runs lateral to the high posterior septum of the rostral tympanic process. The stapedia and transpromontorial sulci are faint on the promontory (Fig. 6A, C). There is

no ossified stapediofacial tube for the facial nerve and the stapedial artery, but a rather deep facial sulcus instead (stapediofacial groove). The superior and inferior rami of the stapedial artery are enclosed in bony tubes (Fig. 6A, C), as in other *Macroscelidinae*. The osseous tube for the inferior ramus bounds the fossa tensor tympani mediocaudally, and that for the superior ramus bounds the epitympanic recess laterally. Both stapedial tubes open dorsally on the tegmen tympani (Fig. 6B, D).

The petrosal is also, by far, less pneumatized than in *Macroscelides*. On the promontory, the D3 sinus is rather small (Fig. 6A, C). However, it deeply excavates the caudal tympanic process of the petrosal. As in *Macroscelides*, a low septum located at the mouth of the fenestra cochleae divides this sinus (Rdg on fig. 6A, C). The D3 sinus is also in continuity with the stapedial muscle fossa. The epitympanic wing, the rostral and the caudal tympanic process form a continuous bony plate excavated by the D2 sinus. The D2 sinus shallowly excavates the epitympanic wing. There is no secondary anterior septum that divides the D2 sinus. The rostromedial margin of the D2 sinus is set by the low and smooth longitudinal septum. The D3 and D2 sinuses are separated posteriorly by the posterior septum and the sulcus for the proximal branch of the internal carotid artery (Fig. 6A, C). The fossa tensor tympani is a shallow and elongated fossa that is bounded posteriorly by the longitudinal septum and rostrally by the bony tube for the inferior ramus of the stapedial artery. The tegmen tympani of *Petrodromus* is proportionally smaller than in other extant macroscelidids (Fig. 6A, C), perhaps because of the less specialized morphology and small size of the ossicular bones in this genus (Evans, 1942). The tegmen tympani approximates the relative size of that of the Eocene genus *Chambius* (Benoit et al., 2013a). The fossa incudis is a small pit located lateral to the fenestra vestibuli. The epitympanic recess is a bit larger and is located more rostromedially (Fig. 6A, C). Lateral to the epitympanic recess, there is a well-defined articular facet for the anterior crus of the ectotympanic.

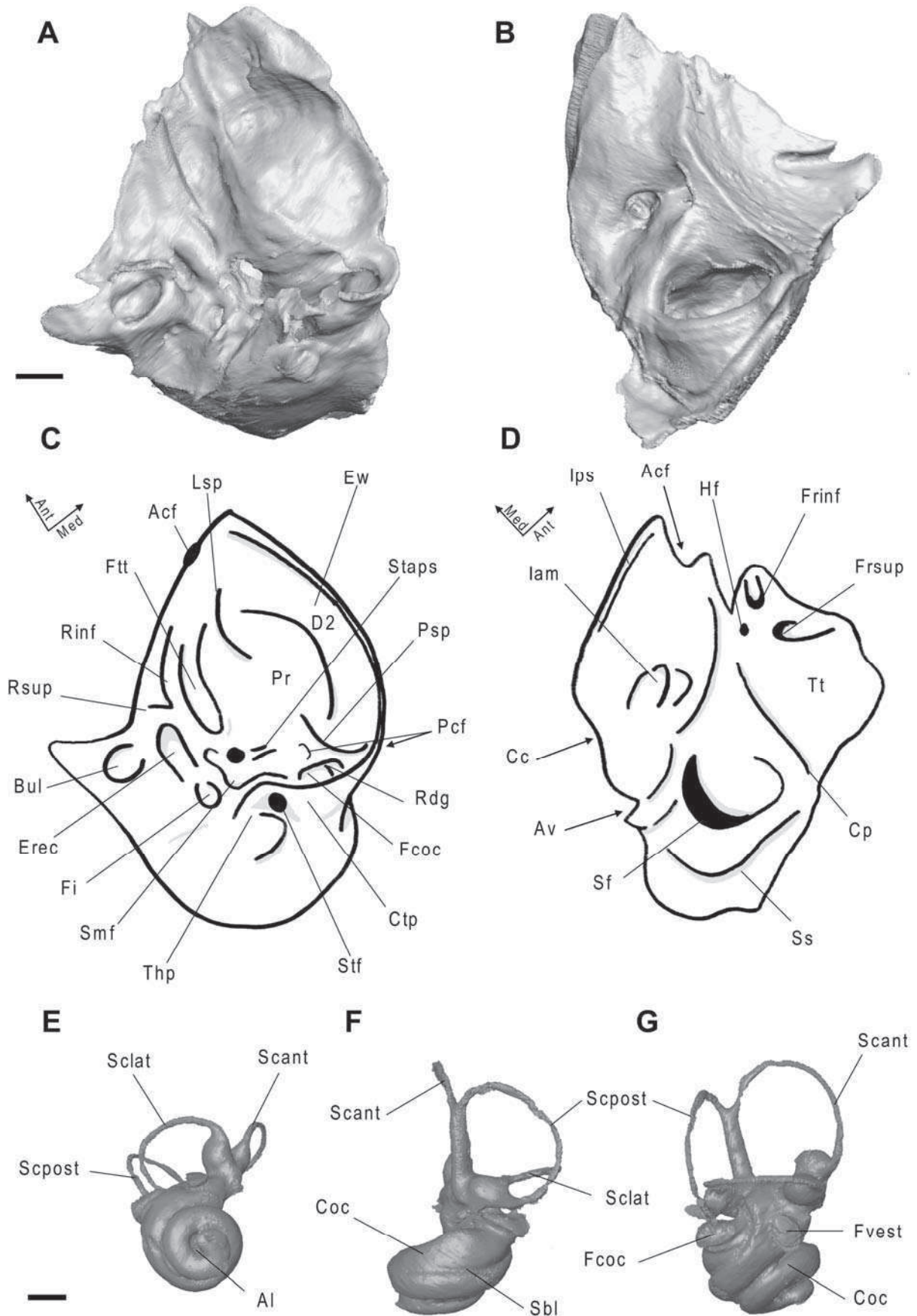


Figure 6. The petrosal and bony labyrinth of *Petrodromus tetradactylus* (MNHN-1881-1574). CT reconstruction of the right petrosal (**A, B**), captioned drawing of the petrosal (**C, D**), and CT-reconstruction of the bony labyrinth (**E, F, G**). **A, C**: ventral face of the petrosal in ventrolateral view; **B, D**: dorsal face of the petrosal in dorsomedial view; **E**: ventral view of the bony labyrinth; **F**: posterior view of the bony labyrinth; **G**: lateral view of the bony labyrinth. Scale bars = 1mm. Acf: anterior carotid foramen; Al: apical lacuna; Av: aquaeductus vestibuli; Bul: facet for the anterior crus of the ectotympanic; Cc: cochlear canaliculus; Coc: cochlear canal; Cp: crista petrosa; Ctp: caudal tympanic process; D2, D3: diverticula of the hypotympanic sinus; Erec: epitympanic recess; Ew: epitympanic wing; Fcoc: fenestra cochleae; Fi: fossa incudis; Frinf.: foramen for the inferior ramus of the stapedial artery; Frsup.: foramen for the superior ramus of the stapedial artery; Ftt: fossa tensor tympani; Fv: fenestra vestibuli; Hf: hiatus Fallopii; Iam.: internal auditory meatus; Ips: inferior petrosal sinus; Lsp: longitudinal septum; Pcf: posterior carotid foramen; Pr: promontory; Psp: posterior septum; Rdg: small ridge at the mouth of the fenestra cochleae; Rinf.: bony tube for the inferior ramus of the stapedial artery; Rsup.: bony tube for the superior ramus of the stapedial artery; Sbl: secondary bony lamina; Scant.: anterior semicircular canal; Sclat.: lateral semicircular canal; Scpost.: posterior semicircular canal; Sf: subarcuate fossa; Smf: stapedial muscle fossa; Ss: sigmoid sinus; Staps: stapedial sulcus; Stf: stylomastoid foramina; Thp: tympanohyal process; Tt: tegmen tympani.

4.2.2. Petrosal dorsal face (Fig. 6B, D). The cerebellar face of the petrosal is in continuity with the dorsal face of the tegmen tympani (cerebral face). The latter is concave and pierced by the two foramina for the stapedial artery rami and the hiatus Fallopii (Fig. 6B, D). The medial most stapedial foramen corresponds to the dorsal opening of the inferior ramus and the lateral corresponds to the superior ramus. The crista petrosa (petrosal crest), which separates the cerebral and the cerebellar face of the petrosal, is low. The cerebellar face of the petrosal is excavated by the internal auditory meatus and the deep subarcuate fossa

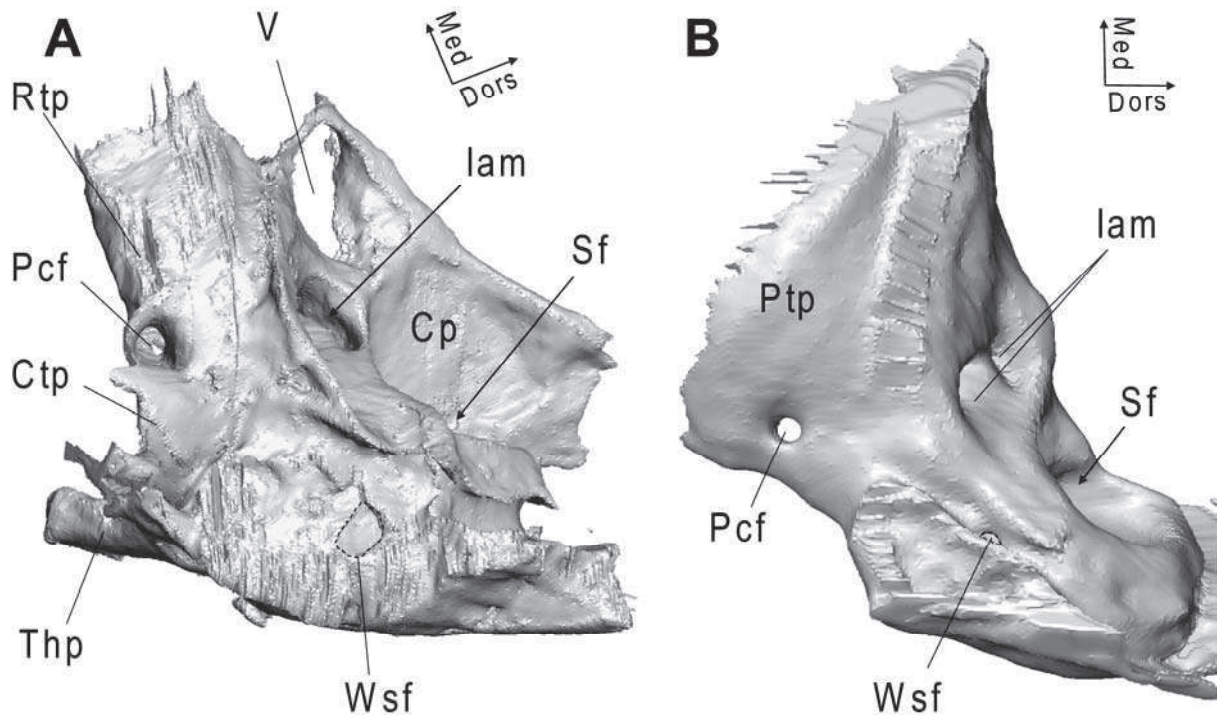


Figure 7. Morphology of the window of the subarcuata fossa in *Rhynchocyon cirnei* (MNHN-1897-622) (A) and *Elephantulus myurus* (OUM-11618) (B). Petrosals in posterior view. Not to scale. V: trigeminal canal; Cp: crista petrosa; Dors: dorsal direction; lam: internal auditory meatus; Med: medial direction; Pcf: posterior carotid foramen; Ptp: petrosal plate; Rtp: rostral tympanic process; Sf: subarcuata fossa; Thp: tympanohyal process; Wsf: window of the subarcuata fossa.

(Fig. 6B, D). They are separated by a low crest. The crista transversa, which separates the foramen acusticum anterius and the foramen acusticum posterius, is thick. Medial to the internal auditory meatus, there is a deep transverse furrow for the inferior petrosal sinus. In the same manner, one other deep furrow for the sigmoid sinus (sinus lateral of Saban (1957)) excavates the posterolateral margin of the subarcuate fossa (Fig. 6B, D). The aquaeductus vestibuli is located in a narrow fissure posterior to the subarcuate fossa. The cochlear canaliculus opens posterior to the internal auditory meatus. Posterodorsal to the aquaeductus vestibuli, there is a large secondary aperture leading to the subarcuate fossa in both specimens

(window of the subarcuate fossa of Benoit et al., 2013a: fig. 7). The significance of this feature in term of soft tissue anatomy, if any, is unknown.

4.2.3. Bony labyrinth (Fig. 6E, F, G). The cochlear canal completes two full turns (MNHN-1881-1574) or slightly more than one and a half turn (MNHN-1973-49) (Table 1). The cochlear spiral is nearly cylindrical, as in *Macroscolides* (Fig. 6F). There is a large apical lacuna at the top of the cochlear spiral (Fig. 6E). The second turn of the cochlear spiral only covers the axial half of the basal turn in apical view (Fig. 6E). The mark of the secondary bony lamina forms a deep longitudinal furrow along the basal turn of the cochlear spiral and a small portion of the second one. The basal turn becomes thicker when approaching the region of the fenestrae. On the bony vestibule, the spherical recess and the elliptical recess are separated by a shallow furrow. The ampullae are well differentiated. The semicircular canals are very circular. The anterior semicircular canal is the largest and is strongly expanded dorsally with respect to the posterior semicircular canal (Fig. 6F, G). It is also the only one that undulates away from its plane significantly. In posterior view, the lateral semicircular canal crosses the space defined by the posterior semicircular canal, which means the posterior semicircular canal is expanded ventrally (Fig. 6F). In MNHN-1973-49 the lumina of the posterior and lateral semicircular canals are fused (Figs. 5D, 6F). However, in the other specimen, both canals remain well separated (Fig. 5D).

Genus *Elephantulus* Thomas and Schwann, 1906

Species *Elephantulus rozeti* (Duvernoy, 1833)

4.3.1. Petrosal, ventral face (Fig. 8A, C). As in other species of *Elephantulus*, *Petrodromus*, and *Rhynchocyon*, the bone of the labyrinthic capsule is thick enough to hide the cochlear and vestibular housing.

The posterior carotid foramen is located immediately dorsal to the petroentotympanic suture, within the high petrosal plate (fusion of the rostral and caudal tympanic processes), above the fenestra cochleae as in *E. myurus* (Fig. 7B). The sulci for the internal carotid artery (stapedial, distal, and proximal branches) are not marked on the promontory. However, MacPhee (1981) has shown that in *Elephantulus* the proximal branch of the internal carotid would have passed lateral to the posterior septum and divided into a distal and stapedial branch at the level of the fenestra vestibuli, based on histological sections and dissections of *E. fuscipes*. The distal internal carotid artery must have passed against the medial wall of the longitudinal septum before leaving the middle ear. The foramen for the entry of the stapedial artery into the stapediocranial tube is located just lateral to the fenestra vestibuli (Fig. 8A, C). The stapediocranial tube is fully ossified from the stylomastoid foramen to the foramen for the entry of the stapedial artery into this tube (complete stapediocranial tube), as in *Macroscelides*. The channel for the stapedial artery and that for the facial nerve share the same bony tube until the stapedial channel separates and divides into the superior and the inferior rami (Fig. 8A, C). The osseous tube for the inferior ramus bounds the fossa tensor tympani laterally, and that for the superior ramus bounds the epitympanic recess anteriorly.

The fenestra cochleae opens posteromedially into the fossula cochleae, which is continuous with the smooth stapedial muscle fossa and the D3 sinus (Fig. 8A, C). The fenestra vestibuli is oval (stapedial ratio=1.85) and often as large as the fenestra cochleae. Pneumatic spaces include a large D3 sinus excavating the caudal tympanic process at the mouth of the fenestra cochleae. The D3 sinus is shallower than in *Petrodromus*. A shallow D2 sinus also excavates the epitympanic wing and the petrosal plate more medially. The rostral-most third of the D2 sinus is sometimes a little deeper and forms a secondary anterior fossa (Fig. 8A, C). There is a high posterior septum of the rostral tympanic process that separates both sinuses posteriorly. The fossa tensor tympani is elongated and shallow. It is defined

posteriorly by the longitudinal septum, and laterally by the bony tube for the inferior ramus of the stapedia artery (Fig. 8A, C).

On the pars canalicularis, the tegmen tympani is laterally expanded. The fossa incudis and the epitympanic recess are included in and excavate the bottom of a larger circular common recess on the tegmen tympani (Crec on fig. 8A, C). The fossa incudis is a small fossa excavating the posterior wall of this recess. As in other species of *Elephantulus*, the epitympanic recess is a large and rather oval vacuity on the bottom of the circular common recess. The epitympanic recess and the fossa incudis are accompanied laterally by a crescent-shaped pneumatized fossa, which excavates the lateral wall of the circular recess (Alf on fig. 8A, C). Lateral to the circular recess, there is an articulation facet for the anterior crus of the ectotympanic. Medially, the circular recess is bounded by the stapediafacial tube and the bony tube for the inferior ramus of the stapedia artery. The foramen stylomastoideum primitivum is ventrally bridged by the sharp caudal tympanic process and the low tympanohyal process. Some specimens (UM2-N-227, MNHN-1913A-441) display two distinct stylomastoid apertures. One of these foramina could have been for the posterior ramus of the stapedia artery, but MacPhee (1981) has demonstrated that this artery is absent in *Macroscelididae*. So again, the significance of this condition in terms of soft tissue anatomy remains unknown.

4.3.2. Petrosal dorsal face (Fig. 8B, D). The foramina for the exit of the stapedia artery rami are located on the cerebral face of the petrosal. The opening for the superior ramus is oriented laterally, while that for the inferior ramus is oriented medially (Fig. 8B, D). The hiatus Fallopii also opens onto the cerebral face of the petrosal (Fig. 8B, D). The crista petrosa, which separates the cerebellar and the cerebral faces, is low. The internal auditory meatus opens posterior to the crista petrosa, on the cerebellar face. The foramen acusticum anterius is bordered rostrally by the crista petrosa and caudally by the thick crista transversa. The foramen acusticum posterius opens posterior to the crista transversa. Contrary to what

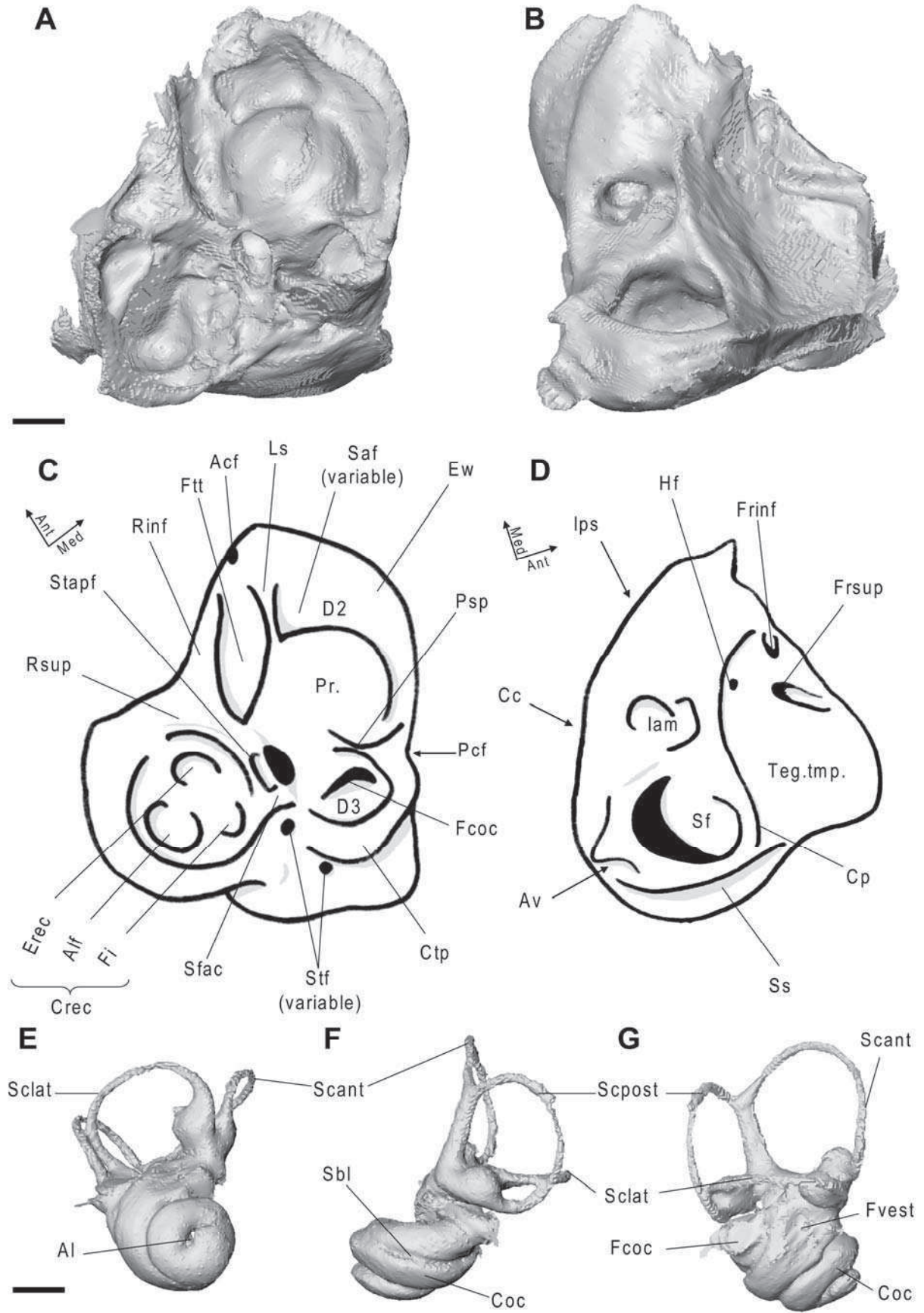


Figure 8. The petrosal and bony labyrinth of *Elephantulus rozeti* (MNHN-1913A-441). CT reconstruction of the right petrosal (**A, B**), captioned drawing of the petrosal (**C, D**), and CT-reconstruction of the bony labyrinth (**E, F, G**). **A, C**: ventral face of the petrosal in ventrolateral view; **B, D**: dorsal face of the petrosal in dorsomedial view; **E**: ventral view of the bony labyrinth; **F**: posterior view of the bony labyrinth; **G**: lateral view of the bony labyrinth. Scale bars = 1mm. Acf: anterior carotid foramen; Al: apical lacuna; Alf: Accessory lateral pneumatic fossa; Av: aquaeductus vestibuli; Cc: cochlear canaliculus; Coc: cochlear canal; Cp: crista petrosa; Crec: common recess for the ossicular fossae; Ctp: caudal tympanic process; D2, D3: diverticula of the hypotympanic sinus; Erec: epitympanic recess; Ew: epitympanic wing; Fcoc: fenestra cochleae; Fi: fossa incudis; Frinf: foramen for the inferior ramus of the stapedial artery; Frsup.: foramen for the superior ramus of the stapedial artery; Ftt: fossa tensor tympani; Fvest: fenestra vestibuli; Hf: hiatus fallopii; Iam.: internal auditory meatus; Ips: inferior petrosal sinus; Ls: longitudinal septum; Pr: promontory; Psp: posterior septum; Rinf.: bony tube for the inferior ramus of the stapedial artery; Rsup.: bony tube for the superior ramus of the stapedial artery; Saf: secondary anterior fossa; Sbl: secondary bony lamina; Scant: anterior semicircular canal; Sclat: lateral semicircular canal; Scpost.: posterior semicircular canal; Sf: subarcuate fossa; Sfac: stapediopacial tube; Ss: sigmoid sinus; Stapf: foramen for the entry of the stapedial artery into the stapedial tube; Stf: stylomastoid foramina; Tt: tegmen tympani.

have been observed in *Petrodromus*, *Macroscelides*, and other species of *Elephantulus*, there is no evident ridge between the internal auditory meatus and the subarcuate fossa (Fig. 8B, D). The cochlear canaliculus and the aquaeductus vestibuli are situated posterior to the internal auditory meatus and the subarcuate fossa, respectively. Medial to the internal auditory meatus, there is a shallow furrow for the inferior petrosal sinus. A deep furrow for the sigmoid sinus also excavates the posterolateral margin of the subarcuate fossa (Fig. 8B, D). The posterior window of the subarcuate fossa is always absent, except in one specimen (MNHN no reference number) where it is very small and looks like a minute foramen.

4.3.3. Bony labyrinth (Fig. 8E, F, G). The cochlear spiral makes about 1.6 turns (588°). It is slightly more conical than that of *Macroscelides*. As in *Petrodromus*, the second turn of the cochlear spiral only covers the axial half of the basal turn in apical view (Fig. 8E). There is no apical lacuna at the top of the cochlear spiral except a small one in MNHN-1986-1056 and MNHN-1913A-441. The mark of the secondary bony lamina forms a deep longitudinal furrow along the basal turn of the cochlear spiral and a small portion of the second one (Fig. 8F). The basal turn is greatly inflated proximally. On the bony vestibule, the spherical recess and the elliptical recess are separated by a shallow furrow. The ampullae are large. The anterior semicircular canal is the largest in terms of length and radius while the lateral one is the smallest (Table 1). The anterior semicircular canal and sometimes the posterior semicircular canal are slightly wavy. The anterior semicircular canal is expanded dorsally with respect to the posterior semicircular canal (Fig. 8G). The posterior semicircular canal is expanded ventrally with respect to the plane of the lateral semicircular canal (Fig. 8F). Half of the specimens observed (UM2-N-227; MNHN-1986-1056; MNHN-1913A-441) show a fusion of the posterior and lateral semicircular canals at the level where they intersect, resulting in the communication of their lumina (Fig. 5C).

Species *Elephantulus myurus* Thomas and Schwann, 1906

4.4.1. Petrosal ventral face (Fig. 9A, C). By comparison to *E. rozeti*, *E. myurus* (Fig. 9) is characterized by a round fenestra vestibuli (stapedial ratio=1.13), by having a double stylomastoid foramen (Fig. 9A, B), and a small foramen at the base of the caudal tympanic process, which perhaps represents the mastoid canaliculus (MacPhee, 1981). There is a circular common recess for the fossa incudis, the epitympanic recess, and the lateral pneumatic fossa (Fig. 9A, C). The stapediofacial groove (facial sulcus) is not enclosed in a

bony tube except for a small ossified portion located immediately after the stylomastoid foramen (Fig. 9A, C), as in *Rhynchocyon*.

4.4.2. Petrosal dorsal face (Fig. 9B, D). The hiatus Fallopii opens on the cerebral face of the petrosal (Fig. 9B, D). On the cerebral face, the bony tube for the stapedial artery is not ossified after the division of the superior and inferior rami. It results in the presence of a deep Y-shaped furrow on the dorsal face of the tegmen tympani (Fig. 9B, D). The posterior window of the subarcuate fossa is rather small (Fig. 7B).

4.4.3. Bony labyrinth (Fig. 9E, F, G). The bony labyrinth of *E. myurus* is similar to that of *E. rozeti* except for the absence of the apical lacuna (Fig. 9E). The lateral and posterior semicircular canals communicate at the level where they intersect (Fig. 5E, 9F, G).

Species *Elephantulus rupestris* (Smith, 1831)

4.5.3. Petrosal ventral face. By comparison to *E. rozeti*, *E. rupestris* is characterized by its relatively oval fenestra vestibuli (stapedial ratio=1.90) and the presence of a deep secondary anterior pneumatic fossa bounded posteriorly by a low and smooth secondary anterior septum. The stylomastoid foramen is simple. A rather long part of the pathway of the facial nerve is enclosed in a bony tube immediately after the stylomastoid foramen as in *E. myurus*.

4.5.2. Petrosal dorsal face. The dorsal face of the petrosal is identical to that of *E. rozeti*. The posterior window of the subarcuate fossa is insignificant.

4.5.3. Bony labyrinth (Fig. 5H). The bony labyrinth of *E. rupestris* is characterized by the presence of an apical lacuna and the absence of contact between the posterior and lateral semicircular canals (Fig. 5H).

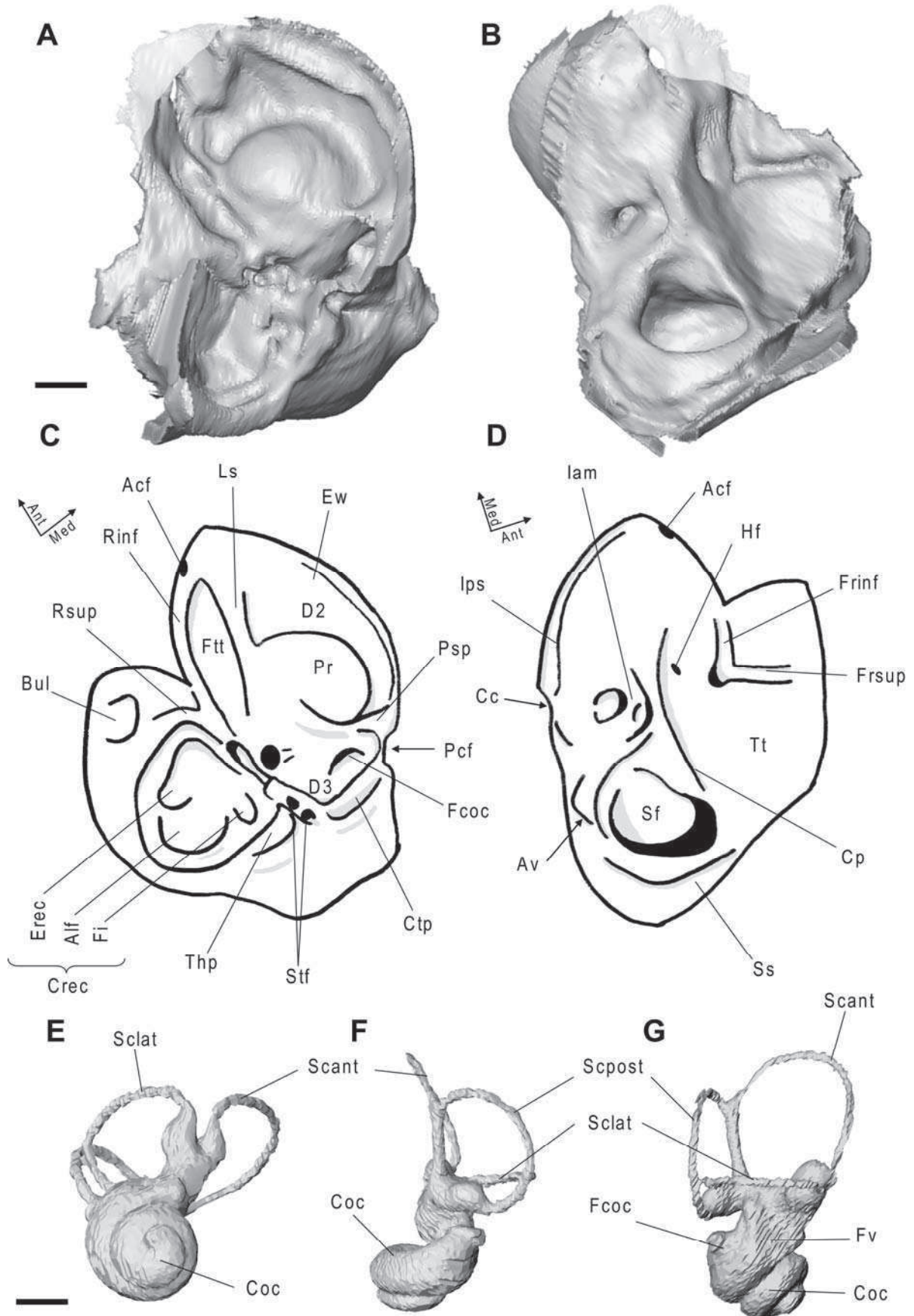


Figure 9. The petrosal and bony labyrinth of *Elephantulus myurus* (OUM-11618). CT reconstruction of the right petrosal (**A, B**), captioned drawing of the petrosal (**C, D**), and CT-reconstruction of the bony labyrinth (**E, F, G**). **A, C**: ventral face of the petrosal in ventrolateral view; **B, D**: dorsal face of the petrosal in dorsomedial view; **E**: ventral view of the bony labyrinth; **F**: posterior view of the bony labyrinth; **G**: lateral view of the bony labyrinth. Scale bars = 1mm. Acf: anterior carotid foramen; Alf: accessory lateral pneumatic fossa; Av: aquaeductus vestibuli; Bul: facet for the anterior crus of the ectotympanic; Cc: cochlear canaliculus; Coc: cochlear canal; Cp: crista petrosa; Crec: common recess for the ossicular fossae; D2, D3: diverticula of the hypotympanic sinus; Erec: epitympanic recess; Ew: epitympanic wing; Fcoc: fenestra cochleae; Fi: fossa incudis; Frinf: foramen for the inferior ramus of the stapedial artery; Frsup: foramen for the superior ramus of the stapedial artery; Fv: fenestra vestibuli; Ftt: fossa tensor tympani; Hf: hiatus Fallopii; Iam: internal auditory meatus; Ips: inferior petrosal sinus; Ls: longitudinal septum; Pr: promontory; Psp: posterior septum; Rinf: bony tube for the inferior ramus of the stapedial artery; Rsup: bony tube for the superior ramus of the stapedial artery; Scant: anterior semicircular canal; Sclat: lateral semicircular canal; Scpost: posterior semicircular canal; Sf: subarcuate fossa; Ss: sigmoid sinus; Stf: stylomastoid foramina; Thp: tympanohyal process; Tt: tegmen tympani.

Species *Elephantulus revoili* (Huet, 1881)

4.6.1. Petrosal ventral face. By comparison to *E. rozeti*, *E. revoili* is characterized by the absence of secondary anterior fossa and the absence of any bony enclosure of the stapediocranial groove. The fenestra vestibuli is relatively circular (stapedial ratio=1.49). The lateral pneumatic fossa of the common recess for the fossa incudis and the epitympanic recess is a little deeper than in other *Elephantulus* species.

4.6.2. Petrosal dorsal face. As in *E. myurus*, the superior and inferior rami of the stapedial artery are not enclosed in bone dorsally resulting in the presence of a deep Y-shaped

furrow on the dorsal face of the tegmen tympani. The posterior window of the subarcuate fossa is small but present.

4.6.3. Bony labyrinth. On the bony labyrinth, the apical lacuna occurs. The mark of the bony secondary bony lamina is deep along more than one and a half turns. The posterior and lateral semicircular canals are fused and their lumina communicate where they intersect.

Species *Elephantulus brachyrhynchus* (Smith, 1836)

4.7.1. Petrosal ventral face. By comparison to *E. rozeti*, *E. brachyrhynchus* is characterized by the absence of secondary anterior fossa, the presence of a double stylomastoid foramen, and the lack of any bony enclosure of the stapedia facial groove. As in other Macroscelidinae, the transpromontorial and stapedia sulci are faint. The fenestra vestibuli is strongly oval (stapedia ratio=1.81). The common recess is circular.

4.7.2. Petrosal dorsal face. The stapedia foramina, as well as the hiatus Fallopii are opened on the cerebral face of the petrosal into three distinct apertures. A sharp crest separates the internal auditory meatus and the subarcuate fossa. There is no posterior window on the subarcuate fossa. A sharp edge covers the aquaeductus vestibuli dorsally.

4.7.3 Bony labyrinth. On the bony labyrinth, the cochlear canal nearly completes two turns (690°). There is an apical lacuna. The secondary bony lamina extends to the level of the second turn. The posterior and lateral semicircular canals are fused and their lumina communicate at the level where they intersect.

Genus	Species	Petrosal			Coiling	Cochlear canal		
		Length (mm)	Width (mm)	Stapedial ratio		Length (mm)	Relative volume	Aspect ratio
<i>Rhynchocyon</i>	<i>cirnei</i>	12,87	7,52	1,62	753°	13,00	0,65	0,71
<i>Rhynchocyon</i>	<i>chrysopygus</i>	12,14	8,65	1,76	740°	10,93	0,60	0,64
<i>Rhynchocyon</i>	<i>petersi</i>	14,43	7,53	1,72	752°	10,89	0,65	0,60
<i>Elephantulus</i>	<i>rozeti</i>	8,40	6,10	1,85	588°	6,76	0,62	0,66
<i>Elephantulus</i>	<i>rupestris</i>	5,60	5,17	1,90	670°	8,20	0,68	0,65
<i>Elephantulus</i>	<i>revoili</i>	11,83	8,61	1,49	627°	7,19	0,59	0,65
<i>Elephantulus</i>	<i>brachyrhyncus</i>	7,29	5,41	1,81	690°	7,60	0,60	0,67
<i>Elephantulus</i>	<i>rufescens</i>	7,71	5,12	1,58	709°	8,36	0,62	0,65
<i>Elephantulus</i>	<i>intufi</i>	7,40	5,34	1,79	694°	7,96	0,63	0,66
<i>Elephantulus</i>	<i>myurus</i>	8,25	6,08	1,13	616°	6,92	0,67	0,72
<i>Petrodromus</i>	<i>tetradactylus</i>	10,68	7,51	1,50	670°	6,46	0,71	0,69
<i>Macroscelides</i>	<i>proboscideus</i>	9,34	11,33	1,78	723°	9,89	0,69	0,75

Genus	Species	Semicircular canal angles			Semicircular canal length (mm)			Semicircular canal radius (mm)		
		Ant-lat	Lat-post	Ant-post	Anterior	Lateral	Posterior	Anterior	Lateral	Posterior
<i>Rhynchocyon</i>	<i>cirnei</i>	105°	98°	84°	8,32	8,26	7,56	2,00	1,77	1,45
<i>Rhynchocyon</i>	<i>chrysopygus</i>	106°	90°	86°	7,66	7,54	6,51	2,00	1,64	1,67
<i>Rhynchocyon</i>	<i>petersi</i>	108°	90°	97°	7,51	7,52	6,50	1,99	1,61	1,67
<i>Elephantulus</i>	<i>rozeti</i>	97°	93°	86°	5,10	3,85	4,26	1,40	1,04	1,72
<i>Elephantulus</i>	<i>rupestris</i>	105°	91°	82°	5,28	3,83	4,64	1,39	1,08	1,14
<i>Elephantulus</i>	<i>revoili</i>	95°	93°	88°	5,48	4,25	4,23	1,54	1,08	1,14
<i>Elephantulus</i>	<i>brachyrhyncus</i>	102°	94°	88°	5,12	3,26	3,95	1,40	0,98	1,14
<i>Elephantulus</i>	<i>rufescens</i>	102°	95°	97°	5,45	3,90	4,29	1,50	1,05	1,12
<i>Elephantulus</i>	<i>intufi</i>	103°	93°	92°	5,61	3,76	4,19	1,45	0,99	1,13
<i>Elephantulus</i>	<i>myurus</i>	109°	96°	80°	5,38	3,88	4,26	1,48	1,04	1,12
<i>Petrodromus</i>	<i>tetradactylus</i>	103°	93°	85°	5,79	4,84	5,24	1,52	1,23	1,32
<i>Macroscelides</i>	<i>proboscideus</i>	101°	93°	81°	4,00	3,93	4,17	1,28	1,05	1,09

Table 1. Measurements of the petrosal and bony labyrinth of Macroscelididae.

Species *Elephantulus rufescens* (Peters, 1878)

4.8.1. Petrosal ventral face. By comparison to *E rozeti*, *E. rufescens* is characterized by the presence of a deep secondary anterior fossa, the presence of a double stylomastoid foramen with widely separated apertures, and the lack of any bony enclosure of the

stapediofacial groove. The tympanohyal process is short, salient, and more robust than in other Macroscelidinae. The posterior carotid foramen opens within the petrosal plate. There is a small foramen, perhaps corresponding to the mastoid canaliculus, located at the base of the caudal tympanic process. The transpromontorial sulcus is faint but the stapedial sulcus is more clearly marked. The fenestra vestibuli is rather rounded (stapedial ratio=1.58). There is a circular common recess for the epitympanic recess, the fossa incudis, and the lateral pneumatic fossa, as in other *Elephantulus* species.

4.8.2. Petrosal dorsal face. A short ridge of bone separates the internal auditory meatus and the subarcuate fossa. The hiatus Fallopii opens dorsally on the cerebral face. The bony tubes for the superior and inferior rami of the stapedial artery are not ossified dorsally, which results in the presence of a deep Y-shaped furrow. There is a large window of the subarcuate fossa but it is located more laterally than in other macroscelidids in which it is present. Venous sinuses are well marked.

4.8.3. Bony labyrinth (Fig. 5F). On the bony labyrinth, the cochlear canal is cylindrical and coils on nearly two turns (709°). The apical lacuna is very small. The bony channels for the lateral and posterior semicircular canals are fused at the level where they intersect (Fig. 5F).

Species *Elephantulus intufi* (Smith, 1836)

4.9.1. Petrosal ventral face. By comparison to *E. rozeti*, *E. intufi* is characterized by the presence of a deep secondary anterior fossa and the presence of a double stylomastoid foramen with widely separated apertures. Contrary to *E. rufescens*, there is no mastoid canaliculus. The stapediofacial groove is not enclosed in a bony tube. The fenestra vestibuli is

oval (stapedial ratio=1.79). The fossa incudis is very small with respect to the epitympanic recess.

4.9.2. Petrosal ventral face. The hiatus Fallopii and the stapedial foramina are distinctive on the cerebral face. A sharp ridge separates the internal auditory meatus and the subarcuate fossa. There is no significant posterior window of the subarcuate fossa but a small pit resembling a venous aperture.

4.9.3. Bony labyrinth (Fig. 5G). On the bony labyrinth, the cochlear canal is cylindrical and makes nearly two turns (694°). The apical lacuna is absent. The bony channels for the lateral and posterior semicircular canals are neither fused nor in contact, as in *E. rupestris* (Fig. 5G). The anterior semicircular canal is strongly expanded ventrally.

Subfamily **Rhynchocyoninae** Gill, 1872

Genus *Rhynchocyon* Peters, 1847

Species: *Rhynchocyon cirnei* Peters, 1847; *Rhynchocyon petersi* Bocage, 1880;

Rhynchocyon chrysopygus Günther, 1881

4.10.1. Petrosal ventral face (Fig. 10A, C): *Rhynchocyon* is the sole genus of the subfamily Rhynchocyoninae. The petrosal is larger than in other sengi genera (Table 1). As in *Elephantulus* and *Petrodromus*, in *Rhynchocyon* the bone of the labyrinthine capsule is thick enough to hide the cochlear and vestibular housing.

The posterior carotid foramen is located at the petrotympanic suture instead of being located within the petrosal. This foramen forms a deep notch that separates the caudal tympanic process and the rostral tympanic process, and thus, there is no petrosal plate (Fig. 7A). As in *Macroscelides*, the internal carotid artery is enclosed in a bony tube on the promontory (Fig. 10A, C). The tubes for the proximal branch of the internal carotid artery

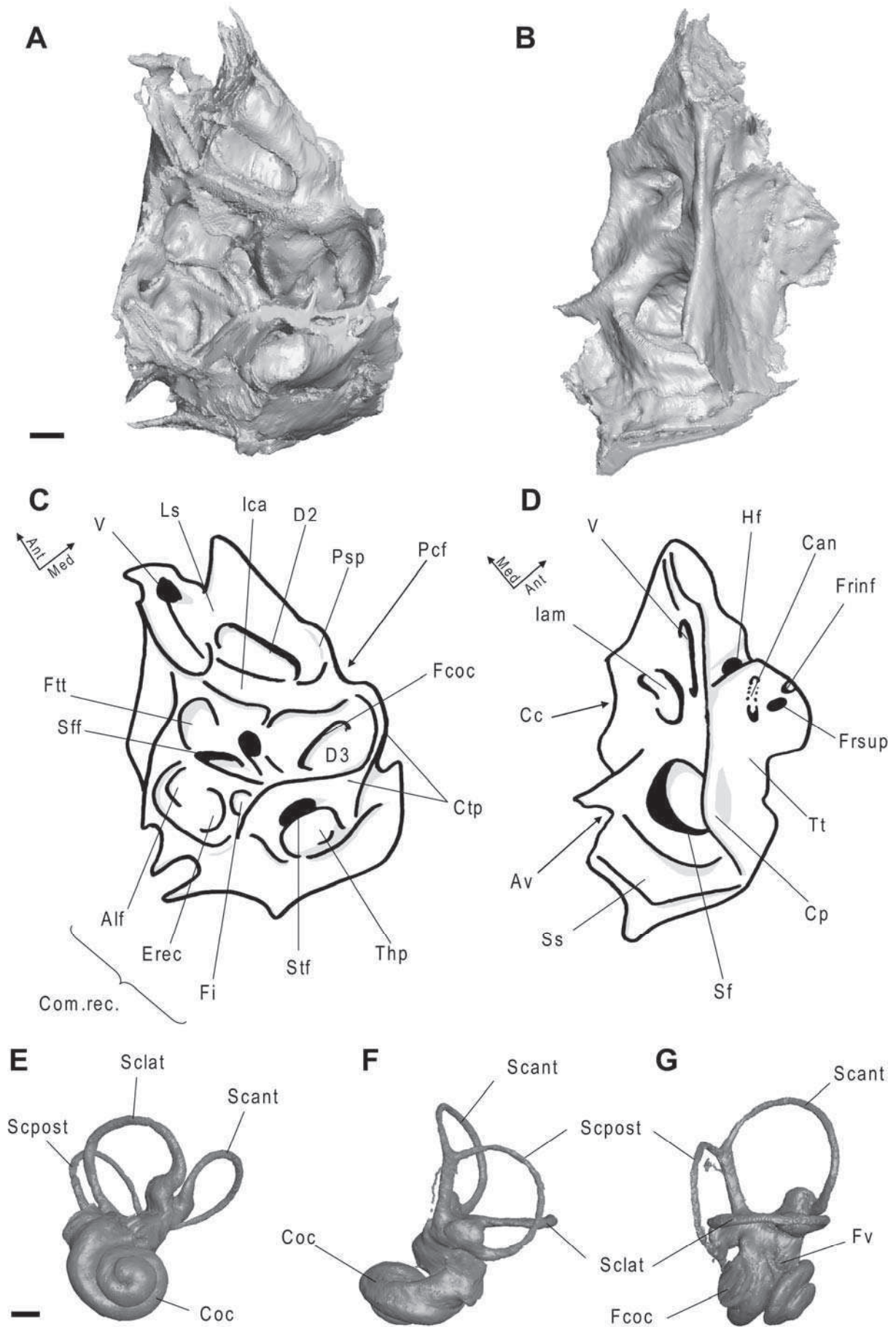


Figure 10. The petrosal and bony labyrinth of *Rhynchocyon cirnei* (MNHN-1897-622). CT reconstruction of the right petrosal (**A, B**), captioned drawing of the petrosal (**C, D**), and CT-reconstruction of the bony labyrinth (**E, F, G**). **A, C**: ventral face of the petrosal in ventrolateral view; **B, D**: dorsal face of the petrosal in dorsomedial view; **E**: ventral view of the bony labyrinth; **F**: posterior view of the bony labyrinth; **G**: lateral view of the bony labyrinth. Scale bars = 1mm. V: trigeminal canal; Alf: accessory lateral pneumatic fossa; Av: aquaeductus vestibuli; Can: canal of unidentified function; Cc: cochlear canaliculus; Coc: cochlear canal; Cp: crista petrosa; Crec: common recess for the ossicular fossae; Ctp: caudal tympanic process; D2, D3: diverticula of the hypotympanic sinus; Erec.: epitympanic recess; Fcoc: fenestra cochleae; Fi: fossa incudis; Frinf: foramen for the inferior ramus of the stapedial artery; Frsup: foramen for the superior ramus of the stapedial artery; Ftt: fossa tensor tympani; Fv: fenestra vestibuli; Hf: hiatus Fallopii; Iam: internal auditory meatus; Ica: osseous tube for the internal carotid artery; Ls: longitudinal septum; Pcf: posterior carotid foramen; Psp: posterior septum; Scant: anterior semicircular canal; Sclat: lateral semicircular canal; Scpost: posterior semicircular canal; Sf: subarcuate fossa; Sff: secondary facial foramen; Ss: sigmoid sinus; Stf: stylomastoid foramen; Thp: tympanohyal process; Tt: tegmen tympani.

as well as that for the transpromontorial branch (distal branch of the internal carotid) are many times larger, in terms of diameter, than the tube for the stapedial artery. Consequently, judging from the size of the stapedial tube, it seems that the stapedial artery is reduced and not functional in *Rhynchocyon* (Figs. 4B, 10A, C). Indeed, in *R. petersi* and one specimens of *R. cirnei* (MNHN-1897-622) the marks left by the superior and inferior rami of the stapedial artery on the petrosal are recognizable, but in MNHN-1897-624 (*R. cirnei*) and ZMB-10925 (*R. chrysopygus*), these marks are hardly discernible on CT images because the tubes/sulci are very small. When present (e.g., MNHN-1897-622), the pathway for the superior ramus of the stapedial artery on the tegmen tympani is not enclosed within a bony tube whereas it is always the case for the inferior ramus (Fig. 10A, C).

The fenestra cochleae is a large aperture. Sometimes, the fenestra vestibuli can be larger than the fenestra cochleae (ZMB-84895, MNHN-1897-624). The fenestra vestibuli is always oval except in one specimen of *R.cirnei* (MNHN-1897-624) (Table 1). Contrary to what can be observed in other macroscelidids, the fossa tensor tympani is deep and quadrangular in ventral view (Fig. 10A, C). A high crest separates it from the fenestra vestibuli. Like in *Macroscelides*, the ventral face of the petrosal bears many high septa that define deep pneumatic fossae. The D3 sinus deeply excavates the caudal tympanic process of the petrosal posterior to the fenestra cochleae. The fossula cochleae, the stapedia muscle fossa, and the D3 sinus are confluent (Fig. 10A, C). The caudal tympanic process forms a high crest that is often in continuity with the bullar wall (entotympanic), a suture being hardly discernible. The base of the caudal tympanic process is pierced by a small foramen in *R. cirnei* and *R. chrysopygus*, possibly corresponding to the mastoid canaliculus for the path of the auricular branch of the vagus nerve (cranial nerve X) (see MacPhee, 1981). The D2 sinus is also present and deeply excavates the epitympanic wing of the petrosal. This fossa is so deep that it looks like a hollow pyramid in ventral view (Fig. 10A, C). The caudal wall of the pyramid participates in the posterior carotid foramen and must be homologous with the posterior septum of the rostral tympanic process. The rostral wall of the pyramid bounds the transpromontorial carotid pathway medially and must be homologous to the longitudinal septum of other macroscelidids. The rostral-most third of the D2 sinus is deeply excavated but there is no secondary anterior septum.

On the pars canicularis, the tympanohyal process is a long and finger-like apophysis (Fig. 10A, C). Its medial margin bears a sulcus for the exit of the facial nerve into the bulla. This bony channel is ventrally bridged by a sheet of bone, but since the petrotympanic suture is obscured at this level, it is hard to say if this bridge is homologous with the caudal tympanic process of the petrosal or with the ectotympanic. Given the morphology observed in

other macroscelidids, it can be assumed that this short bony tube is ventrally closed by the caudal tympanic process and that it is thus homologous with the stylomastoid foramen (Fig. 10A, C). The pathway of the facial nerve between this short tube and the secondary facial foramen is not contained within a bony stapediofacial tube. Instead, the facial sulcus runs between the stapedial muscle fossa and the epitympanic recess, along the medial wall of the sharp crista parotica, before entering the secondary facial foramen (Fig. 10A, C). The relative size of the tegmen tympani is intermediate between that of *Elephantulus* and *Petrodromus* (Fig. 10A, C). The epitympanic recess is large. The fossa incudis consists of a deep and elongated pit excavating the rostromedial aspect of the tympanohyal process. As in *Elephantulus* and *Macroscelides*, the epitympanic recess and the fossa incudis are included into a common recess that also includes an accessory pneumatic fossa located rostromedially (Fig. 10A, C). Whereas the outline of this recess is roughly circular in *Elephantulus*, it is more oval in *Rhynchocyon*.

4.10.2. Petrosal, dorsal face (Fig. 10B, D). The dorsal face of the petrosal of *R. petersi* and *R. cirnei* is clearly separated into a cerebral and a cerebellar face by a very high, thin, and sharp crista petrosa (Figs. 7A, 10B, D). The main communication between the cerebellar and the cerebral faces is a huge foramen that perforates the rostral-most apex of the ridge (Figs. 7A, 10B, D). This foramen should correspond to the exit of the trigeminal nerve from the braincase (trigeminal canal). Conversely, *R. chrysopygus* displays a low and smooth crista petrosa as in the Macroscelidinae, and there is no trigeminal canal in the petrosal. The stapedial foramina are located on the cerebral face of the petrosal. A small osseous channel of undefined biological significance crosses the tegmen tympani too (Fig. 10B, D). In *R. cirnei* and *R. petersi*, the hiatus Fallopii is a large opening on the mediorostral margin of the tegmen tympani, as in *Petrodromus*. On the contrary, it consists of a small foramen on the dorsal margin of the tegmen tympani in *R. chrysopygus*. The cerebellar face of the petrosal is similar

to that in other macroscelidids except that the internal auditory meatus is deeper and the crista transversa is thinner. The internal auditory meatus is also prolonged posteriorly by a wide sulcus, possibly for the vestibulocochlear nerve (Fig. 10B, D). Caudally, this sulcus leaves the petrosal at the level of a thick spine that covers the aquaeductus vestibuli dorsally. The cochlear canaliculus is located caudal to the caudal wall of this wide sulcus. The inferior petrosal sinus deeply excavates the medial-most aspect of the cerebellar face of the petrosal. The sigmoid sinus consists of deep furrows on the caudolateral walls of the subarcuate fossa (Fig. 10B, D). The subarcuate fossa is large and deep. The posterior window of the subarcuate fossa is large in *R. cirnei* (Fig. 7A) whereas it is absent in *R. chrysopygus* and very small, resembling a tiny foramen, in *R. petersi*.

4.10.3. Bony labyrinth (Fig. 10E, F, G). The cochlear canal makes two full whorls. It looks different from those of Macroscelidinae: the cochlear canal is more planispiraled in profile view (Fig. 10F), the spiral turns are not in broad contact, and they do not cover each other in apical view (Fig. 10E). The apical lacuna is absent, except in *R. chrysopygus*. The mark of the bony secondary lamina extends to the level of the second turn in *R. petersi* and *R. chrysopygus* while it only reaches a third of the basal turn in *R. cirnei*. The furrow between the elliptical and the spherical recesses is not distinguishable. The ampullae are voluminous and well individualized. All semicircular canals have broadly circular outlines. The anterior semicircular canal is the largest. It appears much expanded dorsally and strongly undulates (Fig. 10F, G). The posterior canal seems more expanded ventrally than in other macroscelidids (Fig. 10F). The lateral semicircular canal can be larger than or nearly as large as the posterior one. Its lumen remains separated from that of the posterior canal in all the specimens examined (Fig. 10G). In *R. petersi* the lateral semicircular canal nearly directly enters the vestibule while in other species the posterior limb of the lateral semicircular canal is fused to the wall of the posterior ampulla.

5. Results of the cladistic analysis

The cladistic analysis results in one strict consensus of three most parsimonious trees of 60 steps (Fig. 11). The retention index and the consistency index are 0.75 and 0.64, respectively, and Bremer indices at nodes equal one except at the node gathering all extant Macroscelididae where it equals two, and at the (*E. rufescens*, *E. myurus*) node where it equals three.

Extant Macroscelididae form a clade supported by five non-homoplastic (NH) characters: the presence of a common recess for the epitympanic recess and the fossa incudis (4(1)), the presence of an accessory pneumatic fossa within the common recess lateral to the epitympanic recess (5(1)), the position of the caudal tympanic process of the petrosal participating in the margin of stapedial muscle fossa caudolaterally (7(1)), the stapedial foramina that are opened dorsally (16(1)), and the secondary common crus that is absent on the bony labyrinth (28(0)). It should be noted here that our analysis does not support the homology of the secondary common crus with the fusion of the posterior limb of the lateral semicircular canal and the ampullar limb of the posterior semicircular canal at the level of their intersection. Our analysis suggests that this fusion may have occurred secondarily in sengis' evolution, well after the secondary common crus disappeared.

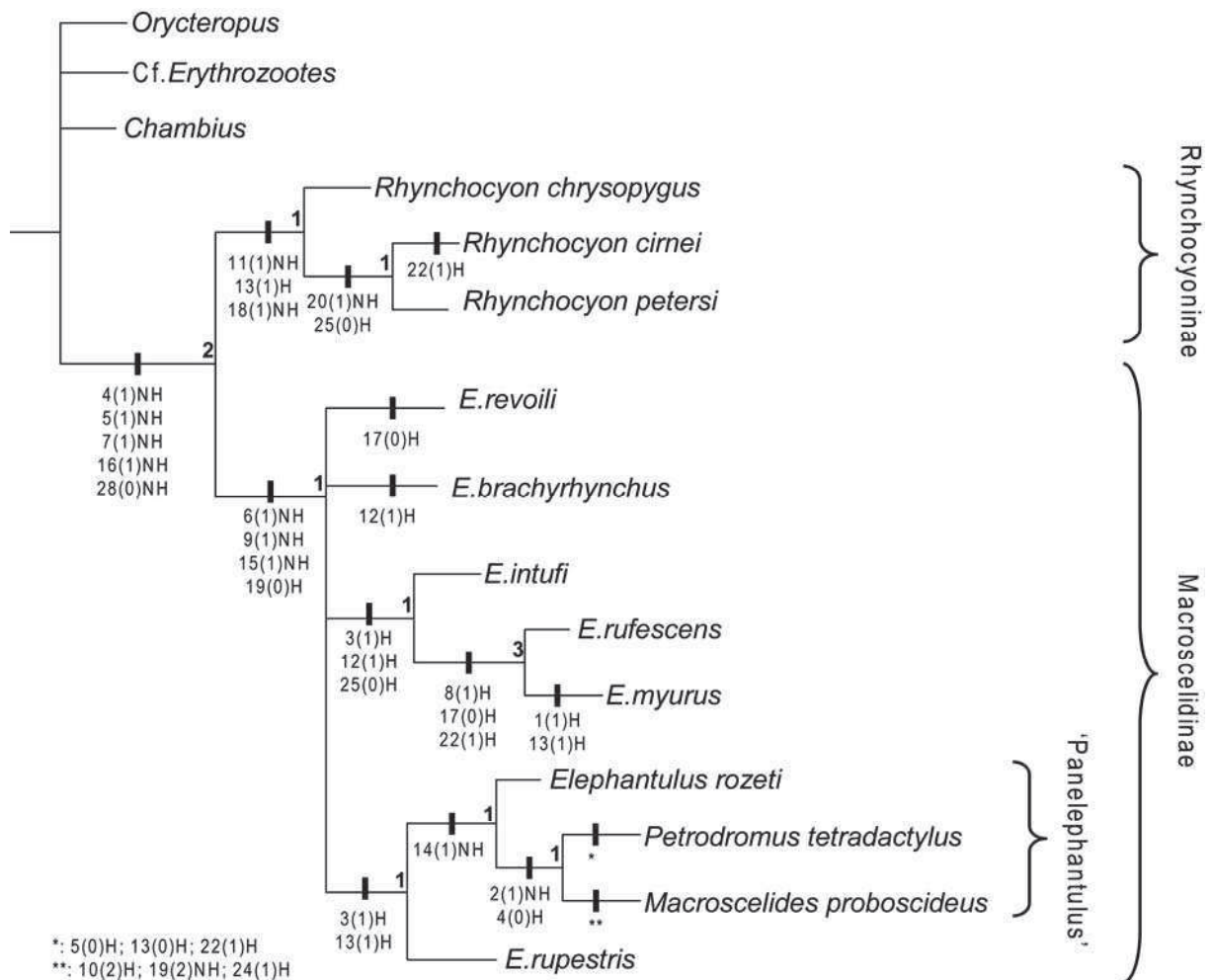


Figure 11. Strict consensus of the three trees resulting from the cladistic analysis. Length: 60; Consistency index (CI): 0.65; Homoplasy index (HI): 0.50; Retention index (RI): 0.75; Rescaled consistency index (RC): 0.49. Values at nodes are the Bremer indices. H: homoplastic characters; NH: Non-homoplastic characters.

The Macroscelidinae and the Rhynchocyoninae appear monophyletic (Fig. 11), which is consistent with the phylogenetic trees found elsewhere in the literature, based on morphological or molecular characters (e.g., Corbet and Hanks, 1968; Novacek, 1984; Corbet, 1995; Douady et al., 2003; Kuntner et al., 2011; Smit et al., 2011) (see Fig. 1). The Rhynchocyoninae distinguish from other Macroscelididae by three apomorphic characters: the atrophy of the stapedial tubes for the stapedial artery (11(1)NH), the presence of a deep

and rectangular fossa for the tensor tympani muscle (18(1)NH), and by the bony enclosure of the facial nerve immediately after the stylomastoid foramen (13(1), homoplastic (H), RI=0.33). As in *Macroscelides*, Rhynchocyoninae are also characterized by the sharp and numerous crests that define deep pneumatization fossae within the petrosal, and the bony enclosure of the arterial pathway on the promontory (10(2)H, RI=0.80). However, the latter character appears ambiguous in this analysis. As in molecular studies (Kuntner et al., 2011; Smit et al., 2011) *R. chrysopygus* is placed as the basal-most offshoot of Rhynchocyoninae. The grouping of *R. cirnei* with *R. petersi* is supported by the shared presence of a high crista petrosa bearing a trigeminal canal (20(1)NH), and the absence of the apical lacuna on the cochlear canal (25(0)H, RI=0.75).

The clade Macroscelidinae includes the genera *Macroscelides*, *Petrodromus*, and *Elephantulus*. It is supported by three non-homoplastic characters: the continuity of the epitympanic wing with the rostral and caudal tympanic process (6(1)), the presence of the posterior carotid foramen within the petrosal bone dorsal to the petrotympanic suture (9(1)), and the bony enclosure of the superior ramus of the stapedia artery (15(1)). These traits are supplemented by one homoplastic character (the presence of a reduced tympanohyal process, 19(0)H, RI=0.75).

As in the molecular study of Smit et al. (2011) (Fig. 1) (which sampled more species of *Elephantulus* than those of Douady et al. (2003) and Kuntner et al. (2011)), the genus *Elephantulus* appears paraphyletic, and *Macroscelides*, *Petrodromus*, and *E. rozeti* are grouped into a single clade (Fig. 11). Scalici and Panchetti (2011) proposed the term Panelephantulus for this clade, so we will here refer to this grouping as the ‘Panelephantulus’ clade. The ‘Panelephantulus’ clade is supported by a single non-homoplastic character: the presence of an ossified stapediolfacial tube that corresponds to the bony enclosure of the path of the facial nerve within the bulla (14(1)). Contrary to the above mentioned molecular

analyses, our analysis supports a (*Petrodromus*, *Macroscelides*) clade (instead of a (*Petrodromus*, *E. rozeti*) clade). The shared presence of a bony septum at the mouth of the fenestra cochleae dividing the D3 sinus (2(1)NH) and the absence of a common recess for the ossicular fossae (4(0)H, RI=0.75, reversion) in *Petrodromus* and *Macroscelides* supports this grouping in our analysis. The branches leading to *Petrodromus* and *Macroscelides* each bear three autapomorphies. In *Petrodromus* they consist of two reversal (the loss of the lateral pneumatic fossa (5(0)H, RI=0.66) and the loss of the short bony tube associated with the stylomastoid foramen (13(0)H, RI=0.33)) and one autapomorphy (the presence of a large window of the subarcuata fossa (22(1)H, 0.33)). In *Macroscelides*, they consist of three autapomorphies (the presence of a bony enclosure of the arterial pathways on the promontory (10(2)H, RI=0.80, convergent with *Rhynchocyon*), the wall-like aspect of the tympanohyal process (19(2)NH), and the cochlear spiral exceeding two full turns (24(1)H, RI=0.50, convergent with *Rhynchocyon* and *Chambius*). *Macroscelides* is, among Macroscelidinae, the most autapomorphic taxon in terms of ossicular hypertrophy (Evans, 1942), petrosal pneumatization, bullar hypertrophy, and cochlear and semicircular canals shapes.

6. Discussion

6.1. Molecular versus morphological data. Our cladistic analysis gathers *Macroscelides*, *Petrodromus*, and *E. rozeti* into a single clade resulting in the paraphyly of *Elephantulus*. The same clade was identified using molecular characters by Douady et al. (2003), Kuntner et al. (2011), and Smit et al. (2011). It should be noted that in their phylogenetical analyses, Smit et al. (2007, 2008) did not find evidence for this grouping, but their taxon sampling was inappropriate since they did not include *E. rozeti*. Our study is the first to support this clade by discrete morphological characters using a cladistic analysis. In a previous paper, Benoit et al. (2013a) showed that petrosal characters could support the

‘*Panelephantulus*’ clade, but their taxon sampling included only five species of extant Macroscelididae, which weakened their conclusions. Scalici and Panchetti (2011) have analyzed the ventral face of macroscelidids skulls using 22 two-dimensional homologous landmarks. Based on their geometric morphometrics data, they reconstructed two phenetic trees using neighbour-joining algorithms that support the ‘*Panelephantulus*’ clade. Nevertheless, these trees reflect shape relationships only and do not highlight any discrete shared derived trait of the ‘*Panelephantulus*’ clade. In our analysis, the ‘*Panelephantulus*’ clade is unambiguously supported by the presence of a fully ossified stapediafacial tube (14(1)NH), but the grouping of *E. rozeti* with *Petrodromus*, which is usually found using molecular characters (Fig. 1), is not supported here. Instead, the presence of a bony septum at the mouth of the fenestra cochleae splitting the D3 sinus (2(1)NH) and the shared absence of a lateral pneumatic fossa (4(0)H, RI=0.75) in *Petrodromus* and *Macroscelides* supports their close relationship. Given the relationship proposed by molecular phylogenies (Fig. 1), these two characters could in fact constitute additional synapomorphies of the ‘*Panelephantulus*’ clade, if accepting reversal in *E. rozeti*. No character seems to support the (*E. rozeti*, *Petrodromus*) clade even when constraining its monophyly.

6.2. Taxonomic implications. As underlined by Scalici and Panchetti (2011), the non-monophyly of *Elephantulus* necessitates a taxonomic and nomenclatural rearrangement. They proposed the name *Panelephantulus* for the grouping of *Macroscelides proboscideus* with *Petrodromus tetradactylus* and *Elephantulus rozeti*, in order to individualize them from *Elephantulus*. Holroyd (2010a) suggested the creation of a new genus for *E. rozeti* or to assign *E. rozeti* to the genus *Petrodromus*. Finally, Smit et al. (2011), who have dramatically increased the taxon sampling of previous authors (i.e, Douady et al., 2003; Smit et al., 2007, 2008; Kuntner et al., 2011), found in their phylogenetic analysis that the ‘*Panelephantulus*’ branching constitutes an offshoot within the *Elephantulus* clade (Fig. 1). As a consequence,

they proposed including all species of the family Macroscelidinae within the sole genus *Elephantulus*. Though still imperfectly sampled, our analysis branches ‘*Panelephantulus*’ into *Elephantulus* and ‘*Panelephantulus*’ with *E. rupestris*, which argues in the favor of the taxonomic rearrangement proposed by Smit et al. (2011).

6.3. Evolution of the middle ear arterial pattern. Among Macroscelididae, the middle ear arterial pattern has been studied in details in *E. rozeti* and *E. fuscipes* (Bugge, 1972, 1974; MacPhee, 1981). These authors showed that the arterial patterns of these species were similar to each other except for some minor variations. *Elephantulus rozeti* “is characterized by incipient reduction of the stapedia artery system in favour of the external carotid system” (Bugge, 1974: 25) while, on the contrary, that of *E. fuscipes* is characterized by the enlargement of the stapedia artery which is twice as large as the internal carotid (MacPhee, 1981) (Fig. 12). Our study is the first to describe the arterial bony tubes in *Rhynchocyon* and *Macroscelides* (Saban’s *Macroscelides* (1957) is actually regarded as *E. rozeti* by MacPhee (1981)), and given the nearly complete bony enclosure of the internal carotid and stapedia arteries in *Rhynchocyon* and *Macroscelides*, it also highlights some previously unknown variations of the middle ear arterial pattern in Macroscelididae. Indeed, bony arterial tubes are commonly used to infer the arterial pattern in extinct and extant species for which no published dissections are available (see discussion in MacPhee and Cartmill, 1986).

Rhynchocyon has sometimes been regarded as a ‘living fossil’ (Novacek, 1986), but its dramatically reduced stapedia arterial tubes suggest that the stapedia artery is atrophied in this genus (Fig. 4B), a character that is considered as advanced, for example, in primates and ungulate-grade mammals (MacPhee and Cartmill, 1986; Wible, 1987). The atrophy of the stapedia artery in *Rhynchocyon* could be linked to pulsation noise generated by the stapedia artery which would interfere with the stapes, generating hearing perturbations. Indeed, though

no audiogram is available for sengis, they display morphological and behavioral traits consistent with low frequency hearing (Benoit et al., 2013a). With their rather inflated, ossified and pneumatized bulla, *Rhynchocyon* and *Macroscelides* seem even more specialized to low frequency hearing than other species of sengis because these characters help to the transduction of low frequency sound waves and decrease the stiffness of the middle ear (MacPhee, 1981; Heffner, 2004). Additionally, *Rhynchocyon* and *Macroscelides* possess a complete bony arterial tube, and, as noted by MacPhee (1981), this character is often associated with a high degree of bullar pneumatization, presumably because low frequency auditory specialists are more sensitive to their own cardiac pulsation, and because osseous tubes enhance low frequency hearing by attenuating arterial pulsation noise (Fleisher, 1973). Consequently, in Rhynchocyoninae, natural selection may have driven the atrophy of the stapedia artery to avoid interference with the stapes. On the contrary, *Macroscelides* displays subequal distal internal carotid and stapedia arterial tubes, but their stapedia arteries are ossified when they pass through the obturator foramen of the stapes. One specimen (MNHN 555) also displays a coarctation of the stapedia artery (Fig. 4B). Both characters are morphological adaptations to reduce the perturbation of sound transmission by the stapedia artery (Diamond, 1989). Finally, it should be noted that the diameter of the stem of the stapedia artery is limited by the size of the obturator foramen of the stapes (Diamond, 1989). Under this constraint, in a large mammal such as *Rhynchocyon* (with a body mass of approximately 300-750g, the Rhynchocyoninae, also called giant sengis, are the largest living Macroscelididae (Rathbun, 2009)), the blood supply for the regions supplied by the stapedia artery - the meninges, orbital region and the mandible in Macroscelidinae (Bugge, 1972)- could no longer be transported by the stapedia artery (Diamond, 1989). The best hypothesis is that another vessel, presumably the external carotid artery, has functionally replaced the stapedia artery in Rhynchocyoninae and facilitated its atrophy.

As such, though Macroscelididae are taxonomically not well diversified (Rathbun, 2009), they display a remarkably wide range of morphological diversity for the middle ear arterial pattern: from *M. proboscideus* which displays subequal transpromontorial and stapediaal arteries (inferred from the tubes on the petrosal), and *E. fuscipes*, which displays a stapediaal artery larger than the internal carotid artery, to the Rhynchocyoninae and *E. rozeti* which display a dominant internal carotid artery (Fig. 12). Only four species have been investigated so far, but yet they show a great diversity that reflects the long and complex evolutionary history of this small mammalian family since the beginning of the Cenozoic period (Tabuce et al., 2008).

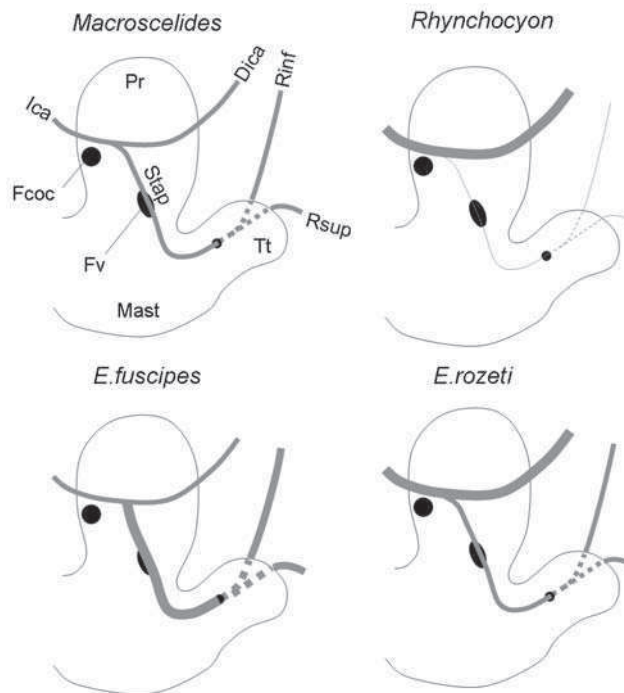


Figure 12. Schematic drawings showing the diversity of arterial patterns among Macroscelididae, emphasizing relative arterial diameters. Dica: distal internal carotid artery; Fcoc: fenestra cochleae; Fvest: fenestra vestibuli; Ica: internal carotid artery; Mast: mastoid apophysis; Pr: promontory; Rinf: inferior ramus of the stapediaal artery; Rsup: superior ramus of the stapediaal artery; Stap: stapediaal artery; Tt: tegmen tympani.

7. Concluding remarks

Though our analysis of the ear region morphology supports the clade ‘Panelephantulus’ and the paraphyly of *Elephantulus*, it should be noted that the tree topology among species of *Elephantulus* does not match that of molecular phylogeny (Figs. 1, 11). In particular, the species *E. rufescens* and *E. myurus*, which form a clade supported by a Bremer index of three in our analysis (Fig. 11), are distantly related following the molecular hypothesis (Fig. 1). The sole molecular grouping within *Elephantulus* that could be supported by our morphological dataset is the (*E. rupestris*, *E. intufi*) clade because these species are the only ones among *Elephantulus* that do not display the fusion of the posterior and lateral semicircular canals (Fig. 5G, H). Inasmuch this contact is only variably present in ‘Panelephantulus’ (Fig. 5B, C, D) and it is absent in *Rhynchocyon* (Fig. 10G), our analysis does not support this clade (Fig. 11). The addition of further fossils and extant species of *Elephantulus* and a better knowledge of the diversity of middle ear arterial patterns in Macroscelidinae would be helpful for future investigations of macroscelidid phylogeny.

Chapitre 3

Hyracoidea

A. Résumé

La grande quantité d'articles discutant de la position phylogénétique des Hyracoidea montre l'importance de ce groupe en phylogénie des mammifères placentaires (e.g. Prothero et al., 1988; Fischer, 1989b; Prothero, 1993; Stanhope et al., 1998). Les caractères de la région auditive ont été très utilisés afin d'alimenter ces discussions, comme en témoigne par exemple la grande quantité de littérature discutant de la position de l'artère carotide interne par rapport au promontoire du pétreux chez les Hyracoidea (Wible, 1986; Fischer, 1989a, b; Kondrashov, 1998a, b), ou encore celle discutant de l'homologie de la vésicule d'Eustache chez les hyracoïdes et certains périssodactyles (Fischer, 1989b ; Fischer et Tassy, 1993 ; Endo et al., 2009). Pourtant, bien qu'il existe aujourd'hui cinq espèces d'hyracoïdes réparties dans trois genres (Kingdon et al., 2013), la région auditive et l'oreille interne osseuse n'ont été décrites ou figurées que chez la seule espèce *Procavia capensis*, le daman du Cap (Cifelli, 1982; Fischer, 1989a, b; Kondrashov, 1998a, b; Ekdale, 2009, 2013). De la même manière, plusieurs dizaines d'espèces fossiles sont connues (Rasmussen et Gutierrez, 2010), mais la région auditive n'a été décrite avec précision chez aucune d'entre elles (à part *Megalohyrax eocaenus* et *Thyrohyrax domorictus* dont la région auditive a été récemment décrite de façon succincte (Thewissen et Simons, 2001; Barrow et al., 2012)). Ainsi, les connaissances actuelles sur l'anatomie de la région auditive chez les Hyracoidea se résument presque uniquement aux seules données publiées concernant l'espèce *Procavia capensis*, et presque rien n'est connu de l'évolution de cette région du crâne à l'intérieur de ce groupe.

Fort heureusement les travaux de terrain menés en Afrique du Nord depuis plus de vingt ans par l'équipe du laboratoire de Paléontologie de l'ISEM ont permis de récolter une grande quantité de fossiles d'hyracoïdes comprenant des crânes complets (Tabuce et al., 2010, 2011; Chapitre 3.B) ainsi que des pétreux isolés (Chapitre 3.C) qui permettent de combler ces lacunes dans nos connaissances. Ce matériel est d'autant plus intéressant qu'il comprend

parmi les plus anciens et les plus basaux des taxons d'hyracoïdes connus (*Seggeurius amourensis*, *Helioseus insolitus*, *Microhyrax lavocati*, *Titanohyrax* cf. *tantulus*) (Seiffert, 2007; Tabuce et al., 2010, 2011).

Parmi ce matériel figure un crâne fragmentaire de *Seggeurius amourensis*, l'hyracoïde le plus ancien et le plus basal connu (Court et Mahboubi, 1993; Tabuce et al., 2001b ; Gheerbrant et al., 2005a). Il s'agit d'une pièce découverte associée avec la mandibule K210 provenant du site d'El Kohol (Algérie, Eocène inférieur). Ce crâne était resté non-décrit jusqu'à présent. Une reconstitution digitale du crâne montre qu'un grand nombre de caractères considérés comme importants en phylogénie peuvent être désormais identifiés chez ce taxon basal (Chapitre 3.B): le crâne est longirostre et porte une longue crête sagittale, le foramen infraorbitaire est placé au dessus de la P3 ou de la P4, la marge antérieure de l'orbite est située au-dessus des molaires, le processus zygomatique du maxillaire participe à la constitution de l'arcade et le crâne est amastoïde.

La boîte crânienne, bien préservée, permet un accès à certains caractères de l'orbite et du basicrâne. Dans la région de l'orbite, les foramen rond et orbitaire ne sont pas fusionnés (foramen orbitorotundum absent) et le foramen éthmoïdien est présent. Sur le basicrâne, la région auditive bien préservée montre que chez *Seggeurius* le basisphénoïde devait participer à la constitution de la bulle, comme chez les proboscidiens basaux *Moeritherium* et *Numidotherium*, ainsi que chez les Tenrecidae et les Macroscelididae (Asher et al., 2003; Chapitre 4.C). Ce caractère, plutôt rare chez les autres mammifères (Asher et al., 2003 ; Asher, 2005, 2007), pourrait constituer une synapomorphie des Afrotheria. De même, la présence d'un profond sinus épitympanique du squamosal prolongeant rostralement le recessus épitympanique du pétreux est partagé par *Seggeurius*, *Arsinoitherium* et les Tubulidentata (Chapitre 3.B ; Court, 1992b ; Wible, 2012). Ce caractère pourrait aussi constituer une synapomorphie des Afrotheria, si (mais cela reste sujet à caution) les sinus

épitympaniques décrits par ailleurs chez *Procavia*, *Moeritherium* ou encore *Macroscelides* (Van Der Klaauw, 1931; Asher et al., 2003) sont homologues.

Seggeurius possède aussi un sillon de chaque côté du basicrâne qui pourrait correspondre au passage de l'artère stapédienne. Le même sillon est retrouvé de façon symétrique sur le basicrâne des deux spécimens d'*Helioseus insolitus* (HGL51-56 et HGL51-67). L'artère stapédienne pourrait donc avoir été primitivement présente chez les Hyracoidea et les Paenungulata, puis perdue au cours de leur évolution, de façon comparable à ce qui s'est produit chez les Cetartiodactyla par exemple (Dechaseaux, 1974a; Coombs et Coombs, 1982). Cette interprétation est soutenue par l'apparition puis la régression d'une artère stapédienne durant l'embryogénèse chez les hyracoïdes actuels (Lindahl and Lundberg, 1946).

Aucun des pétreux d'hyracoïdes du Paléogène examiné ne possède de sulcus pour la branche distale de l'artère carotide interne (sulcus transpromontoire absent), ce qui suggère que l'artère carotide interne devait passer médialement au promontoire du pétreux, comme chez le *Procavia* actuel (Fischer, 1989a). Le crâne de *Seggeurius* montre que le sulcus pour l'artère carotide interne est situé le long de la suture pétrobasisphénoïde, entre le pétreux et le processus tympanique du basisphénoïde. Ceci qui implique que, bien que l'artère carotide ait eu une course médiale par rapport au promontoire, elle n'en demeurait pas moins intrabullaire (selon les critères définis par Wible, 1986). Cette interprétation est renforcée par l'observation, chez *Thyrohyrax domorictus*, d'un foramen carotidien dans la bulle (Barrow et al., 2012) alors que l'artère carotide interne est supposée avoir déjà une trajectoire médiale chez un hyracoïde de l'Oligocène du Fayum (*Megalohyrax eocaenus*) (Thewissen et Simons, 2001).

Les crânes de *Seggeurius*, *Helioseus* et *Titanohyrax cf. tantulus* de l'Eocène inférieur et de la fin l'Eocène inférieur- début de l'Eocène moyen, sont amastoïdes. De plus, l'apophyse mastoïde est réduite chez tous les pétreux isolés d'hyracoïdes paléogènes. Ces

observations appuient l'hypothèse que la réduction de l'apophyse mastoïde est bien un caractère primitif pour les hyracoïdes (et certainement dérivés pour les Paenungulata (Novacek et Wyss, 1986b, 1987)). Toutefois, il est intéressant de constater que l'apophyse mastoïde est encore très massive chez *Seggeurius* et que le squamosal qui la recouvre sur le crâne est très fin (Annexe 3.1).

La réduction de l'apophyse mastoïde est maximale chez les Procaviidae ainsi que sur le pétreux de ?*Microhyrax*, chez qui l'os de l'apophyse mastoïde est si fin qu'il laisse apparaître les tubes osseux des canaux semicirculaires. Les Procaviidae et ?*Microhyrax* partagent aussi de nombreux autres caractères dérivés du pétreux et de l'oreille interne (fenestra cochleae orientée ventralement, spirale cochléaire enroulée sur plus de trois tours et sac vestibulaire défléchi postérieurement) qui pourraient faire de *Microhyrax* un taxon plus dérivé que ne le suggèrent les caractères dentaires (e.g. Tabuce et al., 2001b; Seiffert, 2007; Barrow et al., 2012). Toutefois l'attribution de ces pétreux (HGL50-50 et HGL50-51) à *Microhyrax* n'est basé que sur leur petite taille, et ils pourraient donc appartenir à un autre taxon de petite taille encore inconnu, mais dont le pétreux n'en demeure pas moins très proche morphologiquement de celui des Procaviidae. Si ce taxon est bel et bien à rapprocher des Procaviidae (ce qui devra être testé à l'avenir de façon plus exhaustive par l'examen tomographique d'un échantillonnage plus abondant, incluant notamment *Thyrohyrax domorictus*), alors la découverte de ces pétreux dans l'Eocène inférieur terminal- Eocène moyen basal d'Afrique du Nord impliquerait que les Proacaviidae aient pu diverger dès l'Eocène inférieur.

Bien que n'étant pas apparente à la surface du crâne, l'apophyse mastoïde massive et quadrangulaire de *Seggeurius* n'est pas sans évoquer celle de *Prorastomus* et de la plupart des autres siréniens (sauf celui de Chambi, Chapitre 4.B ; Benoit et al., 2013c). En plus de ce caractère, *Seggeurius* partage avec *Prorastomus* la présence d'un renflement sur le septum

métacochléaire (processus recessus), ainsi que la présence d'un processus postglénoïdien arrondi, en forme de tubercule (Chapitre 3.B). Ces caractères morphologiques semblent soutenir le clade (Hyracoidea, Sirenia) proposé par certains biologistes moléculaires (Stanhope et al., 1998; Springer et al., 2004 ; Nishira et al., 2005 ; Robinson, 2007). Par extension, ces caractères soutiennent la paraphylie du clade des Tethytheria (Sirenia, Proboscidea), lequel est pourtant soutenu à la fois par des caractères moléculaires (Poulakakis et Stamatakis, 2010; Kuntner et al., 2011) et morphologiques (Tassy et Shoshani, 1988; Asher et al., 2003; Seiffert, 2007). Billet et Muizon (2013) ont aussi proposé plusieurs synapomorphies potentielles des Hyracoidea avec les Notoungulata sud-américains, mais les caractères proposés (e.g. la présence d'un renflement postérieur de la pars cochlearis en forme de haricot) sont tous absents chez les hyracoïdes basaux *Seggeurius* et *Helioseus* (Chapitres 3.B et 3.C), ce qui suggère qu'ils sont convergents. Enfin, aucun caractère ne semble soutenir le rapprochement des hyracoïdes avec certains 'condylarthres' (Cifelli, 1982).

Cette étude est aussi la première à brosser un portrait préliminaire de l'évolution de l'oreille interne chez les tout premiers hyracoïdes. Une première analyse par géométrie-morphométrique tridimensionnelle (Annexe 3.2) a permis de montrer que l'oreille interne de *Seggeurius* était morphologiquement très proche de celle du Macroscelididae basal *Chambius*. En effet, contrairement aux hyracoïdes actuels, *Seggeurius* possède une cochlée basse et peu enroulée, ce qui est une caractéristique primitive des mammifères euthériens (Ekdale, 2009, 2013). Chez *Seggeurius*, le canal latéral n'entre pas directement dans le vestibule, mais il passe par l'ampoule du canal postérieur. De ce fait, le bras postérieur du canal latéral et le bras ampullaire du canal postérieur sont très proches l'un de l'autre, ce qui évoque la cruce commune secondaire (fusion de ces deux canaux au niveau des bras mentionnés ci-dessus) présente chez *Chambius*, *Orycteropus* et *Numidotherium*, et certainement aussi chez l'ancêtre commun des afrothères (Benoit et al., 2013a, c). Cette étude suggère donc que la morphologie

des labyrinthes osseux de *Chambius* et *Seggeurius* doit être assez représentative de celle de l'ancêtre commun des afrothères.

Seggeurius n'est pas le seul hyracoïde du Paléogène à posséder une cochlée planispirale : *Helioseus* et *Titanohyrax* aussi possèdent une cochlée relativement plate et peu enroulée, tandis que les formes plus dérivées comme '*Mixohyrax*', ?*Microhyrax* et les Procaviidae, eux, possèdent une cochlée conique s'enroulant sur au moins deux tours (Chapitre 3.C; annexe 3.2.2). Cette différence d'enroulement suggère que *Seggeurius*, *Helioseus* et *Titanohyrax* devaient avoir un spectre d'audition décalé vers des fréquences en moyenne plus hautes que chez '*Mixohyrax*', ?*Microhyrax* et les Procaviidae. Ces derniers ont donc du évoluer vers une meilleure audition des fréquences basses (Chapitre 3.C; annexe 3.2.2). Toutefois, étant donné qu'aucun audiogramme n'a jamais été réalisé chez les Procaviidae, cette hypothèse reste en suspens. Il semble en tout cas ne pas y avoir de corrélation évidente entre la présence d'une chambre mandibulaire et l'augmentation du nombre de tours de la cochlée. En effet, les Procaviidae ainsi que *Microhyrax* (Com. Pers. R. Tabuce) ne possèdent pas de chambre mandibulaire alors que leur canal cochléaire (celui des Procaviidae et de ?*Microhyrax*) est enroulé sur plus de trois tours. Au contraire, le canal cochléaire de '*Mixohyrax*' est moins enroulé que chez ces derniers (2 tours et demi) tandis que la mandibule rapportée à '*Mixohyrax*' par Schlosser (1911 : planche 15, fig. 4) possède une fosse mandibulaire bien marquée. Bien que notre échantillonnage soit encore trop partiel pour tester efficacement cette hypothèse, ces premières données ne soutiennent pas de liens évidents entre la présence ou non d'une fosse mandibulaire et une quelconque variation des capacités auditives. Ainsi, l'interprétation de la fonction de cette chambre comme ayant pu servir d'amplificateur vocal ou pour tout autres fonctions acoustiques (voir DeBlieux et al., 2006) n'est pas soutenue ici. De plus, la mandibule de *Seggeurius* porte, à l'emplacement correspondant à celui de la fosse mandibulaire, une légère dépression médiale qui ressemble

plutôt à une zone d'insertion musculaire, probablement pour le muscle ptérygoïde médial. Si cette fosse représente l'état primitif de la chambre mandibulaire des hyracoïdes paléogènes plus tardifs, alors sa présence renforcerait plutôt l'hypothèse selon laquelle la chambre mandibulaire devait servir, au moins primitivement, de zone d'insertion musculaire (Whitworth, 1954).

B. Morphologie du crâne, du basicrâne et de la région auditive chez *Seggeurius amourensis* (Afrotheria, Hyracoidea)

Ce sous-chapitre correspond à l'article :

Benoit J, Mahboubi M, Adaci M, Jaeger J-J, Crochet J-Y, Tabuce R. (in prep.) New material of *Seggeurius amourensis* (Hyracoidea, Afrotheria) including a partial skull with intact basicranium.

1. Abstract

Seggeurius is the basal most hyracoid known to date, and one of the earliest known fossil afrotherian. This taxon has a dramatic importance in mammalian phylogeny, but until now, it was known by dental remains only. Here we described previously unpublished material of *Seggeurius*, including some mandibular fragments and a nearly complete braincase. This study sheds the light on new characters of the mandible, frontal dentition and skull of this stem Hyracoidea, and allows a reappraisal of some important characters that are often used in cladistic analyses. Noticeably, it seems that in stem hyracoids the canine was single-rooted, the mandibular chamber was primitively a shallow muscular fossa, the Eustachian sac was absent or reduced, the course of the internal carotid artery was simultaneously intrabullar and medial, the stapedia artery was present, the cochlear canal was rather flattened and that the secondary common crus was rapidly lost. Our study of *Seggeurius* also points out two new characters of the ear region that could support the clade Afrotheria (the presence of a deep epitympanic sinus in front of the epitympanic recess and basisphenoid bulla), as well as some morphological similarities that seem to support a sister-group relationship between Hyracoidea and Sirenia (the tuber-shaped postglenoid process, the squared and massive mastoid apophysis of the petrosal, and the presence of a swelling on the septum

metacochleare). Hypotheses of relationship between Hyracoidea and ‘Condylarthra’ or Notoungulata based on ear region morphology are weakened by our observations.

2. Introduction

Hyracoids belong to the Paenungulata together with Sirenia (sea-cows) and Proboscidea (elephants). The superorder Paenungulata, first recognized by Simpson (1945) based on morphological data, is today well-supported by molecular phylogenies (e.g. Stanhope et al., 1998; Murphy et al., 2001). However the precise relationships within paenungulates remain unclear (Asher and Seiffert, 2010). While the monophyly of the clade Tethytheria, which joins Proboscidea and Sirenia to the exclusion of Hyracoidea, is supported by morphological data (e.g. Tassy and Shoshani, 1988; Fischer and Tassy, 1993) and some molecular analysis (e.g. Douady and Douzery, 2003; Poulakakis and Stamatakis, 2010; Kuntner et al., 2011), a branching of Hyracoidea with Sirenia to the exclusion of Proboscidea could not be rejected (Stanhope et al., 1998; Murphy et al., 2001; Springer et al., 2004; Nishira et al., 2005; Pardini et al., 2007). O’Leary et al. (2013) even proposed that the South Americans genera *Thomashuxleya*, a notoungulate, and *Carodnia*, a xenungulate, could be members of paenungulates. In this context, to document new characters and new fossil data can prove crucial to address these phylogenetic hypotheses. Here we describe new material of *Seggeurius*, the basal-most and earliest hyracoid yet known, from the Ypresian locality of El Kohol, Algeria (Mahboubi et al., 1986; Court and Mahboubi, 1993; Tabuce et al., 2001b; Seiffert, 2007; Barrow et al., 2012). This unpublished material in such an early diverging species could prove crucial to help elucidate paenungulate phylogeny. Indeed, to date, this species was only documented by few isolated dental remains and fragmentary lower jaws. The genus *Seggeurius* is also known, by a possible new species represented by a unique isolated lower molar, from the Ypresian site of Grand Daoui, Ouled Abdoun, Morocco

(Gheerbrant et al., 2003). To obtain a more reliable documentation, new excavations at El Kohol have been conducted since 2007. In addition, we have examined all the original collection from El Kohol housed at Montpellier, notably the specimens which were not fully prepared during the 80's. These surveys have respectively revealed a fragmentary lower jaw that allows reconsidering some characters of the frontal dentition of *Seggeurius* and the presence of a partial skull of *Seggeurius* with cranium and basicranium preserved. CT scanning of this specimen reveals for the first time the middle and inner ear morphology of an Eocene hyracoid that brings new insight into the disputed relationship of Hyracoidea.

3. Material and Methods

3.1. The skull of *Seggeurius*. The partial skull of *Seggeurius amourensis* here described was found in December 1982 during field excavations at El Kohol in the sublocality named KB (M. Mahboubi's field notebook). The cranium was found associated with a mandible (Fig. 1). Regrettably, when the fossil was excavated, it was broken into many pieces. In 1986, when Crochet (in Mahboubi et al., 1986) described *S. amourensis*, only the mandible has been repaired and restored (Fig. 1E, F, G). The mandible was prepared in priority because it displayed well-preserved teeth by comparison with the very badly preserved and broken premolars of the partial skull (Fig. 1A). When Court and Mahboubi (1993) reassessed *S. amourensis*, they have also only considered the mandible then numbered K210 (incorrectly figured with the number K209 in their paper) and they have not included the skull in their analysis. The recent inventory of the El Kohol collection allows us to rediscover the skull comprising the rostrum (Fig. 1A, B), the cranium (Fig. 1C), the right zygomatic arch (Fig. 1D), and several fragments of teeth including ectoloph of right P2 and left P3. In the collection, we also found the right mandibular condyle of the mandible K210. An advanced preparation of this specimen revealed also the occurrence in anatomical position

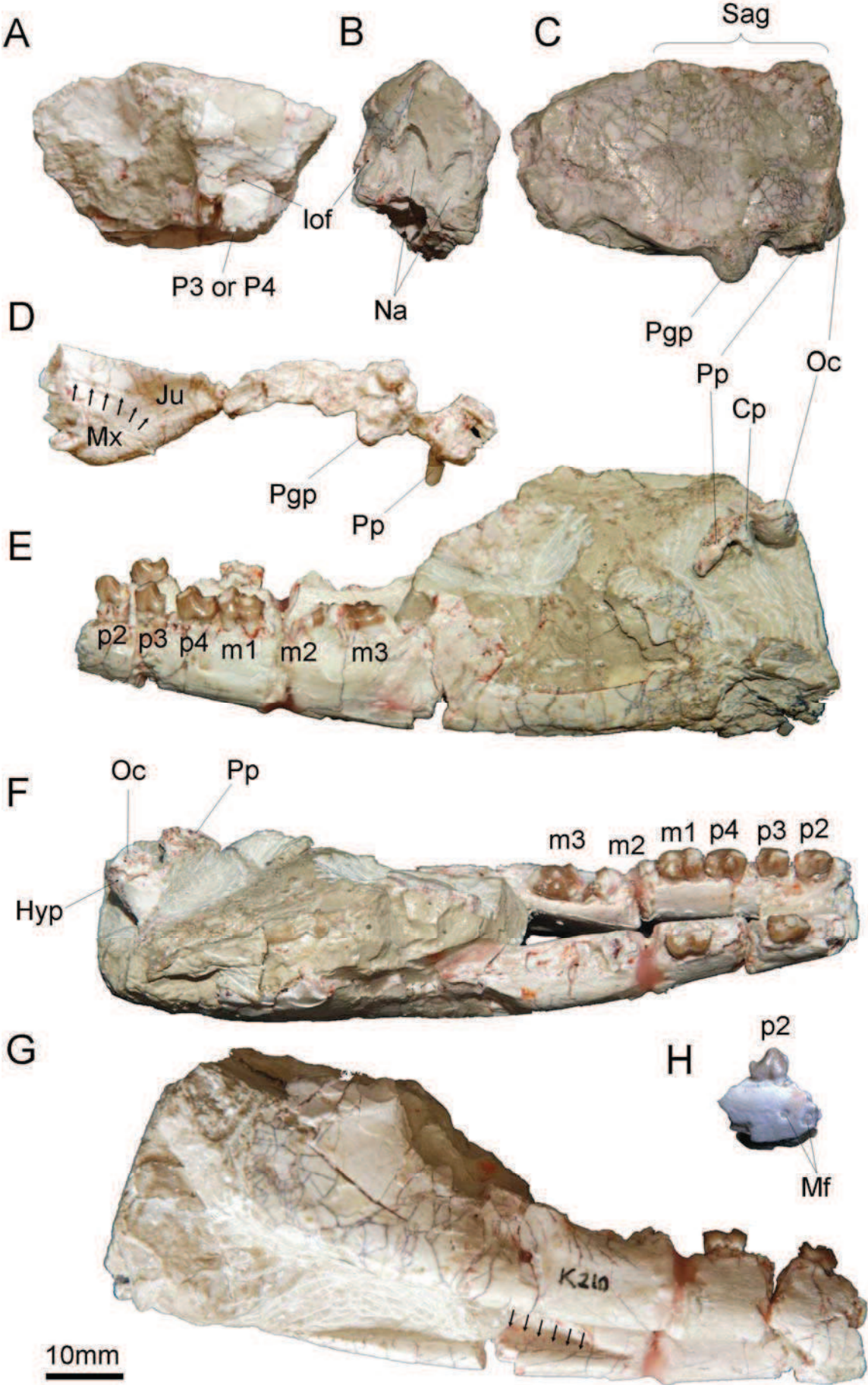


Figure 1. *Seggeurius amourensis*. A, B: rostrum of K210 in right lateral (A) and rostral (B) views; C: cranium of K210 in left lateral view; D: right zygomatic arch of K210 in medial view (the arrows point the maxillar-jugal suture); E: mandible of K210 and some elements of the cranium in left lateral view; F: mandible of K210 and some elements of the cranium in occlusal view; G: mandible of K210 in oblique ventro-lateral view (the arrows point the mesial mandibular fossa). H: mandibular fragment UOK213 with p2, in lateral view; Cp: small processus caudal to the paroccipital process.; Hyp: hypoglossal foramen; Iof: infraorbital foramen; Ju: jugal; Mf: mental foramina; Mx: maxilla; Na: nasal sinuses; Oc: occipital condyle; Pgp: postglenoid process; Pp: paroccipital process; Sag: sagittal crest.

of the left paroccipital process and occipital condyle of the skull (Fig. 1E, F) that definitively proves the mandible and the skull belong to the same individual, here numbered K210 (Fig. 1G). The skull of *Seggeurius* was scanned at the University of Poitiers on the Viscom Xray inspection X8050-16 system with a resolution of 67.8 μ m. Segmentation and 3D reconstructions of the petrosal and bony labyrinth were done using Avizo 6.3 (VSG) software. The reconstruction of the mandible UOK213 was done using VGStudio MAX software. This specimen was scanned at the Montpellier Rio Imaging station with Skyscan 1076. In order to digitally put together each separated fragment of the skull of *Seggeurius*, each part of the specimen K210 were also scanned with NextEngine Desktop 3D surface scanner and the skull was reconstructed under ScanStudio HD 1.3.0 and MeshTools (Lebrun, 2008; Lebrun et al., 2010).

3.2. Comparative sample. To compare the skull of *Seggeurius* with that of other extant and extinct hyracoids, the following bibliography was used: Forsyth Major (1899), Andrews (1906), Schlosser (1911), Matsumoto (1922, 1926), Whitworth (1954), Rasmussen and Simons (1991, 2000), Pickford (1994), Kondrashov (1998a, b), Thewissen and Simons (2001), DeBlieux and Simons (2002), Gheerbrant et al. (2007), Rasmussen and Gutiérrez

(2010), Barrow et al. (2010, 2012). With the exception of the papers of Thewissen and Simons (2001) and Barrow et al. (2012), the ear anatomy of Paleogene hyracoids received little attention in the literature. However, a great deal of literature about the ear region of the rock hyrax *Procavia* is available (Van der Klaauw, 1931; Cifelli, 1982; Fischer, 1989a; Kondrashov 1998a). As a consequence we mainly used the petrosal morphology of modern procaviids for comparison with that of *Seggeurius*. Moreover, to complete this comparative sample, skulls of the extant genera *Dendrohyrax* (MNHN-1897-1547; UM2-N-347), *Heterohyrax* (MNHN-1972-428) and *Procavia* (UMZC-H4980K; UM2 N-76; MNHN-no-ref. number) were scanned at the MRI Micro-CT imaging station Skyscan 1076 (Montpellier, France) with a resolution of 36.7 μ m, and their petrosals and bony labyrinths were reconstructed using Avizo 6.3 (VSG). Finally, the skull and the ear region of *Seggeurius* was also compared with that of other Afrotheria: the stem Sirenia *Prorastomus* (Court, 1994a; Savage et al., 1994; Benoit et al., 2013c), the early Proboscidea *Phosphatherium*, *Numidotherium* and *Moeritherium* (Court and Jaeger, 1991; Court, 1992a, 1994a; Gheerbrant et al., 2005b; Ekdale, 2011), *Arsinoitherium* (Court, 1990; 1992b; Benoit et al., in press) and *Orycteropus* (Wible, 2012), as well as with the skull of the ‘condylarthrans’ *Hyopsodus* (Gazin, 1968), *Meniscotherium* (Gazin, 1965 ; Williamson et Lucas, 1992 ; Cifelli, 1982), *Orthaspidotherium* and *Pleuraspidotherium* (Ladevèze et al., 2010), *Tetraclaenodon* (Kondrashov and Lucas, 2012) and *Phenacodus* (Thewissen, 1990 ; Cifelli, 1982).

3.3. Measurement protocol. Measurements of the bony labyrinth (Table 1) were taken using Avizo 6.3 (VSG) software. Figure 2 is a summary of the measurement protocol. The stapedia ratio was defined by Segall (1970) to describe variation in the shape of the stapedia footplate. The stapes is lost most of the time in fossils but the fenestra vestibuli (oval window) usually moulds the outlines of the stapedia footplate. Consequently, we here measured the stapedia ratio as the quotient of the length and width of the fenestra

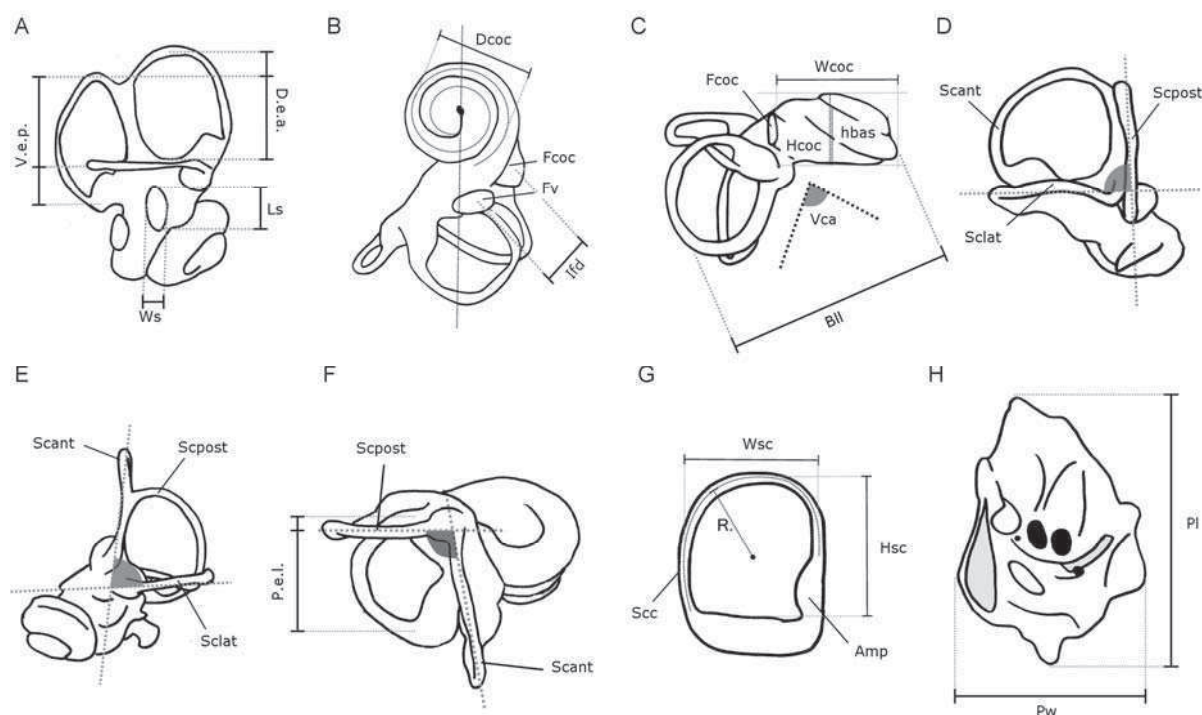


Figure 2. Measurement protocol on the bony labyrinth. A: Lateral view: measurement of the ventral exposure of the posterior canal (V.e.p.), dorsal exposure of the anterior canal (D.e.a.) and stapedia ratio; B: Ventral view (apical view of the cochlear canal): measurement of the cochlear diameter (Dcoc), cochlear coiling and the interfenestral distance; C: Cochlear canal viewed in profile: measurement of the cochlear aspect ratio, the relative height of the basal turn of the cochlear canal, the length of the bony labyrinth (Bll) and the vestibulo-cochlear angle (Vca); D: Field of view perpendicular to the planes of the posterior and lateral semicircular canals: measurement of the angle between the posterior and lateral semicircular canals; E: Posterior view: angle between the lateral and anterior semicircular canals; F: Dorsal view: angle between the posterior and anterior semicircular canals and measurement of the posterior expansion of the lateral semicircular canal (P.e.l.); G: Measurements of the width, height and radius of a semicircular canal; H: Measurements of the petrosal. Amp.: ampulla; Bll: bony labyrinth length; Dcoc: diameter of the cochlear canal; D.e.a.: dorsal expansion of the anterior semicircular canal; Fcoc: fenestra cochleae; Fv: fenestra vestibuli; Hcoc: height of the cochlear canal; hbas: height of the basal turn of the cochlear canal; Hsc: height of the semicircular canal; Ifd: interfenestral distance; Ls: greatest length of the fenestra vestibuli; P.e.l.: posterior expansion of the lateral semicircular canal; Pl: petrosal length; Pw: petrosal width; R: radius

of the semicircular canal; Scant: anterior semicircular canal; Scc: semicircular canal; Sclat: lateral semicircular canal; Scpost: posterior semicircular canal; Vca: Vestibulo-cochlear angle; V.e.p.: ventral expansion of the posterior semicircular canal; Wcoc: width of the cochlear canal; Ws: width of the fenestra vestibuli; Wsc: width of the semicircular canal.

vestibuli (Fig. 2A), in accordance with many authors (e.g. Ekdale, 2009). A fenestra vestibuli with a value below or equal to 1.6 is considered to be rather rounded. The interfenestral distance is the distance between the center of the lumen of the fenestra vestibuli and the fenestra cochleae (Fig. 2B). The number of turns of the cochlear spiral (cochlear coiling) corresponds to the number of turns, in degree, accomplished by the cochlear spiral (Fig. 2B). The diameter of the cochlear canal corresponds to the distance between the posterior- and the anterior-most points of the centre of the lumen of the cochlear canal (Fig. 2B). The length of the cochlear canal was measured along the spiral from its apex to the most proximal end of the primary lamina. The relative volume of the cochlear canal is the ratio of the volume of the cochlear canal with the total volume of the bony labyrinth (excluding that of the vestibular aqueduct). The volume of the cochlear canal includes the spiral canal only and excludes the vestibulo-cochlear nerve. The cochlear ratio, or aspect ratio of the cochlea (Ekdale, 2009), corresponds to the quotient of the width and the height of the cochlear canal when viewed in profile (Fig. 2C). The relative height of the basal turn is the ratio between the height of the basal turn of the cochlear canal and the height of the cochlear canal at the level of the maximum height of the spiral when viewed in profile (Fig. 2C). Semicircular canal plane angles are measured when the plane of each semicircular canals are perpendicular to the field of view (Fig. 2D, E, F). The length of a semicircular canal corresponds to the length of the canal taken at the centre of the lumen of the canal (Fig. 2G). The radius of a semicircular canal is half the mean of its width plus its length. The width of semicircular canal was

measured from the centre of the lumen of each opposing limbs (Fig. 2G). The height of semicircular canal was taken perpendicular to the respective width, and was measured as the greatest distance from the wall of the vestibule to the centre of the lumen of the canal (Fig. 2G). The ventral expansion of the posterior semicircular canal (V.e.p) (sagittal labyrinthine index of Spoor and Zonneveld (1995)) was measured when the plane of the lateral semicircular canal was parallel to the horizon. According to Spoor and Zonneveld (1995) this measure is the ratio of the distances between the level of the ventral-most point of the lumen of the posterior semicircular canal and the plane of the lateral semicircular canal, and that between the level of the dorsal-most point of the posterior canal and the plane of the lateral semicircular canal (Fig. 2A). The dorsal expansion of the anterior semicircular canal (D.e.a) (extension of the anterior semicircular canal projecting to the dorsal-most point of the posterior semicircular canal of Schmelzle et al. (2007)) was measured when the plane of the lateral semicircular canal was parallel to the horizon and the plane of the posterior semicircular canal was perpendicular to the field of view. This measure is the ratio of the distances between the level of the dorsal-most point of the lumen of the posterior semicircular canal and the level of the dorsal-most point of the lumen of the anterior one, and the length between the dorsal-most point of the lumen of the posterior semicircular canal and the ventral-most point of the anterior semicircular canal and the surface of the vestibule (Fig. 2A). The posterior expansion of the lateral semicircular canal (P.e.l) (Extension of the lateral semicircular canal of Schmelzle et al. (2007)) was measured when the plane of the lateral semicircular canal was parallel to the field of view and the plane of the posterior semicircular canal was perpendicular to the field of view. This measure is the ratio of the distances between the level of the posterior-most point of the lumen of the lateral semicircular canal and the plane of the posterior semicircular canal, and the anterior-most point of the lumen of the lateral semicircular canal and the plane of the posterior semicircular canal (Fig. 2F).

4. Description

The skull is badly crushed and all structures located rostrally to the caudal margin of the orbit and choanae are lacking except one small fragment of the rostrum (Fig. 1A, B, C). This fragment preserves the roots of a three-rooted cheek tooth, probably P3 or P4. Above the caudal margin of this tooth, the bone is perforated by the infraorbital foramen (Fig. 1 A, B). On the cranium, most sutures cannot be checked and the skull is consequently described by successive views. The dental morphology of *Seggeurius amourensis* has already been fully described (Mahboubi et al., 1986; Court and Mahboubi, 1993) and thus, no reappraisal is provided here. Nomenclatural terms used here to describe the cranial and ear morphology are from MacPhee (1981) and Mead and Fordyce (2009). The nomenclature proposed by Kondrashov (1998a, b) on living hyracoids was not used because some structures (e.g. internal auditory meatus, aquaeductus cochleae, promontorium) were misidentified by this author. To make comparisons easier, the orientation of the bony labyrinth has been simplified: the anterior view of the bony labyrinth is orthogonal to the plane of the anterior semicircular canal, the posterior view is orthogonal to the plane of the posterior semicircular canal, and the lateral view is in the same plane that the plane of the lateral semicircular canal.

4.1. Mandible (Fig. 1E, F, G). The symphysis is fused, as in other hyracoids and sirenians. It is long and extends back to the distal root of p2. The newly discovered specimen UOK213 preserves two mental foramens, one in front of the mesial root of p2, and the second one under p1 (Fig. 1H). On UOK213, the mesial mental foramen is under the canine. This specimen preserves three alveoli in front of p2. Observed by μ CT scanning, the very large size of these alveoli and their gradually procumbent orientation (Fig. 3), precludes that they correspond to those of a two-rooted p1 and one-rooted canine or, less probably, to a one-

rooted p1 and a two-rooted canine. Here, we are confident that they correspond to a one-rooted p1, and procumbent one-rooted canine and i3 (Fig. 3).

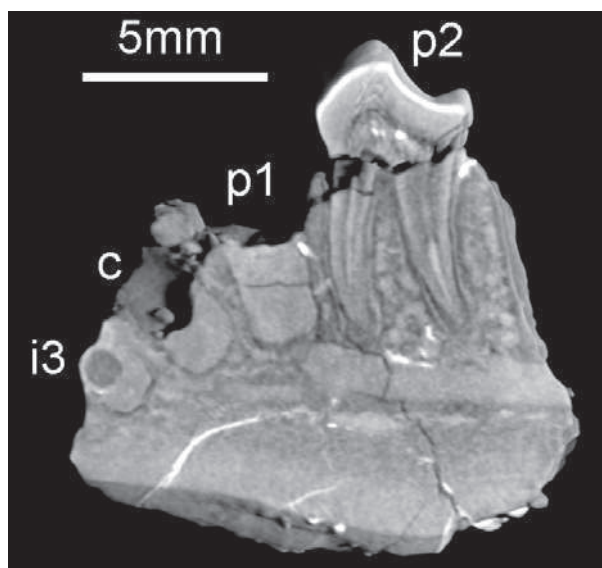


Figure 3. CT-reconstructed sagittal section of the mandible UOK213 showing the roots of frontal teeth. Note the difference between the size of the roots of the second premolar (p2) and those of the first premolar (p1), canine (c), and third incisor (i3). Note also the proclive orientation of the c and i3.

As in *Microhyrax* and *Antilohyrax*, but unlike most pliohyracids, the horizontal ramus is slender and gracile from the symphysis to m3 (Fig. 1E). Although the two ascending ramus are broken, they should display a very great expansion in the area of the angle, judging from the long distance between m3 and the distal end of the mandible (Fig. 4D). The ratio between the length of m1 to m3 and the length of m3 to the distal end of the mandible is about 0.6 in *Seggeurius* as in *Thyrohyrax meyeri*. This ratio is about 0.8 in *Afrohyrax championi* and 1 in *Antilohyrax*, *Bunohyrax fajumensis*, and *Saghatherium humarum*. Living hyracoids present a greater development of the angle with a ratio between 0.65 and 0.53. The living forms as well as *Saghatherium* and *Megalohyrax* differ also from *Seggeurius* by the angle of the mandible which projects ventrally beyond m3. On the lingual side of the mandible, from the base of the ascending ramus to the posterior root of the m2, there is a long shallow fossa limited

downwards by a torus (Fig. 1G). The two ascending rami being broken, we cannot check for the absence or the presence of a coronoid canal. In living forms as well as in all genera from the Fayum (Barrow et al., 2010, 2012) and *Microhyrax* (unpublished data, R.Tabuce), such canal perforates the base of the ascending ramus, posterior to m3. Among the new discovered fragments that belong to K210, there is the right mandibular condyle (Fig. 4B). The lingual portion of the articular surface is semi-cylindrical. The labial one, though partially broken, seems to be reduced labiolingually and rounded.

4.2. Skull, dorsal and lateral view (Fig. 1C). The cranium was laterally distorted, during diagenesis. The braincase is small by comparison to extant Procaviidae (Benoit et al., 2013e) and the rostrum is longer (Fig. 4D). The sagittal crest is preserved on a length of 23mm. It extends from the nuchal crest to a point 4mm rostral to the postglenoid process. It is broken rostrally. A long sagittal crest is also present in *Thyrohyrax*, *Bunohyrax*, *Megalohyrax* and *Pachyhyrax*. The postorbital process is not preserved. The nuchal process is high (Fig. 1C). Its dorsal margin lies 2mm above the sagittal crest in lateral view. The zygomatic arch (Fig. 1D) is rostrally widened. An oblique suture is present on its medial aspect, at the level of its maximum height (Fig. 1D). It should correspond to the jugo-maxillary suture. Consequently, the zygomatic process of the maxilla likely makes a strong participation to the zygomatic arch in *Seggeurius*, as in extant hyracoids, ‘condylarthrans’, and most paenungulates with the exception of *Arsinoitherium* and sirenians (Court, 1992b). There is no postorbital process of the jugal. Rostrally on the zygomatic arch, a lateral deflexion of the jugal should be the caudal margin of the orbit. Thus, according to our reconstruction of the skull, the orbit was located above the level of molars (Fig. 4D). The caudal margin of the jugal is badly crushed, and it is consequently impossible to assess if the jugal makes a significant contribution to the glenoid cavity. The postglenoid process is bulbous and prominent laterally and ventrally (Figs. 1C, 4A, C). Behind and dorsally to the postglenoid

process, a bulge of the squamosal houses the pars mastoidea of the petrosal (Annexe 3.1). No foramen for any venous sinus can be observed on the lateral aspect of the braincase. The paroccipital process is a long (5.82mm), salient and slightly curved process (Figs. 1C, D, 4C). Caudal to the paroccipital process lies a minute process with no equivalent in extant hyracoids (Fig. 1E).

4.3. Skull, occipital view (Fig. 4C). The nuchal process forms a salient sagittal spine at the junction of both nuchal crests (Fig. 4C). This condition contrasts with what is observed in *Bunohyrax* and *Pachyhyrax* in which this process forms a trifurcated clover-like process in occipital view, and in the Titanohyracidae *Titanohyrax*, *Antilohyrax* and *Afrohyrax* in which it is bifurcated. The nuchal crest joins the zygomatic process of the squamosal ventrolaterally. A shallow fossa for the nuchal ligament excavates the occipital face of the skull at the basis of the nuchal process. CT-images of the specimen reveals that the mastoid apophysis is not exposed on the surface of the skull, as in other paenungulates (see annexe 3.1). The foramen magnum seems roughly circular but it is badly crushed (Fig. 4C). The condyle found embedded in the block of matrix that bears the mandible resembles that of a modern procaviids by its shape and size (height: 5.00mm, width: 8.6mm) (Figs. 1D, 4C). A discrete hypoglossal foramen (for cranial nerve XII) is present within the foramen magnum (Fig. 1F).

4.4. Skull, ventral view (Fig. 5). Four distinct foramina are observable on the rostral part of the basicranium, in the region corresponding to the caudal wall of the right orbit (Fig. 5A, B, C). They should correspond to the foramina of the optic recess. The larger and medial most foramen should correspond to the sphenorbital fissure (fissura sphenorbitalis) for cranial nerves III, IV₁ and VI. Another large and medial foramen located more caudally is here interpreted as the round foramen (foramen rotundum, for cranial nerve V₂). Two smaller foramina, located more laterally, are tentatively identified as the optic foramen and the

ethmoid foramen (Fig. 5C). Caudal to the optic recess, a rostrocaudally oriented sulcus corresponds to the alisphenoid canal (canalis alaris) (Fig. 5C). It is directed caudally toward

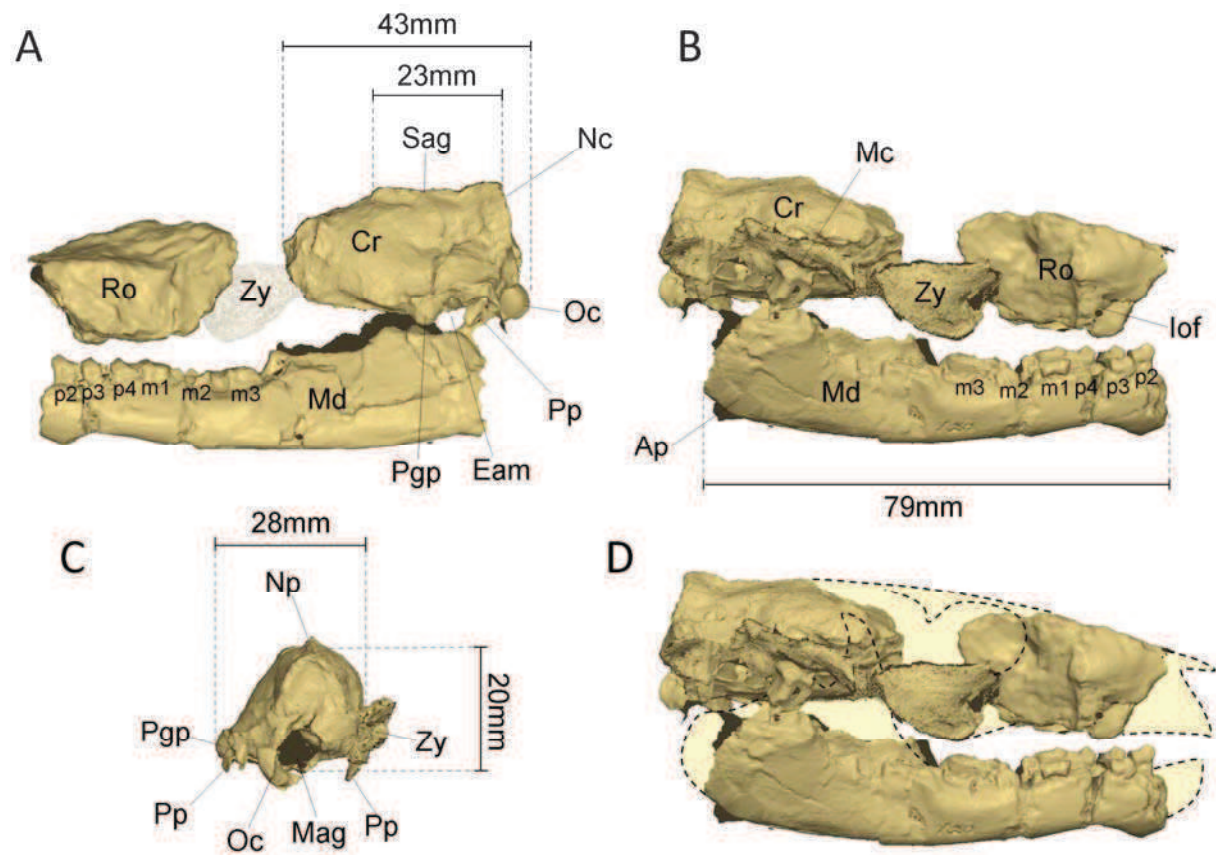


Figure 4. Digital reconstruction of the skull of *Seggeurius amourensis* K210. A: left lateral view (zygomatic arch in transparency); B: right lateral view; C: occipital view; D: left lateral view with the missing part redrawn in dotted lines. Ap: angular process; Cr: cranium; Eam: external auditory meatus; Iof: infraorbital foramen; Mag: foramen magnum; Md: mandible; Nc: nuchal crest; Np: nuchal process; Oc: occipital condyle; Pgp: postglenoid process; Pp: paroccipital process; Ro: rostrum; Sag: sagittal crest; Zy: zygomatic arch.

the foramen ovale. A medial constriction of this sulcus should be the remnant of the alisphenoid foramen (Fig. 5C). The region between the orbital recess and the glenoid fossa is badly crushed on both sides. As a consequence it is impossible to assess if the alisphenoid make a significant contribution to the postglenoid process as it does in other hyracoids. The

glenoid fossa is shallow and larger than long, which fits with the cylindrical shape of the mandibular condyle. There is a discrete foramen ovale located medially to the glenoid fossa (Fig. 5B). The postglenoid process can be observed on the left side of the skull. It is salient laterally. It forms a round and tuber-shaped process as in *Bunohyrax*, *Megalohyrax*, *Dimaiterium* and *Thyrohyrax* (Fig. 5A). There is no trace of a postglenoid foramen. The caudal aspect of the postglenoid process seems excavated by a shallow furrow. This furrow leads caudally to a wide and deep epitympanic sinus (see Discussion) (Fig. 5A, B).

The area corresponding to the basisphenoid is flattened whereas a medial ridge is present in all other hyracoids in which this region is preserved. The flat basisphenoid is perhaps fused rostrally to the vomer which extends forward to the level of the caudal margin of the orbit (Fig. 5A, B). Caudally, the basisphenoid extends to the level of the fenestra vestibuli of the petrosal. The caudal part of the basisphenoid is excavated by a medial fossa (basisphenoid basin, fig. 5B). This fossa is bounded laterally by two symmetrical abraded crests that also limit the periotic recesses medially. Given their location, these crests should have contributed to the bulla (basisphenoid bulla, fig. 5B). A basisphenoid bulla is absent in all other hyracoids in which this region of the skull is available, but it is present in stem proboscideans (see Discussion). On the basioccipital, there is a smooth and short medial ridge (Fig. 5A, B). This ridge is much more salient in other hyracoids in which the basioccipital is preserved.

The periotic recess is bounded rostrally by the medium lacerate foramen (foramen lacerum medium) and caudally by the posterior lacerate foramen (foramen lacerum posterius). The anterior margin of the medium lacerate foramen is divided into a small lateral notch and a greater medial notch (Fig. 5A, B). The lateral notch is presumably the foramen spinosum or should correspond to the exit of the stapedia artery (see below). The medial-most notch should have been for the entry of the eustachian tube in the middle ear and thus corresponds to the ostium tubae of modern hyracoids. Lateral to the medium lacerate foramen, the periotic

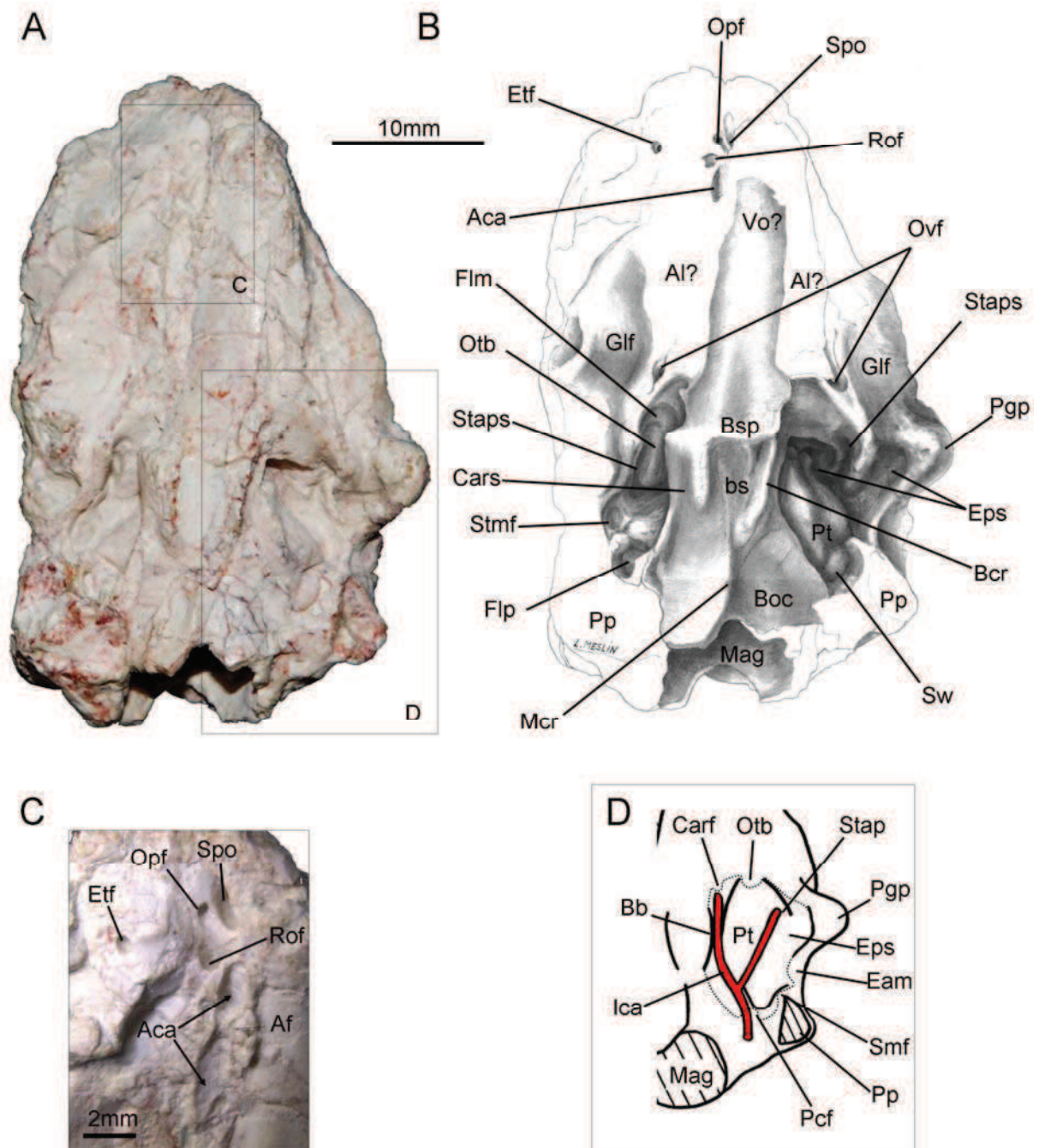


Figure 5. The ventral face of the skull of *Seggeruiurs amourensis* K210. A: photograph; B: interpretative drawing (© Laurence Meslin - CNRS – 2013); C: detail of the orbital region; D: schema of a detail of the left ear region with the reconstruction of the internal carotid artery (outlines of the bulla in dotted lines, drawing not to scale). Aca: alisphenoid canal; Af: alisphenoid foramen; Al: alisphenoid; Bb: basisphenoid bulla; bs: basisphenoid basin; Bsp: basisphenoid; Carf: carotid foramen; Cars: carotid sulcus; Eam: external auditory meatus; Etf: ethmoid foramen; Eps: epitympanic sinus; Fcoc: fenestra cochleae; Flm: medium lacerate foramen; Flp: posterior lacerate foramen; Glf: glenoid

fossa; Ica: internal carotid artery; Mag: foramen magnum; Mcr: medial crest of the basioccipital; Opf: optic foramen; Otb: ostium tubae; Ovf: foramen ovale; Pcf: posterior carotid foramen; Pgp: postglenoid process; Pt: petrosal; Pp: paroccipital process (broken); Rof: round foramen; Smf: stylomastoid foramen; Spo: sphenorbital fissure; Stap: stapedial artery; Staps: sulcus for the stapedial artery; Stmf: stapedial muscle fossa; Sw: swelling on the septum metacochleare; Vo: vomer;

recess is deeply excavated by the epitympanic sinus, i.e. a fossa roofed by the epitympanic recess caudally, and presumably the squamosal rostrally. The posterior lacerate foramen (for the jugular vein and cranial nerves IX, X and XI) is distinct from the medium lacerate foramen, because the petrosal articulates with the basioccipital and the basisphenoid medially (See also annexe 3.1). In contrast, both lacerate foramina are connected by the deep basicapsular groove in other hyracoids. A deep sulcus runs along the petro-basioccipito-basisphenoid suture, between the petrosal and the basisphenoid crest. This sulcus should have carried the internal carotid artery, as in modern hyracoids (Fischer, 1989b) (Fig. 5C).

4.5. Bulla (Fig. 5D). The tympanic bulla is not preserved on the specimen and there is no evidence that it was ossified in *Seggeurius*, but as mentioned above, the basisphenoid crests may have made a significant contribution to it. The notch for the Eustachian tube excavates the caudal margin of the alisphenoid. The corresponding foramen (ostium tubae) was thus located at the alispheno-tympanic suture whereas in modern procaviids it is located within the rostral wall of the bulla (Van der Klaauw, 1931).

4.6. Petrosal, ventral face (Fig. 6A). The petrosal bone is rectangular in ventrolateral view (Fig.6A). The anteromedial margin is more squared than in procaviids. The promontory (promontorium cochleae) is conical and smooth. There are no sulci for the internal carotid artery or the stapedial artery. The fenestra vestibuli (oval window) is oval and opens ventrally. A thick crista interfenestralis separates it from the fenestra cochleae (round window) whereas

it is thinner in procaviids (Figs. 6A, 7A, D, G). The fenestra cochleae opens more posteriorly than in procaviids. It is oriented posteromedially with respect to the fenestra vestibuli, as in *Numidotherium*, *Prorastomus* and *Arsinoitherium* (Court, 1990; Court and Jaeger, 1991; Benoit et al., 2013c, in press). In procaviids, both apertures are oriented ventrolaterally (Fig. 7A, D, G). In *Seggeurius*, there is no bean-shaped bulge of the pars cochlearis rostral to the fenestra cochleae, whereas this bulge is present in procaviids (bean-shaped bulge, Fig. 7A, D, G). A large swelling is however present medial to the fenestra cochleae on the septum metacochleare (processus recessus), between the fenestra cochleae and the canaliculus cochleae (Fig. 6A, Sw). No rostral tympanic process is present (Fig. 6A). The caudal tympanic process of the petrosal is insignificant. The tympanohyal process is low and robust (Fig. 6A). The stylomastoid foramen (foramen stylomastoideum) for the exit of the facial nerve (cranial nerve VII) is a simple notch on the petrosal bone (no foramen stylomastoideum primitivum). In contrast, in *Procavia*, the tympanohyal and the caudal tympanic processes of the petrosal are fused ventrally and they completely enclose the foramen stylomastoideum primitivum within the petrosal (Cifelli, 1982) (Fig. 7A). The facial sulcus (sulcus facialis) separates the pars canicularis and the pars cochlearis. It consists of a shallow sulcus that extends from the stylomastoid notch caudally to the secondary facial foramen rostrally. By its shallowness, this sulcus resembles that in Sirenia, Proboscidea and *Arsinoitherium* (Ekdale, 2011; Wible, 2012; Benoit et al., 2013c, in press). In contrast, the facial sulcus is deeply excavated dorsal to the crista parotica in Procaviidae (Fig. 7 A, D, G). The secondary facial foramen is filled by sediments and thus is difficult to distinguish on CT-slices (Fig. 6A), but the circular depression located at the rostral end of the facial sulcus indicates that this foramen is large and that the canalis Fallopii is short. In contrast, in procaviids, the facial foramen is comparatively rather small (Fig. 7A, D, G). The stapedial muscle fossa is located between the stylomastoid notch and the fenestra vestibuli. It is a shallow and oval fossa whereas it is

deeper in modern procaviids (Fig. 7A, D, G). The stapedial muscle fossa is clearly separated from the fossula cochleae by a low and blunt septum that links the tympanohyal process to the crista interfenestralis (Fig. 6A). Such a ridge is absent in procaviids (Fig. 7A, D, G). The tegmen tympani is located rostrolaterally. It is small compared to that of extant procaviids (Fig. 7A, D, G). A deep furrow excavates the lateral margin of the tegmen tympani (Fig. 6A). This furrow is oriented anteroposteriorly. It laterally lengthens the facial sulcus to the caudal margin of the squamosal where it forms the lateral-most notch of the middle lacerate foramen described above (Fig. 5A, B). This sulcus should not correspond to the recessus epitympanicus and we here homologize it with the sulcus for the stapedial artery (Fig. 5D). Rostromedially, there is a great epitympanic wing. Laterally to the epitympanic wing, there is a shallow and anteroposteriorly lengthened depression for the tensor tympani muscle (fossa tensor tympani, fossa muscularis major) (Fig. 6A). In Procaviidae, the fossa tensor tympani is deep and tear-drop shaped (Fig. 7A, D, G).

4.7. Petrosal, dorsal face (Fig. 6C). The canaliculus cochleae is a great rounded aperture on the dorsomedial aspect of the petrosal. It opens very close to the fenestra cochleae. In extant hyracoids, this foramen is located more laterally (Fig. 7C, I). The aquaeductus vestibuli and the hiatus Fallopii are not visible, perhaps because of sediment filling. The internal auditory meatus can be divided into two main foramina. The lateral-most one is the foramen acusticum anterius, mainly for the fibers of the facial nerve (VII). The medial-most foramen is the foramen acusticum posterius, mainly for the fibers of the vestibulocochlear nerve (VIII). The fossa subarcuata is shallow, as in other Paenungulata and *Orycteropus* (Court, 1990; Wible, 2012; Benoit et al., 2013c). It is separated from the internal auditory meatus by a blunt crest. The bottom of the fossa subarcuata is pierced by a small foramen. CT scanning reveals that this foramen leads ventrally to the mastoid cells (Annexe

3.1), which means that it is homologous to the petromastoid canal for the subarcuate vessels and

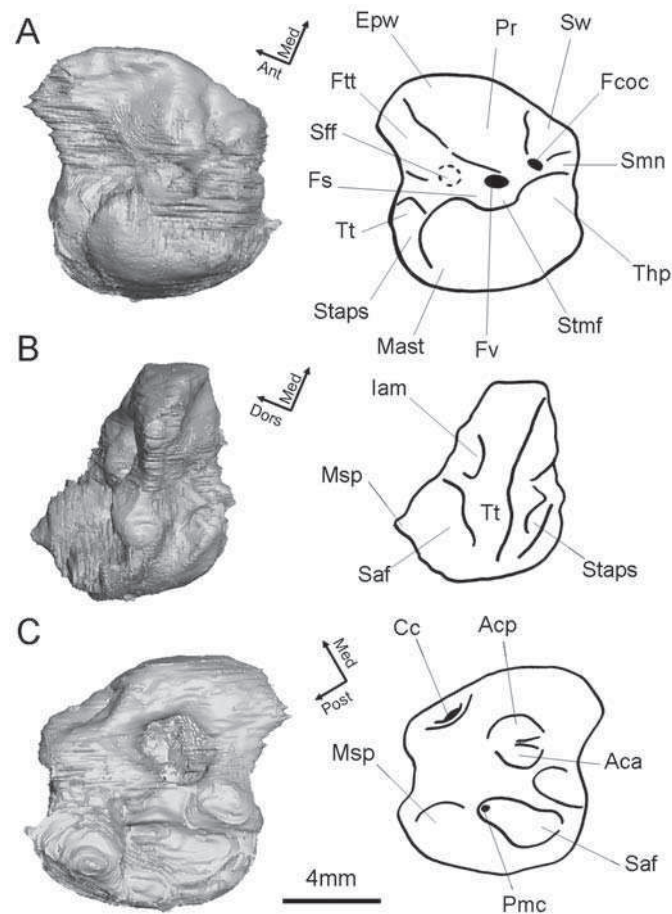


Figure 6. CT reconstruction of the right petrosal of *Seggeurius amourensis* K210. Ventral (A), rostral (B) and dorsal (C) faces. Drawings not to scale. Aca: foramen acusticum anterius; Acp: foramen acusticum posterius; Ant: anterior; Cc: canaliculus cochleae; Dors: dorsal; Epw: epitympanic wing; Fcoc: fenestra cochleae; Fs: facial sulcus; Ftt: fossa tensor tympani; Fv: fenestra vestibuli; lam: internal auditory meatus; Mast: mastoid apophysis; Med: medial; Msp: mastoid spine; Pmc: petromastoid canal; Post: posterior; Pr: promontorium; Saf: subarcuata fossa; Sff: outline of the secondary facial foramen (in dotted line); Smn: stylomastoid notch; Staps: stapedial sulcus; Stmf: stapedial muscle fossa; Sw: swelling on the septum metacochleare; Thp: tympanohyal process; Tt: tegmen tympani.

nerve (see Discussion). There is no evident sulcus for any veinous sinus on the lateral margin of the subarcuate fossa. The pars mastoidea (mastoid apophysis) is more massive than in extant procaviids (Figs. 6, 7). In procaviids, the ducts of the semicircular canals define a shallow fossa on the mastoid apophysis (Fig. 7A, D, G). In contrast, the mastoid apophysis of *Seggeurius* is convex, and the semicircular canal ducts are not observable in ventral view (Fig. 6A). A short mastoid spine is present.

4.8. Bony labyrinth (Fig. 8D-F, J-L). The cochlear spiral makes less than two turns (688°) which is less than in extant hyracoids in which it completes more than three full turns (Table 1). The cochlear canal is rather flat when viewed in profile (Fig. 8E), as in proboscideans and sirenians (Ekdale, 2009, 2011; Benoit et al., 2013c, in press). In contrast, the cochlear canal of extant procaviids is more conical, as exemplified in *Procavia* (Fig. 8B). The basal turn of the cochlear canal is very high in profile view (Fig. 8E). It makes 90% of the height of the cochlear canal whereas in procaviids it averages 49% (Table 1). The length of the cochlear canal is 12.72mm. Although the apertures for the canaliculus cochleae and the fenestra cochleae are close to one another on the petrosal, their bony ducts remain well separated along their length. The fenestra cochleae is oriented perpendicular to the fenestra vestibuli. The secondary bony lamina (lamina secundaria) excavates the first half of the basal turn of the cochlear spiral.

The vestibule bears two bulges for the spherical recess (cast of the sacculus) and the elliptical recess (cast of the utriculus) (Fig. 8F). Compared to procaviids, the cochlear canal makes a more acute angle with the long axis of the common crus (Table 1). The ampullae are voluminous and well marked. The planes of semicircular canals define nearly right angles (Table 1). The anterior canal shares a long common crus with the posterior one. The posterior semicircular canal is slightly larger than the anterior one in terms of length and radius (Table 1). The lateral canal enters the vestibule dorsally to the posterior ampulla, so that it cuts the

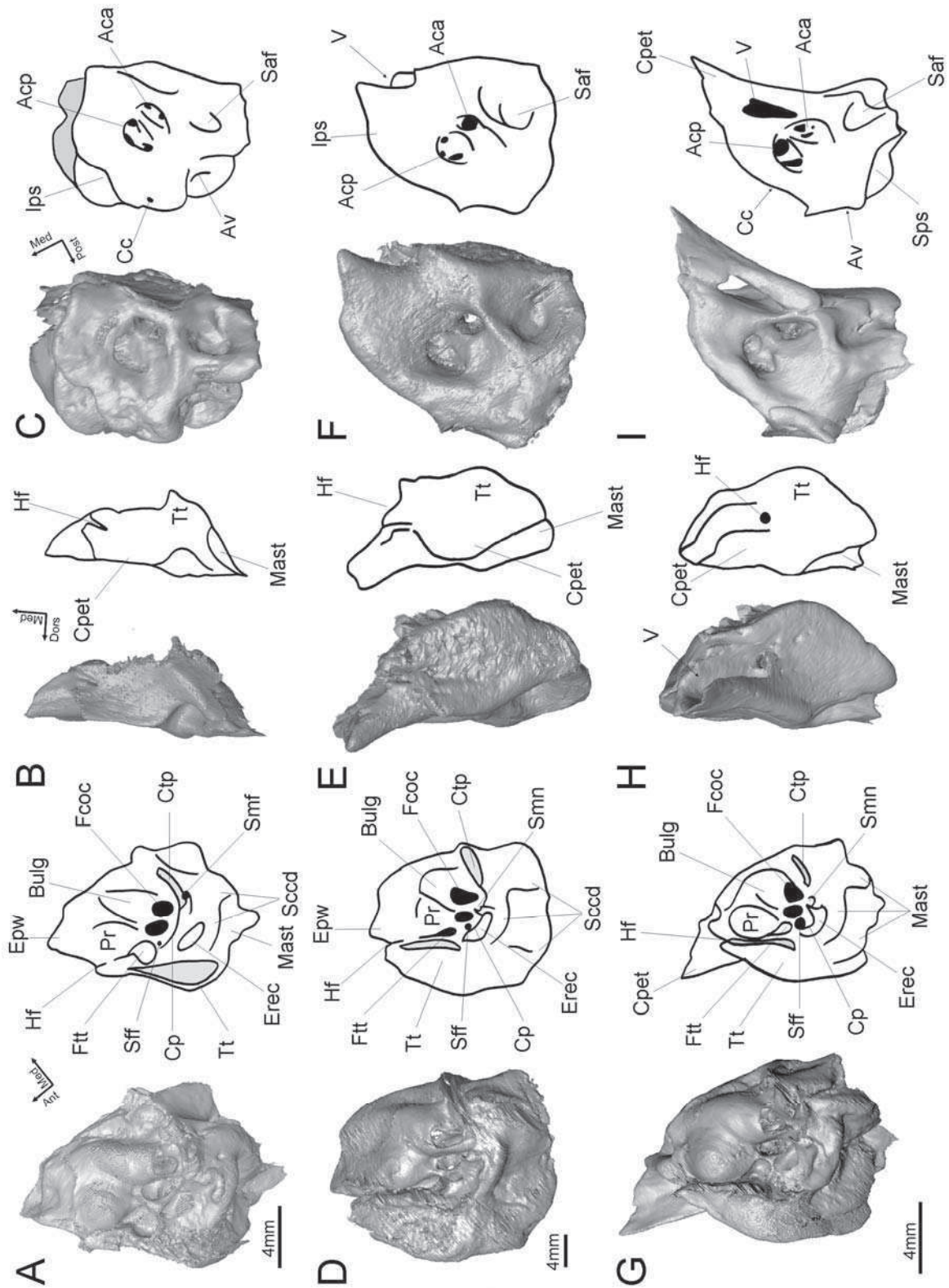


Figure 7. CT reconstruction of the petrosal of the extant hyracoids *Procavia* (A, B, C), *Heterohyrax* (D, E, F) and *Dendrohyrax* (G, H, I). Ventral (A, D, G), rostral (B, E, H) and dorsal (C, F, I) faces. Drawings not to scale. V: trigeminal canal or notch; Aca: foramen acusticum anterius; Acp: foramen

acusticum posterius; Ant: anterior; Av: aquaeductus vestibuli; Bulg: bean-shaped bulging of the pars cochlearis; Cc: canaliculus cochleae; Cp: crista parotica; Cpet: crista petrosa; Ctp: caudal tympanic process; Dors: dorsal; Epw: epitympanic wing; Erec: epitympanic recess; Fcoc: fenestra cochleae; Ftt: fossa tensor tympani; Hf: hiatus Fallopii; Ips: sulcus for inferior petrosal sinus; Mast: mastoid apophysis; Med: medial; Post: posterior; Pr: promontorium; Saf: subarcuata fossa; Sccd: semicircular canal bony ducts; Sff: secondary facial foramen; Smf: stylomastoid foramen; Smn: stylomastoid notch; Sps: sulcus for superior petrosal sinus; Thp: tympanohyal process; Tt: tegmen tympani.

space defined by the posterior canal when viewed in posterior view (Fig. 8K). However, the ampullar limb of the posterior canal is not as ventrally deflected as that of procaviids (Fig. 8G), which results in a lower value of the V.e.p in *Seggeurius* (Table 1, Fig. 8K). The lateral canal is the smallest in terms of length and radius. Its posterior limb does not share a common trunk with the posterior canal. So, there is no secondary common crus. The posterior limb of the lateral canal enters the vestibule through the posterior ampulla whereas it directly enters the vestibule in procaviids (Fig. 8G). The value of the P.e.l. ratio is negative in *Seggeurius*, whereas it is positive in extant procaviids (Table 1) which means that in *Seggeurius* the lateral canal does not pass through the plane of the posterior canal when viewed in dorsal view, in contrast to what can be observed in modern procaviids (Fig. 8IL).

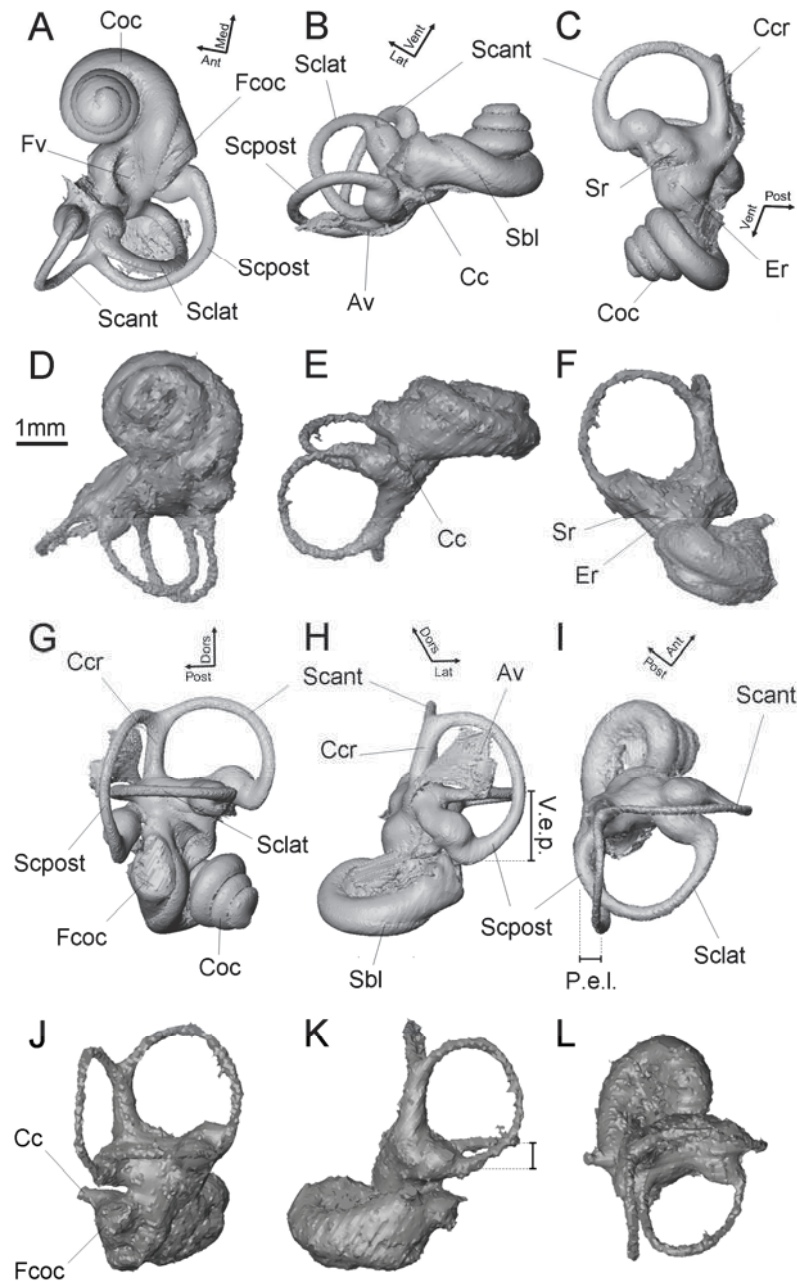


Figure 8. CT reconstruction of the bony labyrinth of *Seggeurius amourensis* K210 (D-F, J-L) and *Procavia capensis* (A-C, G-I), in ventral (A, D), profile (B, E), anterior (C, F), lateral (G, J), posterior (H, K), dorsal (I, L) views. Ant: anterior; Av: aquaeductus vestibuli; Cc: canaliculus cochleae; Ccr: common crus; Coc: cochlear canal; Dors: dorsal; Er: elliptical recess; Fcoc: fenestra cochleae; Fv: fenestra vestibuli; Lat: lateral; P.e.l.: posterior expansion of the lateral semicircular canal; Post: posterior; Sbl: secondary bony lamina; Scant: anterior semicircular canal; Sclat: lateral semicircular canal; Scpost: posterior semicircular canal; Sr: spherical recess; Vent: ventral; V.e.p.: ventral expansion of the posterior semicircular canal.

	Petrosal		Cochlear canal									
	Length (mm)	Width (mm)	Length (mm)	Stapedial ratio	Inter fenestral distance (mm)	Coiling	Aspect ratio	Length (mm)	Diameter (mm)	Basal turn height	Relative volume	Vestibulo-cochlear angle
<i>Procavia</i>	13,44	10,44	4,99	1,84	1,95	1234°	0,75	20,05	1,7	49%	44%	128°
<i>Heterohyrax</i>	28,68	22,65	19,12	1,74	3,44	1325°	0,88	46,48	7,27	53%	56%	128°
<i>Dendrohyrax</i>	14,04	10,92	10,38	2,07	2,03	1321°	0,81	37,35	3,84	44%	56%	131°
<i>Seggeurius</i>	10,17	9,88	7,27	1,79	2,20	688°	0,48	12,72	3,05	90%	66%	107°

	Semicircular canal angles			Semicircular canal length			Semicircular canal radius			V.e.p.	D.e.a.	P.e.l.
	Lateral-anterior	Lateral-posterior	Anterior-posterior	Anterior (mm)	Lateral (mm)	Posterior (mm)	Anterior (mm)	Lateral (mm)	Posterior (mm)			
<i>Procavia</i>	88°	93°	100°	7,81	6,91	7,71	2,12	1,66	1,97	0,71	0,50	0,15
<i>Heterohyrax</i>	84°	86°	94°	15,58	13,55	16,07	4,43	3,39	4,11	0,71	0,41	0,09
<i>Dendrohyrax</i>	91°	92°	104°	9,26	8,51	8,79	2,3	1,97	2,38	0,65	0,42	0,16
<i>Seggeurius</i>	84°	90°	86°	5,75	5,11	6,37	1,52	1,28	1,54	0,20	0,21	-0,13

Table 1. Measurements of the petrosal and bony labyrinth of *Seggeurius amourensis* (K210) and Procaviidae (see Material and methods).

5. Discussion

5.1. Characters evolution in Afrotheria, Paenungulata and Hyracoidea.

The cranial morphology of hyracoids is highly autapomorphic (Kondrashov, 1998a, b; Thewissen and Simons, 2001). Unfortunately, the most often studied derived characters of hyracoids are not preserved on the specimens introduced here, such as the presence of frontal supraorbital plates, the contribution of the parietal to the postorbital process, the palatine contribution to the floor of the orbit, the jugal contribution to the glenoid fossa and the contribution of the alisphenoid to the postglenoid process (Prothero et al., 1988; Kondrashov, 1998a, b; Thewissen and Simons, 2001; Seiffert, 2007). Moreover, the preserved parts of the skull of *Seggeurius* display no typical trait of hyracoids such as a postorbital process of the jugal, a salient basioccipital ridge or a large mandibular chamber (Fischer, 1989b; Kondrashov, 1998a; DeBlieux et al., 2006). In fact, the morphology of the skull K210 is primitive in many respect (see below) and found without the mandible and the broken off

upper premolars, perhaps it would not have been assignable to a hyracoid. At least, it could be identified as a Paenungulata because of the numerous shared derived traits of Paenungulata observable on the cranium. Indeed, as in other hyracoids, elephants, sirenians and *Arsinoitherium*, K210 displays no transpromontory sulcus, a reduced mastoid apophysis without mastoid exposure on the skull (amastoidy) and a shallow subarcuate fossa (Van der Klaauw, 1931; Wible, 1986; Novacek and Wyss, 1987; Fischer, 1989b; Court, 1992b; Thewissen et Simons, 2001). The scarcity of visible derived traits on this skull is the opportunity to discuss the polarity of some key phylogenetic characters, especially given that it is now well established that *Seggeurius* is the most basal taxon of hyracoid known so far (Court and Mahboubi, 1993; Tabuce et al., 2001b; Seiffert, 2003, 2007; Barrow et al., 2012). The ear region is of peculiar interest for phylogenetic reconstructions. Nevertheless, with the exception of the studies of Thewissen and Simons (2001) and Barrow et al. (2012), in which the ear region of *Megalohyrax* and *Thyrohyrax* are briefly described, the ear region of Paleogene hyracoids received little attention in the literature. As such, this study is the first to describe and discuss the morphology of the ear region and osseous inner ear of a Paleogene hyracoid.

5.1.1. Frontal dentition. Most mammals display a single-rooted lower canine, but some afrotherians have a double-rooted canine, i.e. the hyracoids *Selenohyrax*, *Antilohyrax* and *Geniohyus*, the sirenian *Prorastomus* and the macroscelidid *Rhynchocyon* (Seiffert, 2007). The scarcity of this character among afrotherians suggests it is likely derived. A previous statement (Court and Mahboubi, 1993) suggests that *Seggeurius* may have a double-rooted canine, but UOK213 shows that both the canine and p1 are in fact single-rooted (Fig. 3). This result allows us to reassess the tooth UOK207 which was attributed by Court and Mahboubi (1993) to a two-rooted canine considering that this specimen is much too reduced to be treated as a p1. Given the present evidence, this double-rooted tooth cannot be either the

canine or p1. As a result, this specimen which is too reduced to be a p2 does not belong to *Seggeurius*. Another result is that the double rooted canine would be likely autapomorphic in the taxa listed above.

5.1.2. Mandibular chamber. Many genera of hyracoids display a large mandibular fossa leading into a mandibular chamber located within the dentary bone: *Thyrohyrax*, *Megalohyrax*, *Pachyhyrax*, *Parapliohyrax*, *Geniohyus*, *Pliohyrax* and *Meroehyrax* (DeBlieux et al., 2006; Barrow et al., 2012) and the specimen of '*Mixohyrax*' figured by Schlosser (1911: plate 15, fig. 4a). The origin and function of this chamber remain unknown since no preexisting structure has been observed in the basal-most species of hyracoids (Barrow et al., 2012). It has been proposed that it could be for a vocal sac, a salivary gland, a remnant of the Meckel's cartilage or for attachment of the pterygoid muscle (see DeBlieux et al., 2006). The shallow fossa observed on the buccal side of the mandible of *Seggeurius* (Fig. 1G) could represent a homologous of the mandibular chamber and thus, it could illustrate the primitive condition of this character. The condition seen in *Seggeurius* looks like that in *Bunohyrax* (Matsumoto, 1926) and resembles a muscular scar, perhaps for the medial pterygoid muscle (Janis, 1983). Consequently, if this fossa is truly homologous with the mandibular chamber, this would support the hypothesis that the mandibular fossa could have (at least primitively) served as an attachment fossa for the medial pterygoid muscle, as it was formerly proposed by Whitworth (1954).

5.1.3. Position of the orbit. In *Seggeurius*, the orbit was likely located above the molars given the position of the lateral deflection of the jugal that points out the caudal margin of the orbit (Fig. 4D). This condition is similar to that seen in other Paleogene hyracoids, *Arsinoitherium* and non-paenungulate afrotherians (Seiffert, 2007; Barrow et al., 2012). In contrast, the orbit lies slightly anteriorly and its anterior margin is located above the last premolar in procaviids, and above the premolars in proboscideans and sirenians (Seiffert,

2007; Gheerbrant, 2009). It has sometimes been proposed that this rostrally shifted orbit could constitute a synapomorphy of Paenungulata (e.g. Shoshani and McKenna, 1998), but given the caudal position of the orbit in Paleogene hyracoids and *Arsinoitherium*, it seems more likely that the rostral displacement of the orbit occurs convergently in procaviids and in proboscideans and sirenians, due to the shortening of their rostrum (Meyer, 1978; Gheerbrant et al., 2005a). The caudal position of the orbit in *Seggeurius* supports this interpretation.

5.1.4. Position of the infraorbital foramen. In *Seggeurius*, the infraorbital foramen is located above the caudal margin of the third or fourth premolar (Figs. 1A, 4B). Such a caudal location of the infraorbital foramen is rather scarce among Paleogene hyracoids. It is present only in *Antilohyrax*, *Saghattherium*, *Thyrohyrax domorictus* and *Titanohyrax* (Seiffert, 2007; Barrow et al., 2012). In other Paleogene hyracoids (i.e. *Bunohyrax*, *Megalohyrax*, *Pachyhyrax* and *Dimaittherium*) and *Afrohyrax*, the infraorbital foramen is located above the P2 or even more rostrally, perhaps because of the elongation of the snout (Barrow et al., 2012). Indeed, short-snouted Neogene hyracoids, i.e. the Procaviidae (with the exception of *Dendrohyrax*), and the Pliohyracinae (*Prohyrax*, *Pliohyrax*) display the caudal condition (Forsyth Major, 1899; Pickford, 1994; Seiffert, 2007; Barrow et al., 2012). The stem proboscideans *Eritherium*, *Numidotherium* and *Phosphatherium* display an intermediate condition between these two (the infraorbital foramen is located above the mesial margin of the P3), whereas the stem sirenian *Prorastomus* display the caudal condition, as in *Seggeurius* (Seiffert, 2007; Gheerbrant, 2009). Hence, the caudal position of the infraorbital foramen seems primitive for hyracoids, and its rostral position in certain Paleogene hyracoids seems to be consecutive to the elongation of the rostrum in these genera.

5.1.5. Epitympanic sinus. *Seggeurius* displays a huge and deep fossa that excavates the caudal margin of the alisphenoid and/or squamosal just in front of the epitympanic recess (Fig. 5A, B). This excavation strikingly resembles the epitympanic sinus of *Orycteropus* (Van

der Klaauw, 1931; Wible, 2012) and *Arsinoitherium* (Court, 1992b). The exact function of this fossa in terms of membranous tissue, is yet unknown. A structure called the epitympanic sinus of the squamosal has also been described in extant Hyracoidea, Chrysochloridae, *Macroscelides* and Marsupialia too (Van der Klaauw, 1931; Cifelli, 1982). More particularly, *Procavia* would be the last living ‘ungulate’ with an epitympanic sinus of the squamosal according to Van Der Klaauw (1931), but this sinus is completely enclosed within the squamosal in *Procavia*, in contrast to what can be observed in *Seggeurius*, *Arsinoitherium* and *Orycteropus*. Accordingly, the epitympanic sinus of *Procavia* and that of *Seggeurius* seem not truly homologous. The proboscidean *Moeritherium* would also possess an epitympanic sinus of the squamosal after Asher et al. (2003) and Asher (2007), but it is not figured. No epitympanic sinus of the squamosal is visible in *Numidotherium* (Benoit et al., in press) and in *Phosphatherium* (Gheerbrant et al., 2005b). As such, the homology of what is called an ‘epitympanic sinus of the squamosal’ is hard to assess, but the structural and topological similarities between the epitympanic sinus of the squamosal of *Seggeurius* and those of *Orycteropus* and *Arsinoitherium* strongly suggests that they are homologous, at least in these three species. In this case, it would imply that this character could have been present in the last common ancestor of Afrotheria and even constitute a synapomorphy of this clade. Given the absence or the doubtful homology of this structure in other afrotherian species, this hypothesis deserves further investigations.

5.1.6. Basisphenoid bulla. Medial to the periotic recess, the basisphenoid bears two symmetrical and abraded crests that could have made a significant contribution to the bulla in *Seggeurius* (Fig. 5). Interestingly, the basisphenoid contribution to the bulla (basisphenoid bulla) is present in numerous afrotherians such as Macroscelidea, Tenrecidae, Chrysochloridae and the proboscideans *Moeritherium* and *Numidotherium* (MacPhee, 1981; MacPhee and Novacek, 1993; Asher, 2005, 2007; Benoit et al., in press; not preserved in

Phosphatherium and *Eritherium*, Gheerbrant, 2009). In the phylogenetic analysis of Asher (2005) this character is a non-ambiguous synapomorphy of the clade Tenrecoidea (Chrysochloridae, Tenrecidae). However, if the basisphenoid bulla is also present in Macroscelidea as well as in stem representatives of Hyracoidea and Proboscidea, this character could have been present in the last common ancestor of Afrotheria. Inasmuch the presence of a basisphenoid bulla is rare among mammals -it is represented elsewhere among Erinaceidae, Talpidae and Cetacea only (Asher, 2005, 2007)- it could even constitute a morphological synapomorphy of Afrotheria.

5.1.7. Petrosal contribution to the bulla. Fischer (1989a) argued that the caudal entotympanic is replaced by a tympanic process of the petrosal in extant hyracoids. This process corresponds to the caudal tympanic process of the petrosal (which has to be removed in order to observe the petrosal, Fig. 7A, D, G). We did not find any evidence that the petrosal makes any contribution to the bulla in *Seggeurius*. Indeed, the caudal tympanic process of the petrosal is insignificant in this species. A petrosal contribution to the bulla is also absent in *Megalohyrax* and *Thyrohyrax* (Thewissen and Simons, 2001; Barrow et al., 2012), which suggests that this character should be regarded as an apomorphic feature of Procaviidae.

5.1.8. Eustachian sac. In extant procaviids the basisphenoid and the basioccipital bears a medial ridge. This ridge defines two symmetrical fossae that house the Eustachian sac or guttural pouches (Fischer, 1989b). The Eustachian sac is an air filled vesicle of undefined function that is present, among Afrotheria, in Hyracoidea only (Fischer and Tassy, 1993), but the same structure was acquired convergently in the perissodactyls *Equus* and *Tapirus* (Fischer, 1989b; Fischer and Tassy, 1993; Endo et al., 1998). One of the most disputed points in hyracoid paleobiology is to know whether this structure was already present in early hyracoids (DeBlieux et al., 2006). All known fossil hyracoids display a high medial ridge on the basioccipital and basisphenoid, which suggests that the Eustachian sac was already

present in these stem Hyracoidea (Barrow et al., 2012). However, the basicranium of *Seggeurius* dramatically differs from those of other species because its basisphenoid is flat and smooth, and its basioccipital bears a very short, blunt and low medial ridge (Fig. 5A, B). Such morphology is uncommon for a hyracoid but a similar condition can be observed in *Numidotherium* (Mahboubi et al., 1986), *Phosphatherium* (Gheerbrant et al., 2005b), *Prorastomus* (Savage et al., 1994) and ‘condylarthrans’ (Gazin, 1965, 1968; Russell, 1964; Thewissen, 1990; Williamson and Lucas, 1992; Ladevèze et al., 2010). Consequently, we tentatively conclude that in the absence of the fossae to house the eustachian sac, the guttural pouches were probably absent or at least very small in *Seggeurius*.

5.1.9. Orientation of the fenestra cochleae. In their cladistic analysis, Novacek and Wyss (1986b) used the vertical orientation of the fenestra cochleae as a synapomorphy of the clade (Hyracoidea, Sirenia, Proboscidea). A vertical orientation of the fenestra cochleae implies that this window opens ventrally on the petrosal. However it is clear, as stated by Court (1990), that the fenestra cochleae faces posteromedially on the petrosal in stem Sirenia and Proboscidea. As indicated by Novacek (1986) the only mammals with a vertical (and thus ventrally opened) fenestra cochleae are the Primates and living Hyracoidea. *Seggeurius* differs from these extant procaviids by having a posteromedially (horizontally) oriented fenestra cochleae (Figs. 5A, B, 6A). This character state is the more generalized across mammals (Novacek, 1986) and is also present in *Orycteropus* (Wible, 2012) and the stem macroscelidid *Chambius* (Benoit et al. 2013a). Thus the ventral orientation of the round window must be derived in extant procaviids with respect to the posteromedial orientation found in *Seggeurius*.

5.1.10. Foramen stylomastoideum primitivum. In *Procavia*, the foramen stylomastoideum primitivum allows the exit of the facial nerve from the middle ear (Cifelli, 1982). It is located within the petrosal, because it is ventrally bridged by the posterior

tympanic process and the tympanohyal process of the petrosal. Consequently, it has been commonly thought that a discrete stylomastoid foramen located into the petrosal characterizes hyracoids (Cifelli, 1982). Here, the examination of the petrosal of *Heterohyrax* and *Dendrohyrax* reveals that the stylomastoid foramen is not located into the petrosal, but sometimes simply notches the posterior margin of the petrosal (Fig. 7A, D, G). Moreover, the stylomastoid foramen simply notches the petrosal in *Seggeurius* (Fig. 6A) which implies that a discrete stylomastoid foramen located within the petrosal should no longer be considered as a characteristic of hyracoids.

5.1.11. Petromastoid canal. *Seggeurius* displays a petromastoid canal perforating the bottom of the subarcuate fossa and leading to the mastoid cells within the mastoid apophysis (Fig. 6C). According to Gannon et al. (1988), the petromastoid canal carries the subarcuate nerve, arteries and veins in humans. Among afrotherians, the petromastoid canal is present in procaviids (Fischer, 1992), *Orycteropus* (pers.obs.) and probably in *Phosphatherium* (based on Gheerbrant et al., 2005b: fig.8B), so it could be a primitive trait for Paenungulata. The distribution of this character across mammals is nevertheless too poorly known to state on its polarity in the last common ancestor of afrotherians. Indeed, to date a similar foramen has been described elsewhere only in hominoid primates, with the exceptions of *Hylobates* and *Gorilla* (Gannon et al., 1988), in some notoungulates (Billet and Muizon, 2013), some artiodactylans (Hippopotamidae, many Suoidea, the Camelidae *Camelus dromedarius*, and the Oligocene *Protoceras* and *Merycoiododon*) and in the mesonychid *Dissacus praenuntius* (O’Leary, 2010; Orliac, 2012).

5.1.12. Course of the internal carotid artery. Wible (1986) defined three kinds of pathway for the internal carotid artery through the middle ear: i) the transpromontorial (or intrabullar) course, in which the internal carotid artery runs along the ventral face of the promontorium leaving a transpromontorial sulcus on it most of the times, ii) the perbullar

course in which the artery runs within the medial wall of the bulla, and iii) the extrabullar course, in which the artery runs along the medial wall of the bulla outside the middle ear into the basicapsular groove. The last two courses are medial, while the former is lateral. The morphology and the position of the internal carotid artery have long been used in phylogeny (see Wible, 1986). Consequently, a great deal of literature about the ear region of hyracoids has focused on it. Kondrashov (1998a, b) has proposed that the sulcus, located between the promontorium and the bean-shaped bulge in extant *Procavia*, could correspond to the transpromontorial sulcus and that the internal carotid artery consequently runs laterally in Procaviidae. However, as stated above the erroneous identification of the bean-shaped bulge as the promontorium has led this author to a misinterpretation of the petrosal anatomy and vasculature. Using cross-sectional approaches of the anatomy of the ear and histological data, Wible (1986) and Fischer (1989a) have unquestionably demonstrated that the pathway of the internal carotid artery is medial in procaviids. In fact, the carotid artery runs between the lateral margin of the basioccipital and the medial margin of the petrosal, within the basicapsular groove, in procaviids. This pathway is called extrabullar (Wible, 1986). According to Wible (1986) and Asher (2005), a lateral (transpromontorial) course of the carotid artery is primitive for Eutheria and Afrotheria respectively, whereas Hyracoidea, Sirenia and Proboscidea apomorphically share the medial condition (Van der Klaauw, 1931; Wible, 1986; Court, 1992b). Thewissen and Simons (2001) did not find any transpromontorial sulcus in the Paleogene hyracoid *Megalohyrax*, confirming that this derived character was already present in Paleogene hyracoids. More recently, Barrow et al. (2012) rekindled the debate on the course of the internal carotid artery in early hyracoids. They identified a medial aperture in the bulla of the late Eocene hyracoid *Thyrohyrax domorictus*. The presence of this medial foramen (if it was for the internal carotid artery) implies that the internal carotid artery may have entered the bulla with an intrabullar, lateral course in *Thyrohyrax*, instead of medial

as in extant hyracoids. The study of the petrosal of *Seggeurius* is the opportunity to check this character state in the basal-most hyracoid yet known. We did not find any evidence of a transpromontorial sulcus for the carotid artery in *Seggeurius*. In contrast, there is a well-defined sulcus at the petro-basispheno-basioccipital suture that we interpret to have carried the internal carotid artery (Fig. 5D). Thus, the route of the internal carotid artery was likely medial with respect to the promontorium in this early hyracoid, as in extant ones, which corroborates the previous statement of Fischer (1989a) and Thewissen and Simons (2001). Nevertheless, the presence of a basisphenoid crest medial to the carotid sulcus (basisphenoid bulla) implies that the carotid sulcus was located within the space defined by the bulla in *Seggeurius* (Fig. 5D). So, the internal carotid artery was both medial and intrabullar in *Seggeurius*. In conclusion, conflicting hypotheses on the course of the internal carotid artery in Paleogene hyracoids -i.e. medial course in *Megalohyrax* according to Thewissen and Simons (2001), and intrabullar course in *Thyrohyrax* according to Barrow et al. (2012)- do not necessarily reject each other because *Seggeurius* shows that perhaps the internal carotid artery followed a medial course within the bulla in early hyracoids (Fig. 5D).

5.1.13. Stapedial artery. One of the most astonishing traits of the ear region of *Seggeurius* is the presence of a sulcus presumably for the stapedial artery. We can be confident that this sulcus is not an artifact because the same sulcus is observable bilaterally in *Seggeurius* (Fig. 5)¹. The presence of a stapedial sulcus in this species is unexpected given that the stapedial artery is absent in adult extant procaviids (Fischer, 1989a). However, it has already been reported that a stapedial sulcus was present in the Paleogene representatives of a given mammalian group devoid of stapedial artery (e.g. stem Cetartiodactyla, stem Haplorhini; MacPhee and Cartmill, 1986; Dechaseaux, 1974a; Coombs and Coombs, 1982).

¹ Additionally, the same sulcus for the stapedial artery is also encountered in *Helioseus* (Chapter 3.C)

Against the interpretation of this sulcus as a sulcus for the stapedia artery, one could argue that the promontorium of *Seggeurius* does not display any mark of the internal carotid artery and that this sulci could have carried anything but an artery, such as the meningeal branch of the mandibular nerve (cranial nerve V₃) (MacPhee, 1981). However, it does not invalidate our hypothesis because e.g. *Hyospodus* (Gazin, 1968; Cifelli, 1982), some archeocetes (Luo and Gingerich, 1999), notoungulates (Billet and Muizon, 2013) and Cretaceous zhelestids (Ekdale et al., 2004; Wible et al., 2001) display a sulcus or a foramen for the stapedia artery, but no trace of a transpromontorial sulcus. Moreover, a remnant of the stapedia artery is present in early foetal stages of extant hyracoids (Lindahl and Lundberg, 1946; Fischer, 1989a) which supports the hypothesis that this artery could have been present in stem hyracoids.

5.1.14. Lateral and posterior canal relationship. The posterior limb of the lateral semicircular canal of *Seggeurius* enters the vestibule through the ampulla of the posterior semicircular canal (posterior ampulla) (Fig. 6J-L). In contrast, in extant hyracoids it enters the vestibule directly without passing through the posterior ampulla (Fig. 6G-I; Ekdale, 2009). As a consequence the posterior limb of the lateral canal and the ampullar limb of the posterior canal are closer in *Seggeurius* than in any procaviid genera. This closeness suggests that a secondary common crus (crus communis secundaria) could have been present in early hyracoids. Indeed, the secondary common crus is present when the bony channels of the posterior limb of the lateral canal and the ampullar limb of the posterior canal are so close to each other that they get fused. It has been shown that this structure is primitive for therian mammals (Meng and Fox 1995; Ekdale et al. 2004; Ekdale and Rowe 2011) and it seems also primitive for Afrotheria and Paenungulata because a secondary common crus has been documented in *Chambius*, *Orycteropus* and *Numidotherium* (Ekdale, 2009; Benoit et al.,

2013a, in press) and it is variably present in *Chrysochloris* (Benoit et al., 2013a²). Elsewhere, it is present in numerous Paleogene ungulate-grade mammals such as *Arctocyon* (Russel, 1964), *Hyopsodus* (Benoit et al., 2013a), in dichobunoid artiodactyls (Orliac et al., 2012a) and in Eocene archaeocetes (Spoor et al., 2002). Consequently, the condition observed in *Seggeurius* (closeness of the lateral and posterior canals) could be intermediate between the plesiomorphic presence of the secondary common crus and the condition seen in extant hyracoids, in which the lateral canal directly enter the vestibule without passing through the posterior ampulla.

5.2. Relationships of Hyracoidea

5.2.1. With Sirenia. Though the monophyly of the clade Tethytheria (Proboscidea and Sirenia) is supported by many molecular (e.g. Douady and Douzery, 2003; Poulakakis and Stamatakis, 2010; Kuntner et al., 2011) and morphological (e.g. Tassy and Shoshani, 1988; Court, 1990, 1992b; Shoshani and McKenna, 1998; Fischer and Tassy, 1993; Asher et al., 2003) characters, numerous molecular analyses provided a significant support to a branching of Hyracoidea as sister-group to Sirenia and to the exclusion of Proboscidea (Springer et al., 2004; Nishihara et al., 2005; Pardini et al., 2007). The morphology of the ear region of extant Hyracoidea, as most morphological characters, does not support this last hypothesis (Benoit et al., 2013c; Annexe 4.1). In contrast, the ear region of *Seggeurius* display some interesting characters that evocates the morphology of the ear region of the stem sirenian *Prorastomus sirenoides* (Savage et al., 1994; Court, 1994a; Benoit et al., 2013c): i) an overall likeness due to the presence of a squared and massive mastoid apophysis (present in *Prorastomus* but not in the more primitive sirenian from the Eocene of Chambi, Tunisia; Benoit et al., 2013c: fig. 1); ii) the presence of a swelling on the septum metacochleare, between the fenestra cochleae

² See also chapter 1.

and the canaliculus cochleae (this region of the petrosal is not preserved on the petrosal from Chambi; Benoit et al., 2013c: fig. 1); and iii) the presence of a rounded and tubercle-like postglenoid process, while other paenungulates possess a cylindrical postglenoid process (Savage et al., 1994; Barrow et al., 2012). All these three characters are absent in stem proboscideans and *Arsinoitherium* (Benoit et al., in press) which suggests they could constitute synapomorphies of basal sirenians and hyracoids (then secondarily lost in more derived species). Finally, in his study of the evolution of the labyrinthine morphology among mammals, Ekdale (2009, 2013), using ancestral character state reconstruction, argued that the last common ancestor of Proboscidea, Sirenia and Hyracoidea probably have had a flat, low and weakly coiled cochlear canal, which is the primitive condition for eutherian mammals (Meng and Fox; 1995; Ekdale et al., 2004; Ekdale and Rowe, 2011) and is also the condition seen in proboscideans and most sirenians (Ekdale, 2009, 2011, 2013; Benoit et al., 2013c, in press). In fact, among Paenungulata, extant Hyracoidea is the only taxa in which the cochlear spiral is conical and makes more than three full whorls (Ekdale, 2009). The cochlear canal of *Seggeurius* display the primitive morphology for paenungulates: it is low, flat and completes less than two full turns (Fig. 6). Notably, the osseous inner ear of the sirenian from Chambi, the basal-most sirenian known, is more conical and completes more turns (2.5 turns) than those of other sirenians and proboscideans (Benoit et al., 2013c). Consequently, it resembles that of extant procaviids for this character. Given that *Seggeurius* displays the likely primitive condition of a low and flat cochlear canal, the conical morphology should have been acquired independently in procaviids and the Chambi sea-cow.

5.2.2. With Notoungulata. Recent analyses have proposed that afrotherians and South-American ‘ungulates’ could be closely related (Agnolin and Chimento, 2010; O’Leary, 2013). Though criticized (see Billet and Martin, 2011) this hypothesis has raise some interests, and Billet and Muizon (2013) have even recently pointed out shared derived petrosal

traits between a stem indeterminate notoungulate from the late Paleocene and *Procavia*. These characters could support the relationship between Notoungulata and Afrotheria. They consist of the presence of a bean-shaped bulge on the pars cochlearis (bean-shaped promontorium of Billet and Muizon, 2013), the presence of a flattened medial flange on the promontorium, the absence of a ridge that separates the stapedial muscle fossa and the fossula cochleae (the post-promontorial sinus of Billet and Muizon, 2013), the presence of a laterally shifted tensor tympani fossa with respect to the cavum supracochleare (the fossa for the geniculate ganglion), and the presence of a straight ridge of bone separating the internal auditory meatus and the subarcuate fossa. While these characters are indeed present on the petrosal of extant procaviids (Fig. 7A, D, G), the petrosal of *Seggeurius* displays none of them: there is no bean-shaped bulge on the pars cochlearis, no medial flange on the promontorium, the fossula cochleae and the stapedial muscle fossa are separated by a blunt crest linking the caudal tympanic process and the tympanohyal process, the tensor tympani fossa is located medially and the ridge between the subarcuate fossa and the internal auditory meatus is low. Nevertheless, there are some similarities between the petrosal of *Seggeurius* and that of the stem notoungulate described by Billet and Muizon (2013). First, they share the presence of a petromastoid canal, but as stated above, the poor knowledge about the distribution of this character among mammals does not allow us to be definitive about the polarity of this character at the root of the paenungulate clade. More interesting are the reduction of the mastoid apophysis and the shallowness of the subarcuate fossa. These characters are apomorphically present in Paenungulata (Novacek and Wyss, 1986b, 1987). In detail, among afrotherians, the amastoid condition (i.e. reduction of the mastoid apophysis which becomes no more exposed on the skull) is a shared derived trait of Paenungulata (Novacek and Wyss, 1987) and the subarcuate fossa is reduced in Paenungulata as well as in *Orycteropus* and *Plesiorycteropus* (Thewissen, 1985; MacPhee, 1994). In Notoungulata, the mastoid exposure

is reduced to a thin band of bone appearing between the squamosal and exoccipital, and the subarcuata fossa is shallow (Billet, 2010; Billet and Muizon, 2013). These characters could thus eventually constitute putative synapomorphies of Notoungulata and Paenungulata, but it must be noted that amastoidy and reduced subarcuate fossa are convergent features in most ungulate-grade mammals (e.g. Cetartiodatyla, Perissodactyla), as well as in marsupials and hominoid primates (Gannon et al., 1988; Sanchez-Villagra, 2002; O’Leary, 2010; Orliac, 2012). This last remark weakened the hypotheses of homology here proposed and more fossil data are needed to address them.

5.2.3. With Condylarthra. ‘Condylarthra’ is not properly a clade, but it has often been proposed that at least some ‘condylarthrans’ could be close to Paenungulata, such as *Phenacodus*, which shares with Paenungulata the taxepod (serial) arrangement of the carpus and tarsus (Thewissen and Domning, 1992), or the Meniscotheriidae, the Apheliscinae and the Louisininae, which share with most afrotherians (with the noticeable exception of Tenrecoidea) the presence of a cotylar fossa of the astragalus (Tabuce et al., 2007; Penkrot et al., 2008). Unfortunately, details of the basicranial morphology are not available in most ‘condylarthrans’, except some Arctocyoninae and Pleuraspidotheriinae (Russell, 1964; Ladevèze et al., 2010), some Mesonychidae (Luo and Gingerich, 1999; O’Leary, 2010), *?Protungulatum*, *Meniscotherium*, *Phenacodus*, and *Hyopsodus* (Cifelli, 1982; O’Leary, 2010). Among these species, it has been shown that *Procavia* shares some characters with *Phenacodus*, i.e. the absence of a transpromontory sulcus, the presence of an inflated tegmen tympani and a ventral position of the cochlear canaliculus (Cifelli, 1982; Fischer, 1989b). In *Seggeurius* the tegmen tympani is very small and not inflated and the cochlear canaliculus is not visible ventrally (Fig. 5B), in contrast to the situation seen in *Phenacodus* and *Procavia*. The only putative trait shared by *Seggeurius* and *Phenacodus* is the absence of a

transpromontory sulcus which, again, is a highly convergent trait among ungulate-grade mammals (Wible, 1986; Cifelli, 1982; O'Leary, 2010; Billet and Muizon, 2013).

6. Conclusion

The new material of *Seggeurius* described here highlights new characters of the mandible, frontal dentition and skull of the basal-most Hyracoidea. It allows a reappraisal of the origin and evolution of the so-called mandibular chamber of Paleogene hyracoids. It also brings new insight into the evolution and transformations of many cranial characters that were mainly known only in extant *Procavia* such as the basicranial, petrosal and inner ear characters. In particular, we here proposed new morphological characters that could support the clade Afrotheria (presence of a deep epitympanic sinus of the squamosal and basisphenoid bulla). Given the basal branching of *Seggeurius* in the phylogenetic tree of Afrotheria, these new data will surely prove crucial for future investigations on mammalian evolution, and especially for cladistic analyses, and will surely help to improve our knowledge of the evolution and phylogeny of afrotherian and placental mammals as a whole.

C. Evolution du pétreux et du labyrinthe osseux chez les Hyracoidea (Mammalia, Afrotheria) du Paléogène d'Afrique du Nord

1. Introduction

Avec seulement trois genres actuels restreints à l'Afrique et la péninsule arabique (*Dendrohyrax*, *Heterohyrax* et *Procavia*) les hyracoïdes (damans, aussi appelé hyraxes) forment aujourd'hui un ordre peu diversifié de mammifère. Néanmoins, ils ont connu dans le passé de nombreuses radiations et un succès évolutif tel qu'ils comptèrent des représentants distribués depuis la Chine à l'Est jusqu'en Espagne à l'Ouest en passant par la Grèce et la France (Rasmussen, 1989). Parmi les Afrotheria, le registre fossile des Hyracoidea est l'un des mieux documenté dans le temps et l'espace (Gheerbrant et al., 2003, 2005a ; Tabuce et al., 2008 ; Rasmussen et Gutierrez, 2010). Toutefois, l'histoire évolutive et en particulier les relations phylogénétiques qui relient ces taxons sont encore très débattues (Seiffert, 2007 ; Tabuce et al., 2001b ; Tabuce et al., 2008). L'importance des caractères de l'oreille moyenne en anatomie comparée, systématique et surtout en phylogénie des 'ongulés', incluant les hyracoïdes, est reconnue depuis longtemps (Cifelli, 1982 ; Prothero et al., 1988), pourtant la région de l'oreille moyenne n'a été décrite chez aucune espèce d'hyracoïde du Paléogène, à part très superficiellement (région auditive et bulle tympanique) chez *Megalohyrax eocaenus* (Thewissen et Simons, 2001) et *Thyrohyrax domorictus* (Barrow et al., 2012). Les missions de fouilles effectuées conjointement par l'équipe du laboratoire de Paléontologie de Montpellier avec les laboratoires de géologie des Université de Tlemcen et Oran (Algérie) et avec l'Office Nationale des Mines de Tunis (Tunisie) dans les terrains de l'Eocène inférieur et moyen d'Afrique du Nord (El Kohol, Gour Lazib, Djebel Chambi), ont permis de récolter de nombreux crânes fossiles ayant préservés l'os pétreux, ainsi que des pétreux isolés

appartenant aux hyracoïdes les plus anciens connus. Ainsi, les hyracoïdes du Paléogène d'Afrique du Nord offrent un matériel abondant et inédit permettant une étude détaillée de l'évolution de la morphologie du pêtreux et du labyrinthe osseux chez les plus anciens représentants de l'ordre des hyracoïdes. A l'aide d'une analyse cladistique basée sur les caractères du pêtreux et de l'oreille interne des Hyracoidea du Paléogène, nous nous proposons, dans ce chapitre, de discuter l'évolution des caractères de l'oreille moyenne et interne chez les hyracoïdes et d'apporter de nouveaux éléments de discussion quant à l'origine des Procaviidae actuels.

2. Matériel et méthodes

2.1. Analyse cladistique (Annexe 3.3). L'analyse cladistique est basée sur des caractères du pêtreux et de l'oreille interne uniquement (20 caractères). Onze taxons, dont le pêtreux nous était accessible, y furent inclus (Annexe 3.3) comprenant des représentants des trois principales familles d'hyracoïdes du Paléogène (classification d'après Rasmussen et Gutierrez, 2010) : les Geniohyidae *Seggeurius amourensis* et *Helioseus insolitus*, le Titanohyracidae *Titanohyrax* cf. *tantulus* et les Saghatheriidae '*Mixohyrax niloticus*' et ?*Microhyrax*. Y furent aussi inclus une espèce indéterminée représentée par le pêtreux isolé CBI-1-588, ainsi que les trois genres de Procaviidae actuels (*Dendrohyrax*, *Heterohyrax* et *Procavia*), les Proboscidea (codés d'après *Numidotherium koholense* (Court et Jaeger, 1991 ; Court, 1992a ; Benoit et al., in press ; Chapitre 4.C) et *Phosphatherium escuilliei* (Gheerbrant et al., 2005b)) et les Sirenia (codés d'après le sirénien de Chambi et *Prorastomus sirenoides* (Benoit et al., 2013c ; Chapitre 4.B). L'analyse a été enracinée avec l'Afroinsectivora *Chambius kasserinensis* (Benoit et al., 2013a ; Chapitre 2.B) et l'Eutheria du Crétacé *Kulbeckia kulbecke* (codé d'après Ekdale et al. (2004) et Ekdale et Rowe (2011)). *Thyrohyrax domoricus* et *Titanohyrax eocaenus* sont les seuls taxons d'hyracoïdes du Paléogène dont la

région auditive a été décrite par ailleurs (Thewissen et Simons, 2001 ; Barrow et al., 2012), mais ils n'ont pas pu être inclus dans cette analyse car la morphologie de leur pétreux, restée cachée sous la bulle tympanique ossifiée, demeure inconnue. L'analyse a été réalisée sous PAUP4b10 (Swofford, 2002) en maximum de parcimonie. Les caractères ont été considérés comme non-pondérés et non-ordonnés. La recherche des arbres les plus parcimonieux a été effectuée par Branch and Bound. La robustesse des nœuds a été évaluée par le calcul de l'indice de Bremer grâce au même logiciel.

2.2. Estimation de la limite d'audition des basses fréquences. Le labyrinthe osseux est la capsule de l'os pétreux contenant la cochlée (organe de l'audition) et le vestibule (organe de l'équilibre). Contrairement à beaucoup d'organes qui disparaissent sans laisser de trace durant la fossilisation, le labyrinthe osseux constitue une réplique assez fidèle de la morphologie du labyrinthe membraneux (Ekdale, 2009). Chez les mammifères, l'étude de la morphologie du canal cochléaire, correspondant à la partie cochléaire du labyrinthe osseux, est réputée pour fournir des informations sur les capacités auditives des mammifères (West, 1985 ; Ketten, 1992a ; Manoussaki et al., 2008). Dans une étude récente, Manoussaki et al. (2008) ont montré qu'il était possible de prédire la limite d'audition des basses fréquences d'un mammifère éteint (et donc la limite inférieure de son spectre d'audition) grâce à une mesure simple nommée le radii ratio (quotient du rayon du tour de base du canal cochléaire sur le rayon du tour apical du canal cochléaire). Plus cette valeur est élevée, plus le diamètre du tour basal du canal cochléaire est grand par rapport à celui du tour apical, et plus la limite d'audition des basses fréquences sera décalée vers des fréquences basses (Manoussaki et al., 2008). L'équation permettant de prédire cette limite (f) chez un mammifère éteint à partir de son radii ratio (ρ) s'écrit : $f = f_0 \cdot \exp[-\beta(\rho - 1)]$ où $f_0 = 1507 \pm 241 \text{ Hz}$ et $\beta = 0,578 \pm 0,167$ (voir Manoussaki et al., 2008).

Genre	Epoque	Pétreux		Labyrinthe osseux				Canal cochléaire					
		Longueur (mm)	Largeur (mm)	Longueur (mm)	Distance inter-fenêtre (mm)	Stapedial ratio	Enroulement	Longueur (mm)	Radii ratio	Limite basses-fréquences*	Aspect ratio	Hauteur tour de base	Angle vestibulo-cochléaire
<i>Procavia</i> (H4980K)	Actuel	13,26	10,98	9,59	2,21	1,90	1209°	22,25	3,83	293Hz	0,75	0,43	138°
<i>Procavia</i> (H4981F)	Actuel	13,97	10,67	8,97	1,35	1,82	1354°	21,44	4,19	238Hz	0,72	0,49	122°
<i>Procavia</i> (N-76)	Actuel	13,05	9,06	6,75	1,22	1,72	1159°	14,58	2,31	705Hz	0,70	0,51	125°
<i>Procavia</i> (no ref)	Actuel	13,11	11,04	10,02	1,20	1,91	1214°	21,94	2,93	493Hz	0,83	0,51	128°
<i>Heterohyrax</i>	Actuel	28,68	22,65	19,12	3,44	1,74	1325°	46,46	5,14	137Hz	0,88	0,53	128°
<i>Dendrohyrax</i> (1897-1547)	Actuel	14,96	10,65	10,38	2,08	2,02	1404°	53,12	7,00	47Hz	0,82	0,44	126°
<i>Dendrohyrax</i> (N-347)	Actuel	13,11	11,18	9,63	2,02	2,12	1238°	21,57	2,56	612Hz	0,79	0,43	136°
HGL50-51	EoIM	7,86	4,98	7,27	1,94	1,46	1321°	22,55	2,98	480Hz	0,65	0,50	119°
HGL50-50	EoIM	7,70	4,95	7,26	1,58	1,81	1307°	21,48	3,02	468Hz	0,66	0,37	108°
' <i>Mixohyrax</i> '	Oi	21,93	18,84	17,48	?	?	930°	35,18e	?	?	0,56e	0,45e	112°
<i>Helioseus</i> (51-33)	EoIM	13,78	10,82	6,54	2,22	1,59	601°	12,69	?	?	0,56	1,00	109°
<i>Helioseus</i> (51-56)	EoIM	10,65	8,56	7,58	2,65	1,51	582°	12,89	1,41	1192Hz	0,52	1,00	105°
Chambi indet.	EoIM	12,11	9,11	10,93	2,82	1,61	?	?	?	?	?	?	111°
<i>Titanohyrax</i>	EoIM	17,68	13,52	11,98	3,52	?	691°	20,16	2,09	802Hz	0,59	0,46	104°
<i>Seggeurius</i>	EoIT	10,17	9,88	7,27	2,20	1,79	688°	12,72	2,47	643Hz	0,48	0,90	107°

Genre	Epoque	SC angles			SC longueur			SC rayons			V.e.p.	D.e.a.	P.e.l.
		antérieur-latéral	Latéral-postérieur	antérieur-postérieur	Antérieur	Latéral	Postérieur	Antérieur	Latéral	Postérieur			
<i>Procavia</i> (H4980K)	Actuel	92°	98°	107°	10,36	9,30	9,11	2,59	2,11	2,21	0,98	0,88	0,12
<i>Procavia</i> (H4981F)	Actuel	88°	91°	92°	7,45	7,00	8,16	2,15	1,70	2,06	0,64	0,28	0,13
<i>Procavia</i> (N-76)	Actuel	87°	85°	101°	4,73	5,13	5,33	1,35	1,22	1,49	0,66	0,24	0,18
<i>Procavia</i> (no ref)	Actuel	84°	96°	100°	8,72	6,21	8,22	2,40	1,60	2,10	0,55	0,61	0,15
<i>Heterohyrax</i>	Actuel	84°	86°	94°	15,58	13,55	16,07	4,43	3,39	4,11	0,71	0,41	0,09
<i>Dendrohyrax</i> 1897-1547)	Actuel	83°	81°	94°	8,38	8,09	8,83	2,04	1,85	2,18	0,42	0,18	0,11
<i>Dendrohyrax</i> (N-347)	Actuel	99°	102°	113°	10,14	8,92	8,75	2,57	2,08	2,57	0,87	0,65	0,21
HGL50-51	EoIM	91°	92°	90°	5,01	4,85	4,72	1,33	1,09	1,30	0,54	0,29	0,02
HGL50-50	EoIM	88°	92°	90°	?	4,99	6,50	?	1,18	1,33	0,64	?	-0,08
' <i>Mixohyrax</i> '	Oi	80°	96°	80°	13,94	12,65	11,16	3,43	3,08	2,98	0,57	0,71	-0,08
<i>Helioseus</i> (51-33)	EoIM	83°	93°	91°	4,71	5,04	4,77	1,31	1,11	1,18	0,56	0,52	-0,08
<i>Helioseus</i> (51-56)	EoIM	94°	94°	93°	5,76	5,76	5,99	1,52	1,36	1,36	0,59	0,50	-0,06
Chambi indet.	EoIM	87°	94°	85°	7,63	8,69	8,82	2,23	1,90	2,13	0,31	0,21	-0,04
<i>Titanohyrax</i>	EoIM	87°	90°	90°	8,21	8,19	9,48	2,42	2,15	2,34	0,30	0,33	-0,11
<i>Seggeurius</i>	EoIT	84°	90°	86°	5,75	5,11	6,37	1,52	1,28	1,54	0,20	0,21	-0,13

Tableau 1. Mesures du pétreux et du labyrinthe osseux des spécimens étudiés. * : calculé d'après Manoussaki et al., 2008 ; e : estimation ; EoIM : Eocène inférieur terminal- moyen basal ; EoIT : Eocène inférieur terminal ; Oi : Oligocène inférieur. Epoque d'après Mahboubi et al. (1986), Coster et al. (2012) et Rasmussen et Gutierrez (2010).

3. Description

L'échantillonnage taxonomique de cette étude comprend onze taxons d'hyracoïdes du Paléogène dont la morphologie du pêtreux et de l'oreille interne est inédite. Une présentation de ce matériel, accompagnée de figures et d'une description courte, sont donc proposés ici. Afin d'accéder aux détails morphologiques du pêtreux et de l'oreille interne, chaque spécimen a été scanné par microtomographie à rayon-X (CT scan) et leur pêtreux ainsi que leur labyrinthe osseux ont été reconstruits sous Avizo 6.3 (voir les détails ci-dessous et la liste du matériel en tableau 1 de l'Introduction Générale). Les pêtreux sont décrits dans la même orientation que les pêtreux in situ. Toutefois, afin de faciliter la description, les oreilles internes sont décrites dans une orientation simplifiée par rapport à leur orientation in situ (i.e. les plans des deux canaux horizontaux forment chacun un angle de 40° environ avec le plan sagittal) : la vue antérieure est perpendiculaire au plan du canal antérieur, la vue postérieure est perpendiculaire au plan du canal postérieur et la vue latérale est orientée dans le même plan que celui du canal latéral. Le protocole de mesure est calqué sur celui décrit dans le chapitre 3.B. La terminologie employée dans la description est la même que celle du chapitre 3.B. La classification des Hyracoidea employée ici suit celle de Rasmussen et Gutierrez (2010). Toutefois, comme certaines des familles définies par ces auteurs n'apparaissent pas monophylétique dans les analyses de Seiffert (2007) et Barrow et al. (2010, 2012), i.e. les Geniohyidae et les Saghatheriidae, ces dernières seront utilisés entre guillemets.

3.1. *Seggeurius amourensis* (Fig. 1). C'est l'espèce d'hyracoïde la plus ancienne et la plus basale connue (Court et Mahboubi, 1993 ; Tabuce et al., 2001b ; Gheerbrant et al., 2003, 2005b ; Seiffert, 2007 ; Barrow et al., 2012). C'est aussi le représentant le plus ancien des 'Geniohyidae'. Le spécimen (K210, provenance: El Kohol) est un arrière-crâne décrit en détail dans le chapitre 3.B. Nous le faisons figurer ici à des fins de comparaison.

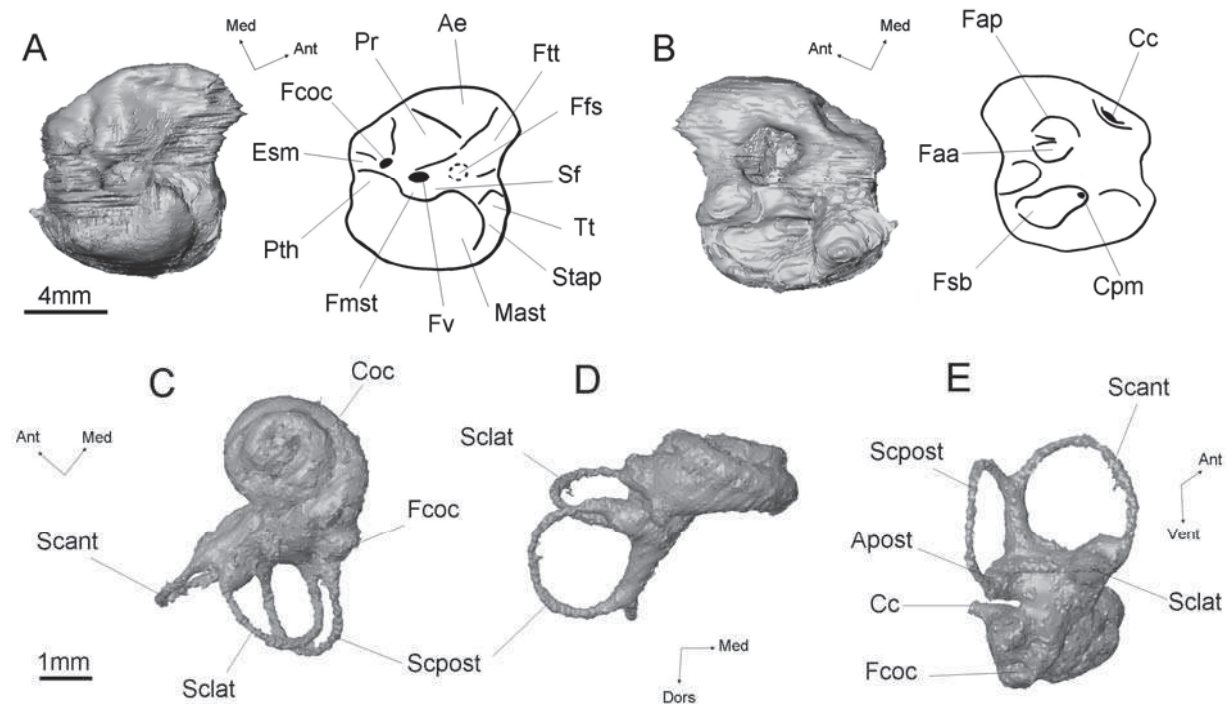


Figure 1. Reconstitutions digitales du pétreux de *Seggeurius amourensis* K210 (pétreux droit, images en miroir afin de faciliter les comparaisons, A: face ventrale ; B: face dorsale) et de son labyrinthe osseux (C: vue ventrale ; D: vue postérieure, cochlée de profil ; E: vue latérale). Ae: aile épitympanique ; Ant : direction antérieure ; Apost: ampoule postérieure ; Cc: canaliculus cochleae ; Coc: canal cochléaire ; Cpm: canal pétromastoïdien ; Dors : dorsal ; Esm: encoche stylomastoïdienne ; Faa: foramen acoustique antérieur ; Fap: foramen acoustique postérieur ; Fcoc: fenestra cochleae ; Ffs: foramen facial secondaire ; Fmst: fosse du muscle stapédien ; Fsb: fossa subarcuata ; Ftt: fossa tensor tympani ; Fv: fenestra vestibuli ; Mast: apophyse mastoïde ; Med : direction médiale ; Pr: promontoire ; Ptc: processus tympanique caudal ; Pth: processus tympanohyal ; Scant: canal semicirculaire antérieur ; Sclat: canal semicirculaire latéral ; Scpost: canal semicirculaire postérieur ; Sf: sulcus facial ; Stap: sulcus stapédien ; Tt: tegmen tympani ; Vent : direction ventrale.

3.2. *Helioseus insolitus* (Fig. 2). Cette espèce n'a été rapportée aux hyracoïdes que très récemment (Tabuce et al., 2010, 2011). Il s'agit d'une espèce basale, certainement proche de *Seggeurius* (Tabuce et al., 2010, 2011). Les spécimens dont les pétreux sont décrit ici sont HGL51-33 (un fragment d'arrière crâne scanné à l'European Synchrotron Radiation Facility

(ESRF, Grenoble) avec une résolution de 80 μ m), HGL51-56 (un crâne scanné sur la plate-forme du Montpellier Rio Imaging (MRI, Montpellier) sur Skyscan 1076 avec une résolution de 36,7 μ m) et HGL51-67 (un crâne, morphologie externe seulement car le scan effectué à la plate-forme de l'IPHEP (Poitiers) sur Viscom Xray inspection X8050-16 avec une résolution de 99,5 μ m, n'a pas donné de résultats exploitables). Ils proviennent tous du site HGL51 du Glib Zegdou.

3.2.1. Face ventrale du pétreux (Fig. 2A). Le pétreux est tout à fait similaire à celui de *Seggeurius* (Chapitre 3.B). La pars cochlearis est conique et dépourvue de renflement en forme de haricot. La fenestra cochleae (fenêtre cochléaire) est orientée caudomédialement, le sulcus facial est peu profond et la fossa tensor tympani est allongée et peu profonde. La région la plus rostrolatérale du pétreux porte un sulcus bien marqué (Fig. 2A) qui se prolonge ensuite sur le basicrâne. Ce sulcus semble correspondre au passage du ramus superius de l'artère stapédienne, comme chez *Seggeurius* (Chapitre 3B). Les conduits osseux des canaux semicirculaires sont apparents sur l'apophyse mastoïde en vue ventrale (Fig. 2A).

3.2.2. Face dorsale du pétreux (Fig. 2B). Sur la face dorsale, la fossa subarcuata est peu profonde et contrairement à *Seggeurius* elle est dépourvue de canal pétromastoïdien. L'apophyse mastoïde est réduite et n'apparaît pas sur la face occipitale du crâne (amastoïdie). Sa surface postérodorsale est légèrement convexe et s'applique contre la paroi interne de la boîte crânienne.

3.2.3. Labyrinthe osseux (Fig. 2C, D, E). La cochlée osseuse est relativement plane et peu enroulée par rapport à celle des Procaviidae (un peu plus de 1^{1/2} tours) (Fig. 2C, tableau 1). Les canaux semicirculaires forment des angles à peu près droits entre eux (Tableau 1). Contrairement à ce qui est observable chez *Seggeurius*, le bras postérieur du canal latéral entre directement dans le vestibule osseux, sans passer par l'ampoule postérieure (Fig. 2E). Le canal antérieur est très projeté dorsalement (D.e.a.>0,5, tableau 1). Le bras ampullaire du

canal postérieur n'est que faiblement projeté ventralement (V.e.p.<0,5, tableau 1). L'aquaeductus vestibuli longe la crus commune sur tout son long et le sac vestibulaire n'est pas déjeté postérieurement (Fig. 3).

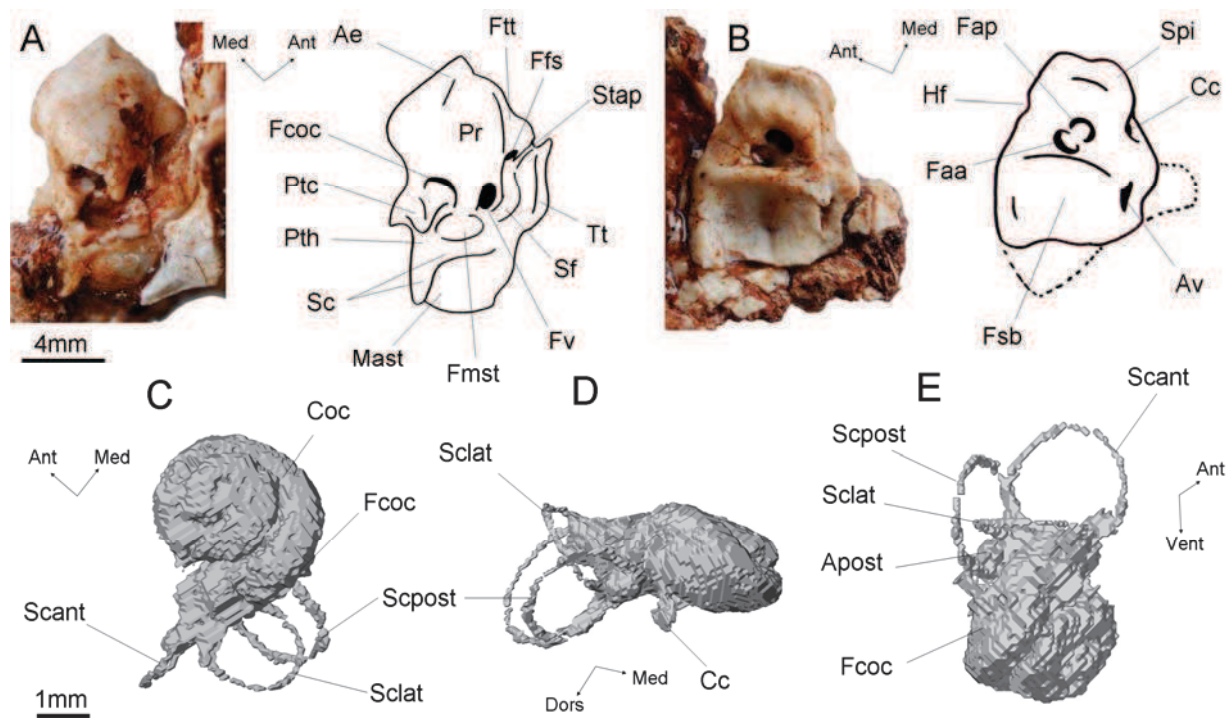


Figure 2. Le pétreux d'*Helioseus insolitus* (pétreux gauche HGL51-33, A: vue ventrale ; B: vue dorsale) et son labyrinthe osseux reconstitué in silico (HGL51-56, C: vue ventrale ; D: vue postérieure, cochlée de profil ; E: vue latérale). Ae: aile épitympanique ; Ant : direction antérieure ; Apost: ampoule postérieure ; Av: aquaeductus vestibuli ; Cc: canaliculus cochleae ; Coc: canal cochléaire ; Dors : direction dorsale ; Faa: foramen acoustique antérieur ; Fap: foramen acoustique postérieur ; Fcoc: fenestra cochleae ; Ffs: foramen facial secondaire ; Fmst: fosse du muscle stapédien ; Fsb: fossa subarcuata ; Ftt: fossa tensor tympani ; Fv: fenestra vestibuli ; Mast: apophyse mastoïde ; Med : direction médiale ; Hf: hiatus Fallopii ; Pr: promontoire ; Ptc: processus tympanique caudal ; Pth: processus tympanohyal ; Sc: conduits osseux des canaux semicirculaires ; Scant: canal semicirculaire antérieur ; Sclat: canal semicirculaire latéral ; Scpost: canal semicirculaire postérieur ; Sf: sulcus facial ; Spi: sinus pétreux inférieur ; Stap: sulcus stapédien ; Tt: tegmen tympani ; Vent : direction ventrale.

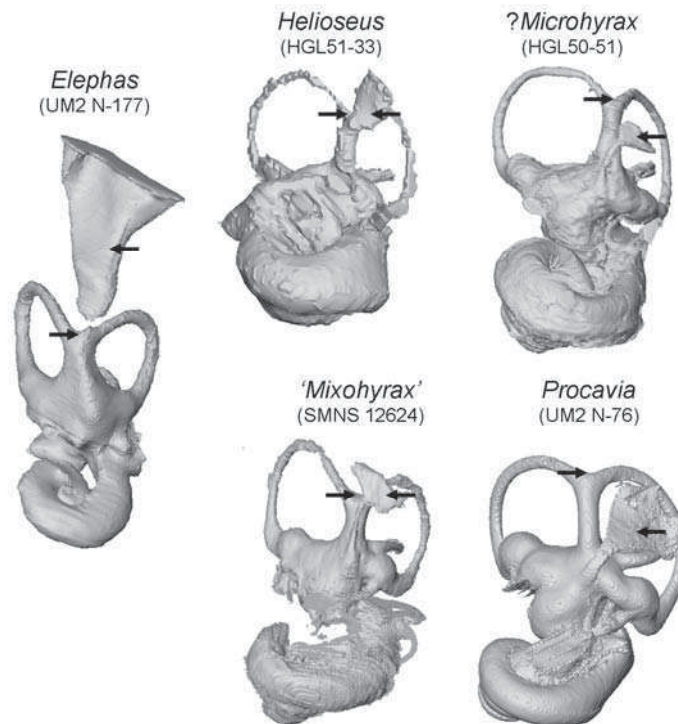


Figure 3. Vue médiadorsale du labyrinthe osseux (reconstitutions digitales) de quelques hyracoïdes et d'*Elephas* montrant la position relative du sac vestibulaire (flèche de droite) par rapport au sommet de la crux commune (flèche de gauche). Echelle non respectée.

3.3. *Titanohyrax cf. tantulus* (Fig. 4). C'est le représentant le plus ancien du genre *Titanohyrax* (Tabuce et al., 2011). Le spécimen HGL53-01 est un crâne complet inédit du Glib Zegdou, scanné à l'Institut de Médecine et de Physiologie Spatiales (MEDES, Toulouse) sur XtremCT avec une résolution de 41,0 μ m. Le pétreux est en très mauvais état et difficile à isoler informatiquement.

3.3.1. Face ventrale du pétreux (Fig. 4A). La face ventrale n'offre que très peu d'éléments pouvant être décrits. Le pétreux est d'aspect massif. La pars cochlearis est de forme conique, un petit renflement entre le promontoire et la fenestra cochleae (renflement en forme de haricot) est présent (Fig. 4A). Une dépression rostrale, allongé et peu profonde semble

correspondre à la fossa tensor tympani (Fig. 4A). L'aile épitympanique forme un crochet médiorostrale sur la pars cochlearis. La fenestra cochleae semble orientée caudomédialement.

3.3.2. Face dorsale du pétreux (Fig. 4B). La morphologie de la face dorsale apparaît plus facile d'interprétation que celle de la face ventrale. Le méat auditif interne en occupe la moitié la plus médiale. La fossa subarcuata est peu profonde et semble dépourvue de foramen pétromastoïdien (Fig. 4B). Le méat auditif interne et la fossa subarcuata sont séparés par une crête saillante. L'apophyse mastoïde est réduite et n'apparaît pas sur la face occipitale du crâne (amastoïdie). Sa surface postérodorsale s'applique contre la paroi interne de la boîte crânienne.

3.3.3. Labyrinthe osseux (Fig. 4C, D, E). Sur l'oreille interne, la spirale cochléaire est plate et s'enroule sur presque deux tours (Fig. 4C, D, tableau 1). La présence d'une importante lacune apicale (apical lacuna) au sommet de la spirale témoigne de la présence d'un épais modiulus (Fig. 4D). Les canaux semicirculaires forment des angles à peu près droits entre eux (Tableau 1). Le bras postérieur du canal latéral entre directement dans le vestibule osseux (Fig. 4E). Le bras ampullaire du canal postérieur n'est que faiblement projeté ventralement (V.e.p. <0,5, tableau 1).

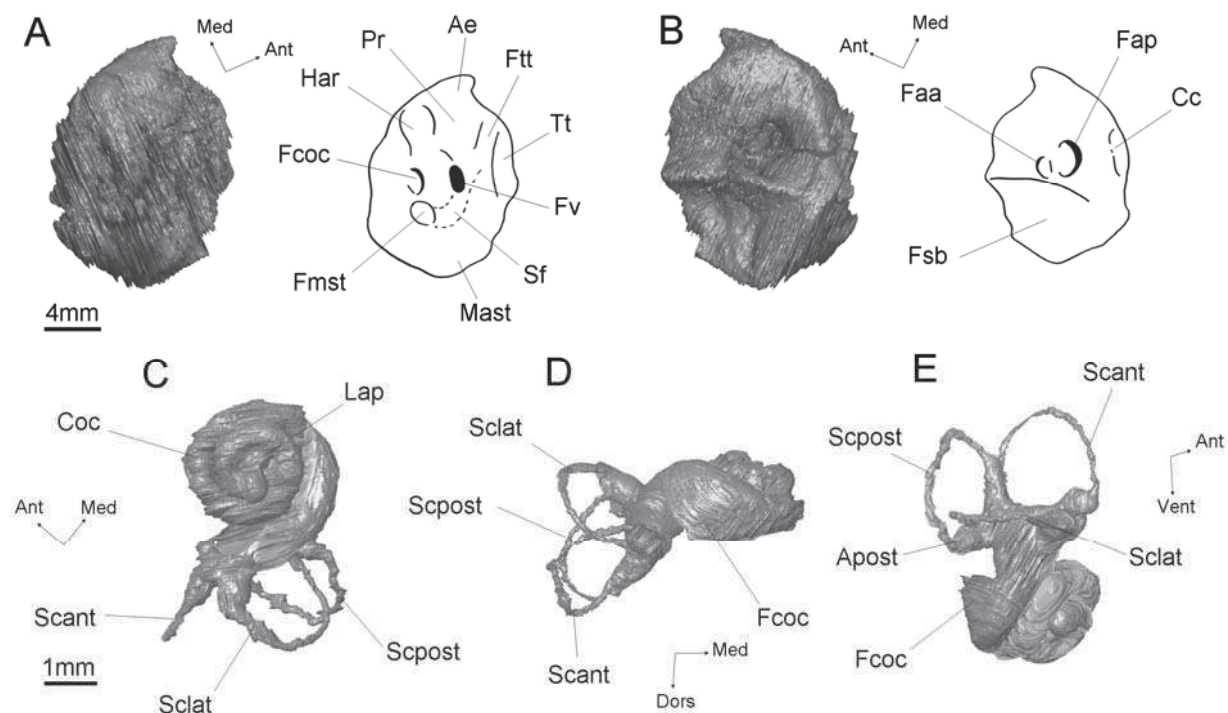


Figure 4. Reconstitutions digitales du pétueux de *Titanohyrax* cf. *tantulus* HGL53-01 (pétueux droit, images en miroir afin de faciliter les comparaisons, A: face ventrale ; B: face dorsale) et de son labyrinthe osseux (C: vue ventrale ; D: vue postérieure, cochlée de profil ; E: vue latérale). Ae: aile épitympanique ; Ant : direction antérieure ; Apost: ampoule postérieure ; Cc: canaliculus cochleae ; Coc: canal cochléaire ; Dors : direction dorsale ; Faa: foramen acoustique antérieur ; Fap: foramen acoustique postérieur ; Fcoc: fenestra cochleae ; Fmst: fosse du muscle stapédien ; Fsb: fossa subarcuata ; Ftt: fossa tensor tympani ; Fv: fenestra vestibuli ; Har: renflement postérieur de la pars cochlearis, en forme de haricot ; Lap: lacune apicale ; Mast: apophyse mastoïde ; Med : direction médiale ; Pr: promontoire ; Scant: canal semicirculaire antérieur ; Sclat: canal semicirculaire latéral ; Scpost: canal semicirculaire postérieur ; Sf: sulcus facial ; Tt: tegmen tympani ; Vent : direction ventrale.

3.4. Genre et espèce indéterminés (Fig. 5). Le pétueux CBI-1-588 est un pétueux gauche qui provient de la localité 1 du Djebel Chambi. Il est très endommagé sur sa face ventrale. Le scan a été effectué à la station Montpellier Rio Imaging (Montpellier) sur Skyscan 1076 avec une résolution de 37,6 μ m. L'attribution de ce pétueux à un Hyracoidea est

indiquée par la faible profondeur de la fossa subarcuata, la taille réduite de l'apophyse mastoïde et la forme globuleuse de la pars cochlearis, similaire aux procaviidés actuels. Pour l'instant, à Chambi, trois taxons d'hyracoïdes sont rapportés : *Titanohyrax tantulus*, *Microhyrax lavocati* et un genre proche de *Megalohyrax* (Tabuce et al., 2011). De par sa taille relativement petite, CBI-1-588 ne peut pas appartenir à *T. tantulus* (Tableau 1) ou à un autre genre d'hyracoïde de taille comparable comme *Megalohyrax*. De plus, il diffère du pétreux de *Titanohyrax* par la forme plus globuleuse de sa pars cochlearis qui le rapproche des Procaviidae (Fig. 5A). Notons ici que plusieurs fragments de pétreux (trop fragmentaires pour être étudiés ici), de grande dimension et d'aspect plus robuste, ont été découverts dans les localités de Chambi 1 et Chambi 3. Ces fragments sont plus à même de représenter *Megalohyrax* et/ou *Titanohyrax*. Attribuer CBI-1-588 à *Microhyrax* semblerait donc une bonne alternative, mais elle est rendue improbable par l'existence dans les Gour Lazib de deux autres pétreux (HGL50-50 et HGL50-51) morphologiquement différents de CBI-1-588. Etant donné leur très petite taille, ces deux pétreux sont plus compatibles avec les dimensions réduites de *Microhyrax* et l'abondance de ce dernier dans les Gour Lazib. Ils constituent donc de meilleurs candidats à cette attribution (voir plus bas). Finalement, une attribution générique semble impossible pour ce pétreux. Etant donné le rythme des découvertes de nouveaux taxons d'hyracoïdes dans la localité de Chambi (voir Hartenberger et al., 1997, 2001 ; Tabuce et al., 2001b, 2011) il n'est pas improbable qu'il puisse appartenir à un taxon d'hyracoïde encore non documenté par du matériel dentaire.

3.4.1. Face ventrale du pétreux (Fig. 5A). Peu de choses peuvent être dites de la face ventrale du pétreux CBI-1-588. La pars cochlearis est globuleuse et non pas conique. Le sulcus facial et la fosse du muscle stapédien sont peu profonds. L'apophyse mastoïde forme une surface plane (Fig. 5A) qui devait s'appliquer contre la paroi interne du crâne, comme chez *Helioseus* et *Seggeurius*. Il n'y a pas d'aile épitympanique.

3.4.2. Face dorsale du pétreux (Fig. 5B). Sur la face dorsale, le fond de la fossa subarcuata est percé par un canal pétromastoïdien.

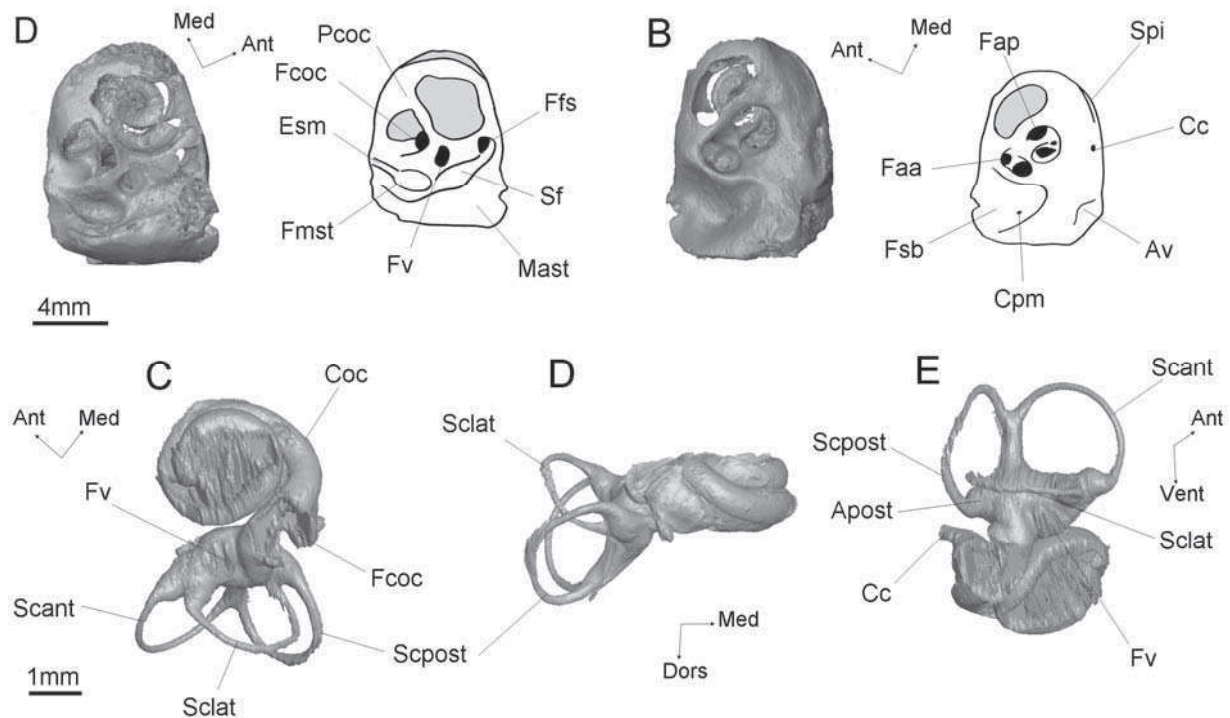


Figure 5. Reconstitutions digitales du pétreux de CBI-1-588 (A: face ventrale ; B: face dorsale) et de son labyrinthe osseux (C: vue ventrale ; D: vue postérieure, cochlée de profil ; E: vue latérale). Ant : direction antérieure ; Apost: ampoule postérieure ; Av: aquaeductus vestibuli ; Cc: canaliculus cochleae ; Coc: canal cochléaire ; Cpm: canal pétromastoïdien ; Dors : direction dorsale ; Esm: encoche stylomastoïdienne ; Faa: foramen acoustique antérieur ; Fap: foramen acoustique postérieur ; Fcoc: fenestra cochleae ; Ffs: foramen facial secondaire ; Fmst: fosse du muscle stapédien ; Fsb: fossa subarcuata ; Ftt: fossa tensor tympani ; Fv: fenestra vestibuli ; Mast: apophyse mastoïde ; Med : direction médiale ; Pcoc: par cochlearis ; Scant: canal semicirculaire antérieur ; Sclat: canal semicirculaire latéral ; Scpost: canal semicirculaire postérieur ; Sf: sulcus facial ; Spi: sinus pétreux inférieur ; Vent : direction ventrale.

3.4.3. Labyrinthe osseux (Fig. 5C, D, E). La spirale de la cochlée osseuse, à en juger par l'enroulement de la lame osseuse qui la soutient, devait faire au moins de deux tours et demi

(Fig. 5C, tableau 1). Le pétreux étant endommagé, il est impossible de déterminer sa hauteur. Les canaux semicirculaires, bien préservés, forment des angles à peu près droits les uns par rapport aux autres (Tableau 1). Le bras postérieur du canal latéral entre directement dans le vestibule (Fig. 5E). Le bras ampullaire du canal postérieur n'est que faiblement projeté ventralement (V.e.p. <0,5, tableau 1).

3.5. ?*Microhyrax* (Fig. 6). Les spécimens HGL50-50 et HGL50-51, provenant du Glib Zegdou sont deux pétreux gauches isolés de très petite taille, la plus petite parmi les pétreux étudiés ici (Tableau 1). Ils peuvent donc être rapportés très certainement au plus petit hyracoïde connu, *Microhyrax lavocati*. Cette espèce est d'ailleurs représenté par de nombreux restes dentaires dans tous les Gour Lazib et particulièrement au Glib Zegdou (Tabuce et al., 2011). Toutefois, la découverte récente d'une probable nouvelle espèce de *Microhyrax* dans les Gour Lazib (HGL 61) (Tabuce et al., 2011), ainsi que la possibilité que le pétreux CBI-1-588 du gisement de Chambi soit lui aussi potentiellement attribuable à *Microhyrax*, incitent à la prudence quand à l'attribution de HGL50-50 et HGL50-51. Ces spécimens seront donc ici rapportés non pas à *Microhyrax lavocati* mais à ?*Microhyrax*. Les scans ont été effectués au MRI sur Skyscan 1076 avec une résolution de 18,8µm.

3.5.1. Face ventrale du pétreux (Fig. 6A). La pars cochlearis de ?*Microhyrax* est globuleuse, et non pas conique. Le promontoire forme un renflement circulaire (Fig. 6A). Entre le promontoire et la fenestra cochleae, un renflement en forme de haricot semblable à celui visible chez Procaviidae actuels est présent (Fig. 6A). La fenêtre cochléaire est orientée postéromedialement. Le sulcus facial est profond. Il est délimité ventralement par une très haute crista parotica et se termine caudalement par un foramen stylomastoideum primitivum situé dans l'os pétreux (Fig. 6A). Il est fermé ventralement par le processus tympanique caudal et le processus tympanohyal qui sont fusionnés, comme chez *Procavia* (Cifelli, 1982). La fossa tensor tympani n'est pas longue et superficielle, mais piriforme et très profonde,

comme chez les Procaviidae (Fig. 6A). Elle est en partie recouverte par le tegmen tympani. En vue ventrale, la pars mastoidea est très réduite et concave, car l'os très fin laisse apparaître les conduits osseux des trois canaux semicirculaires qui y délimitent un bassin (Fig. 6A). Au contraire, chez *Seggeurius* et CBI-1-588 décrits plus haut, l'apophyse mastoïde est plate ou convexe (Figs. 1A, 5A).

3.5.2. Face dorsale du pétreux (Fig. 6B). Sur la face dorsale, la fossa subarcuata est plutôt circulaire et percée par de nombreux petits foramens menant aux cellules mastoïdes, comme le canal pétromastoïdien de *Seggeurius* (Chapitre 3.B) et CBI-1-588.

3.5.3. Labyrinthe osseux (Fig. 6C, D, E). Le labyrinthe osseux est semblable à celui des Procaviidae. La cochlée osseuse est haute et conique. La spirale s'enroule sur plus de trois tours (Fig. 6C, tableau 1), comme chez les Procaviidae, et son tour de base est légèrement séparé des autres. Les canaux semicirculaires forment des angles droits (Tableau 1). Le canal latéral est bien individualisé de l'ampoule postérieure et traverse le plan du canal postérieur sur HGL50-51 comme chez les Procaviidae (P.e.l.>0, Fig. 7). Le bras ampullaire du canal postérieur est quant à lui fortement projeté ventralement sur les deux spécimens (V.e.p.>0,5, tableau 1). Enfin, le canal osseux pour l'aquaeductus vestibuli ne longe pas la crus commune sur tout son long comme elle le fait chez les autres hyracoïdes paléogènes, mais est déjeté postérieurement à mi-hauteur de celle-ci (Fig. 3). Ainsi, le sac vestibulaire se situe au milieu de l'espace défini par le canal postérieur chez *Microhyrax*, alors qu'il est situé en face de la crus commune chez les autres hyracoïdes fossiles où il a pu être observé (Fig. 3).

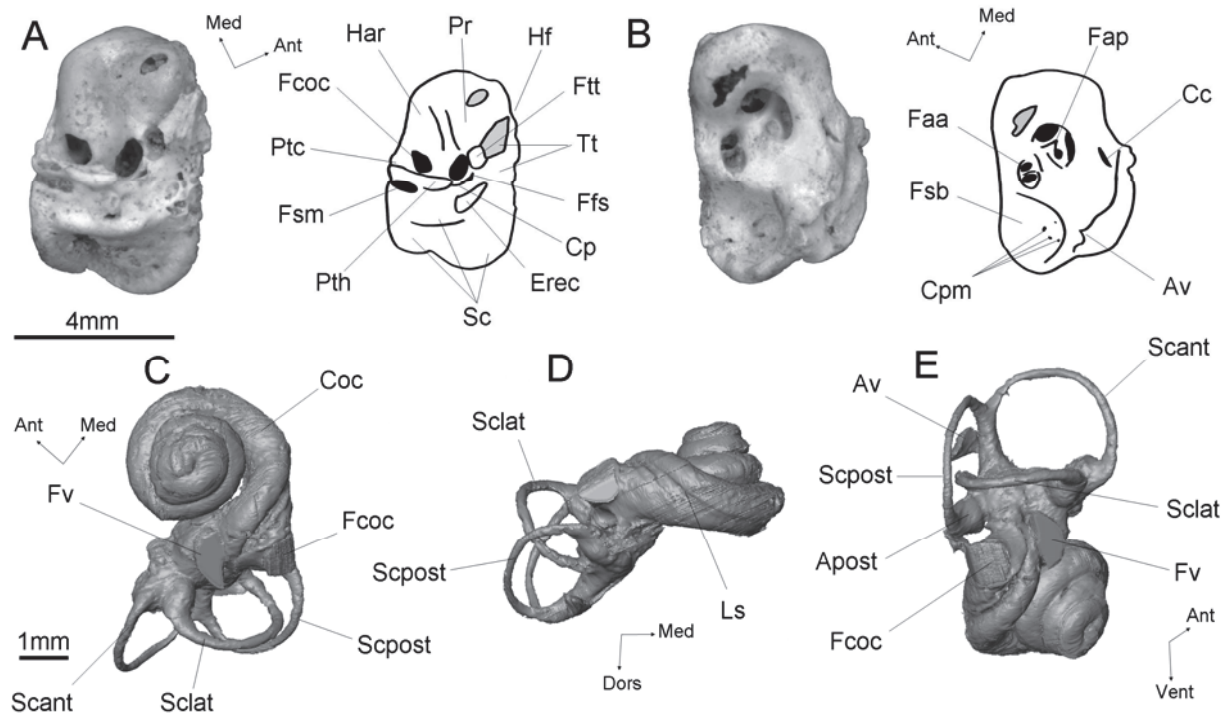


Figure 6. Le pétreux de ?*Microhyrax* HGL50-51 (A: face ventrale ; B: face dorsale) et son labyrinthe osseux reconstitué in silico (C: vue ventrale ; D: vue postérieure, cochlée de profil ; E: vue latérale). Ant : direction antérieure ; Apost: ampoule postérieure ; Av: aquaeductus vestibuli ; Cc: canaliculus cochleae ; Coc: canal cochléaire ; Cp: crista parotica ; Cpm: canal pétromastoidien ; Dors : direction dorsale ; Erec: recessus epitympanicus ; Faa: foramen acoustique antérieur ; Fap: foramen acoustique postérieur ; Fcoc: fenestra cochleae ; Ffs: foramen facial secondaire ; Fsb: fossa subarcuata ; Fsm: foramen stylomastoideum primitivum ; Ftt: fossa tensor tympani ; Fv: fenestra vestibuli ; Har: renflement postérieur de la pars cochlearis, en forme de haricot ; Hf: hiatus Fallopii ; Ls: lamina secundaria ; Med : direction médiale ; Pr: promontoire ; Ptc: processus tympanique caudal ; Pth: processus tympanohyal ; Sc: conduits osseux des canaux semicirculaires ; Scant: canal semicirculaire antérieur ; Sclat: canal semicirculaire latéral ; Scpost: canal semicirculaire postérieur ; Tt: tegmen tympani ; Vent : direction ventrale.

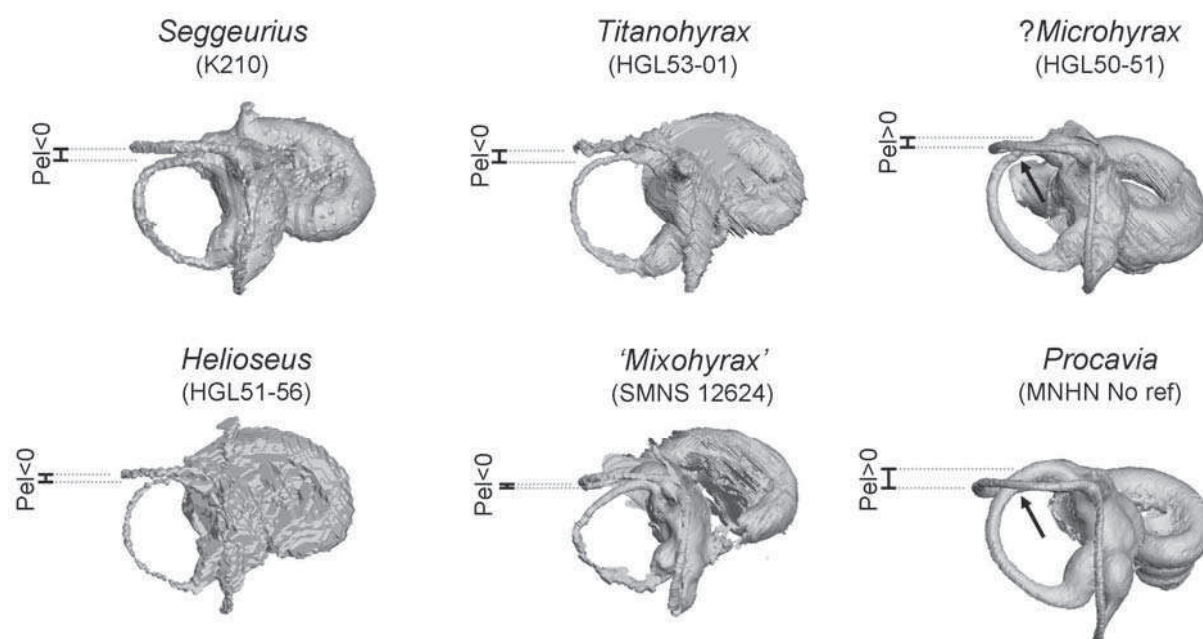


Figure 7. Reconstructions digitales du labyrinthe osseux de quelques hyracoides en vue dorsale montrant différents degrés d'expansion postérieure du canal latéral (P.e.l.). Echelle non-respectée.

3.6. 'Mixohyrax niloticus' (Fig. 8). Bien que non argumentée, la validité de cette espèce a été récemment évoquée par Barrow et al. (2012). De fait, dans l'attente d'une révision de cette espèce et d'une éventuelle mise en synonymie avec *Megalohyrax eoacenus* (voir Rasmussen et Gutierrez, 2010), nous suivons l'avis de Barrow et al. (2012). Le spécimen SMNS 12624 a été décrit par Schlosser (1911). Il provient de la formation Jebel Qatrani (Fayum, Oligocene inférieur). Le scan a été effectué au CT-Messtechnik, Intercontec Produkt GmbH (Niederwinkling, Germany) sur Werth Tomoscope HV 500 avec une résolution de 135,4 μ m. Les pétreux sont en très mauvais état et n'ont permis qu'une reconstitution partielle de leur morphologie.

3.5.2. Pétreux (Fig. 8A, B). Le pétreux est d'aspect massif, plus encore que chez *Titanohyrax*. La pars cochlearis est globuleuse et porte une épaisse aile épitympanique (Fig. 8A). Les conduits des canaux semicirculaires sont légèrement apparents sur la pars mastoidea

(Fig. 8A). Sur la face dorsale, le méat auditif interne est relativement profond et la fossa subarcuata est complètement absente, remplacé par un renflement osseux (Fig. 8B).

3.6.2. Labyrinthe osseux (Fig. 8C, D, E). L'oreille interne osseuse n'a pu être reconstituée que de façon partielle. La spirale cochléaire est haute et conique, et devait s'enrouler sur plus de deux tours et demi (Fig. 8C, tableau 1). Le canal latéral est bien individualisé de l'ampoule postérieure (Fig. 8E) mais ne traverse pas le plan du canal postérieur (Pel<0, tableau 1, Fig. 7). Le bras ampullaire du canal postérieur est fortement projeté ventralement (V.e.p.>0,5, tableau 1). La crus commune est particulièrement courte et épaisse, évoquant la morphologie observable chez l'hippopotame amphibie (Hyrtl, 1845) ou l'éléphant d'Asie (Fig. 3). Le sac vestibulaire n'est pas déjeté postérieurement (Fig. 3).

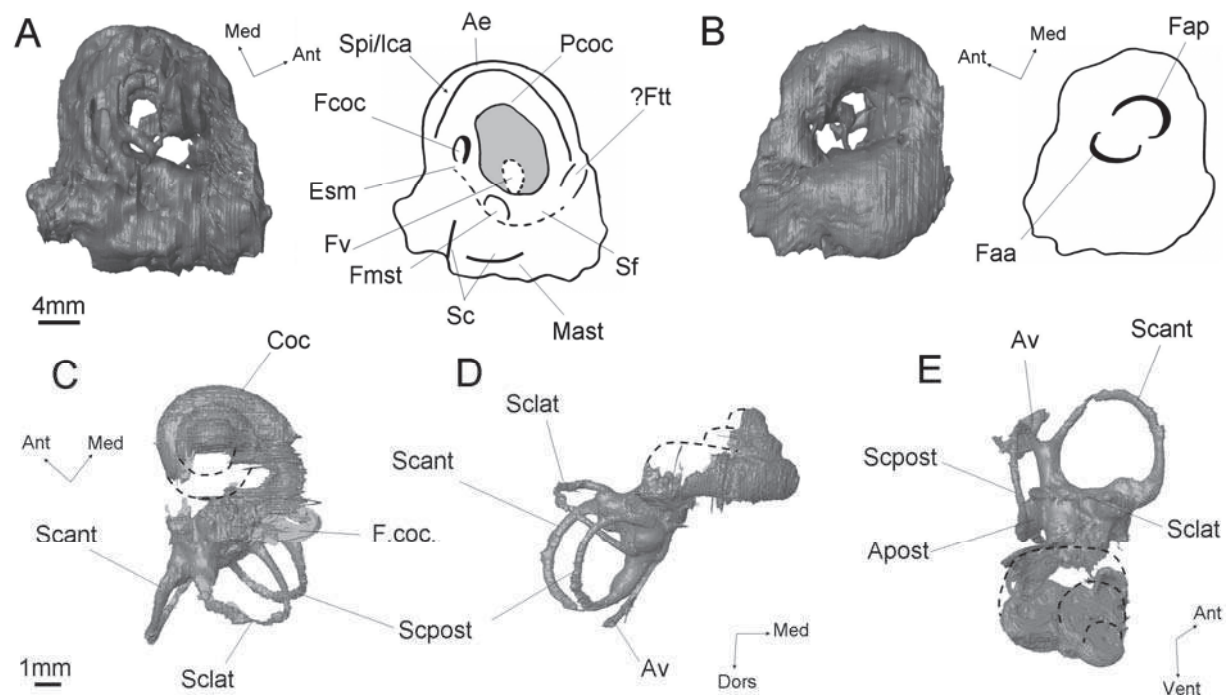


Figure 8. Reconstitutions digitales du pétreux de *Mixohyrax niloticus* SMNS 12624 (pétreux droit, images en miroir afin de faciliter les comparaisons, A: face ventrale ; B: face dorsale) et de son labyrinthe osseux (C: vue ventrale ; D: vue postérieure, cochlée de profil ; E: vue latérale ; parties manquantes reconstituées en pointillés). Ae: aile épitympanique ; Ant : direction antérieure ; Apost: ampoule postérieure ; Av: aquaeductus vestibuli ; Coc: canal cochléaire ; Dors : direction dorsale ;

Faa: foramen acoustique antérieur ; Fap: foramen acoustique postérieur ; Fcoc: fenestra cochleae ; Fmst: fosse du muscle stapédien ; Ftt: fossa tensor tympani ; Fv: fenestra vestibuli ; Mast: apophyse mastoïde ; Med : direction médiale ; Pcoc: pars cochlearis ; Sc: conduits osseux des canaux semicirculaires ; Scant: canal semicirculaire antérieur ; Sclat: canal semicirculaire latéral ; Scpost: canal semicirculaire postérieur ; Sf: sulcus facial ; Spi/Ica: sinus pétreux inférieur et/ou sulcus pour l'artère carotide interne ; Vent : direction ventrale.

3.7. Procaviidae (Fig. 9). Des pétreux de trois espèces représentant les trois genres de Procaviidae, i.e. *Procavia capensis* (UMZC H4980K, UMZC H4981F, UM2 N-76, pétreux isolé non référencé (MNHN)), *Dendrohyrax arboreus* (MNHN 1897-1547, UM2 N-347) et *Heterohyrax brucei* (MNHN 1972-428), ont été scannés au MRI sur Skyscan 1076 avec une résolution de 36,7 et 18,8 μ m.

3.7.1. Face ventrale du pétreux (Fig. 9A, C, E). Le pétreux des Procaviidae se caractérise par sa pars cochlearis globuleuse, portant une aile épitympanique qui peut être plus ou moins longue et effilée selon les espèces (Fig. 9A, C, E). Le renflement en forme de haricot est toujours présent sur la pars cochlearis. La fenestra cochleae est orientée ventralement (Fig. 9A, C, E). Elle n'est séparée de la fenestra vestibuli que par une fine crista interfenestralis. Le sulcus facial est profond, caché ventralement derrière la crista parotica très haute, mais le foramen stylomastoïdien peut être percé dans le pétreux (foramen stylomastoideum primitivum, *Procavia*), ou bien ne former qu'une simple encoche sur le pétreux (*Heterohyrax*). *Dendrohyrax* est variable pour ce caractère. La fossa tensor tympani est piriforme (Fig. 9A, C, E). Le tegmen tympani est massif et recouvre en partie la fossa tensor tympani comme chez ?*Microhyrax* (Fig. 9A, C, E). L'apophyse mastoïde, réduite, est concave et les conduits des canaux circulaires sont exposés sur la pars mastoidea (Fig. 9A, C, E).

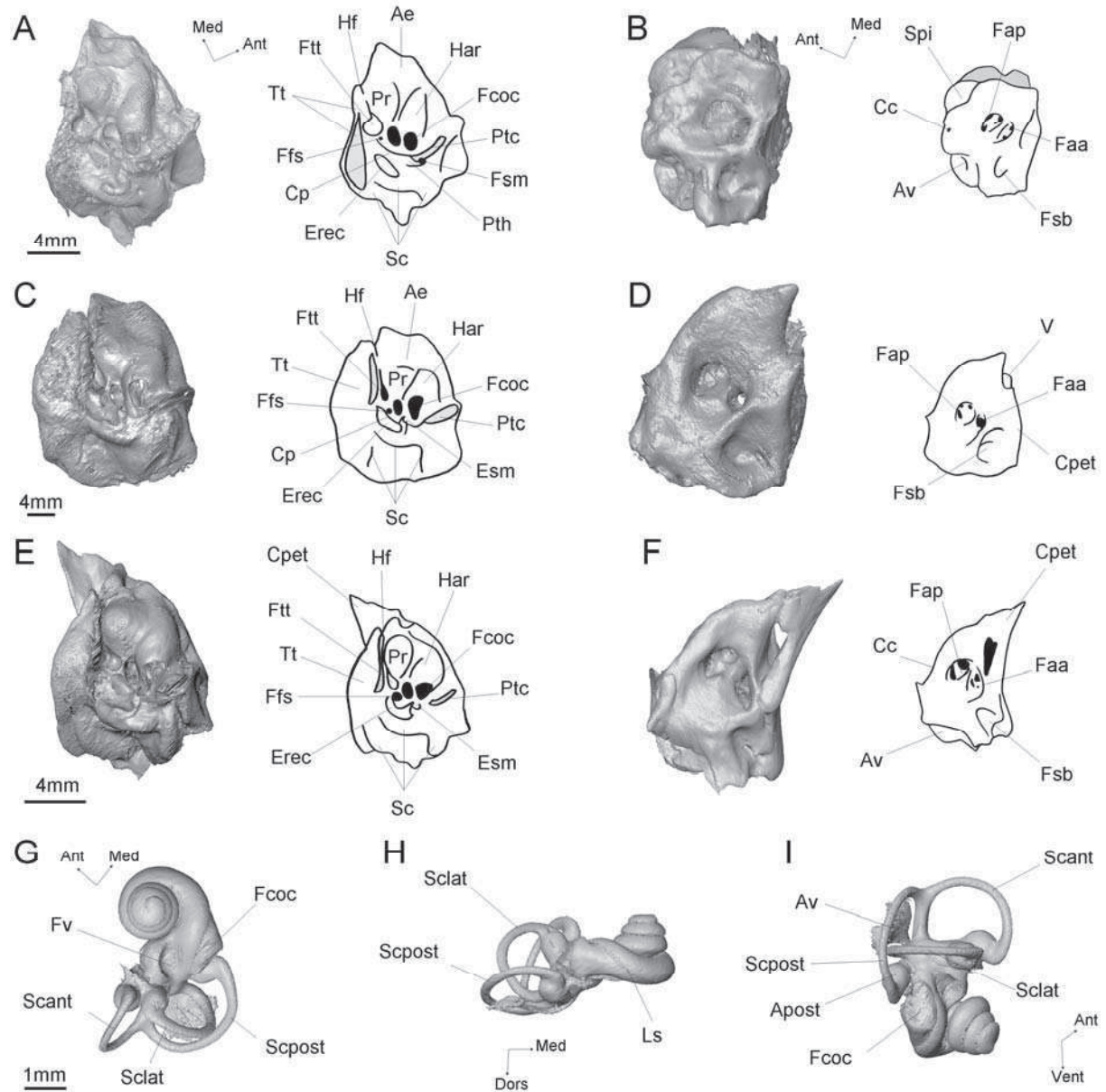


Figure 9. Reconstitutions digitales du pétreux de *Procavia capensis* UM2 N-76 (A: face ventrale ; B: face dorsale) et de son labyrinthe osseux (G: vue ventrale ; H: vue postérieure, cochlée de profil ; I: vue latérale), du pétreux de *Heterohyrax brucei* MNHN 1972-428 (C: face ventrale ; D: face dorsale) et de *Dendrohyrax arboreus* UM2 N-347 (E: face ventrale ; F: face dorsale). Pétreux droits, images en miroir afin de faciliter les comparaisons. V: canal ou encoche pour le nerf trijumeau ; Ae: aile épitympanique ; Ant : direction antérieure ; Apost: ampoule postérieure ; Av: aquaeductus vestibuli ; Cc: canaliculus cochleae ; Coc: canal cochléaire ; Cpet: crista petrosa ; Cp: crista parotica ; Dors : direction dorsale ; Erec: recessus epitympanicus ; Esm: encoche stylomastoïdienne ; Faa: foramen acoustique antérieur ; Fap: foramen acoustique postérieur ; Fcoc: fenestra cochleae ; Ffs: foramen

facial secondaire ; Fsb: fossa subarcuata ; Fsm: foramen stylomastoideum primitivum ; Ftt: fossa tensor tympani ; Fv: fenestra vestibuli ; Har: renflement postérieur de la pars cochlearis, en forme de haricot ; Hf: hiatus Fallopii ; Ls: lamina secundaria ; Med : direction médiale ; Pr: promontoire ; Ptc: processus tympanique caudal ; Pth: processus tympanohyal ; Sc: conduits osseux des canaux semicirculaires ; Scant: canal semicirculaire antérieur ; Sclat: canal semicirculaire latéral ; Scpost: canal semicirculaire postérieur ; Spi: sinus pétreux inférieur ; Tt: tegmen tympani ; Vent : direction ventrale.

3.7.2. Face dorsale du pétreux (Fig. 9B, D, F). Sur la face dorsale, la fossa subarcuata est peu profonde et dépourvue de canal pétromastoïdien (sauf sur le spécimen UMZC H4981F de l'espèce *Procavia capensis*). Chez Les Procaviidae, les faces cérébelleuse et cérébrale du pétreux sont séparées par une très haute crista petrosa (Fig. 9B, D, F). Chez *Dendrohyrax*, cette crête est si haute que le nerf trijumeau la traverse par le canal trijumeau (Fig. 9F), comme c'est le cas chez *Rhynchocyon* (Benoit et al., 2013b ; Chapitre 2.C). Sur notre spécimen de *Heterohyrax*, il n'y a pas de canal trijumeau, mais le passage du nerf trijumeau est marqué par une encoche profonde (Fig. 9D). *Procavia* montrent tous les différents degrés de développement de cette crête, depuis très basse (Fig. 9B) jusqu'à une crête similaire à celle de *Dendrohyrax*, percée par le canal trijumeau.

3.7.3. Labyrinthe osseux (Fig. 9G, H, I). La spirale du canal cochléaire s'enroule sur plus de trois tours (Fig. 9G, tableau 1). Son tour de base est légèrement séparé des autres. Les canaux semicirculaires forment des angles droits. Le canal latéral est bien individualisé de l'ampoule postérieure (Fig. 9I) et son bras postérieur traverse le plan du canal postérieur comme chez HGL50-51 (Fig. 7). Le bras ampullaire du canal postérieur est quant à lui toujours fortement projeté ventralement (V.e.p.>0,5, tableau 1). Enfin, comme chez *Microhyrax*, le sac vestibulaire est déjeté postérieurement par rapport à l'axe de la crus commune (Fig. 3).

4. Résultats de l'analyse cladistique et discussion

L'analyse cladistique de la matrice de caractère fournie en annexe 3.3 a donné pour résultat un seul arbre de 27 pas (indice de consistance (CI) : 0,78 ; indice d'homoplasie (HI) : 0,22 ; indice de rétention (RI) : 0,89 ; indice de rétention rééchelonné (RC) : 0,69) (Fig. 10).

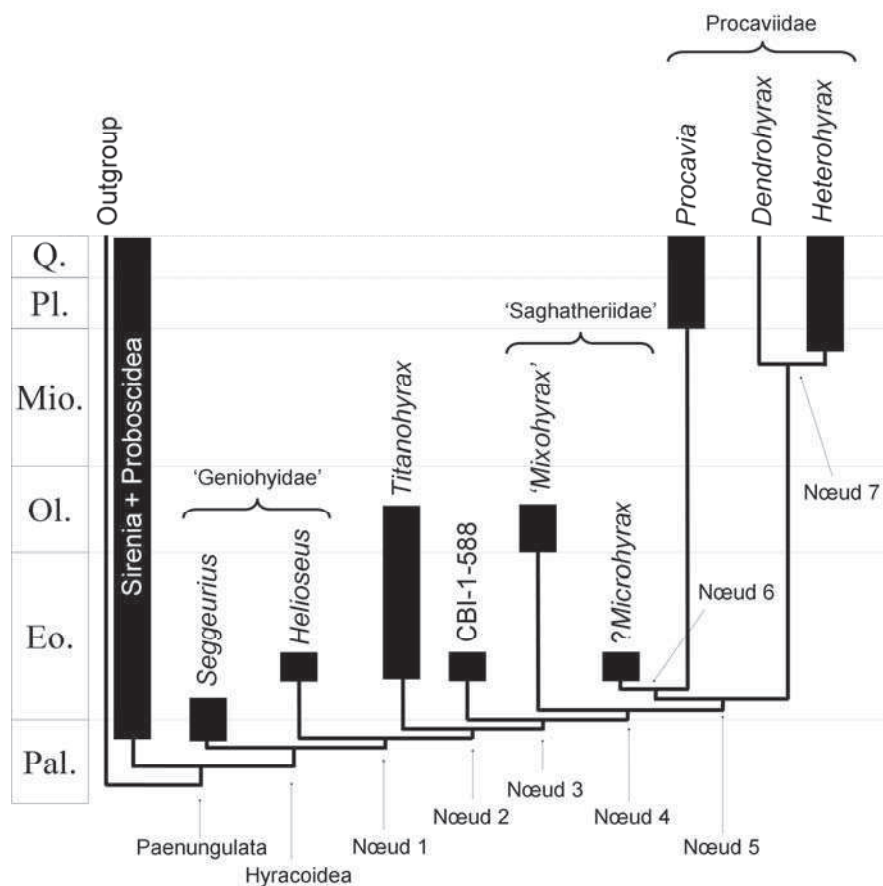


Figure 10. Résultat de l'analyse cladistique et position stratigraphique des taxons analysés. Liste des synapomorphies: Paenungulata (Bremer = 2): 9(1)NH, 12(1)NH ; Hyracoidea (Bremer = 1): 16(0)NH ; Proboscidea + Sirenia (Bremer = 1): 4(0)H ; Nœud 1 (Bremer = 1): 17(1)NH ; Nœud 2 (Bremer = 1): 2(1)NH ; Nœud 3 (Bremer = 3): 1(1)H, 14(1)NH, 19(1)NH ; Nœud 4 (Bremer = 2): 13(1)H, 18(1)NH ; Nœud 5 (Bremer = 3): 6(1)NH, 14(2)NH, 20(1)NH ; Nœud 6 (Bremer = 1): 7(1)NH ; Nœud 7 (Bremer = 1): 11(1)NH.

Le clade des Paenungulata est relativement robuste (Bremer = 2). Il est soutenu par la réduction de la fossa subarcuata (9(1)NH) et de la pars mastoidea (12(1)NH). Les Hyracoidea apparaissent monophylétiques. Ce clade est soutenu par la perte de la crus commune secondaire (16(0)NH). En effet, aucun hyracoïde de l'Eocène, y compris *Seggeurius* (Chapitre 3.B), ne possède de crus commune secondaire -i.e. une fusion entre le bras postérieur du canal latéral et le bras ampullaire du canal postérieur- alors que ce caractère est présent chez les afrothères contemporains suivants : *Chambius*, *Numidotherium* et le sirénien de Chambi (Benoit et al., 2013a, c ; Chapitres 1 et 4). Si la présence de la crus commune secondaire est un caractère plésiomorphe pour les hyracoïdes comme le suggère notre analyse, alors cette structure fut rapidement perdue chez ces derniers au début du Paléogène. Les deux canaux (latéral et postérieur) restent tout de même très proches l'un de l'autre chez *Seggeurius*, puisque chez ce dernier le canal latéral conserve un point d'entrée dans le vestibule passant par l'ampoule postérieure (Fig. 11). Ce caractère (caractère 17) n'est perdu qu'au nœud 1, chez l'ancêtre commun d'*Helioseus* et des autres hyracoïdes, chez lequel le canal latéral entre directement dans le vestibule, dorsalement à l'ampoule postérieure (17(1)NH). *Helioseus* n'en reste pas moins très basal dans cette analyse, ce qui va dans le sens des premières conclusions tirées à partir de l'observations des caractères crânio-mandibulaires et dentaires (Tabuce et al., 2010).

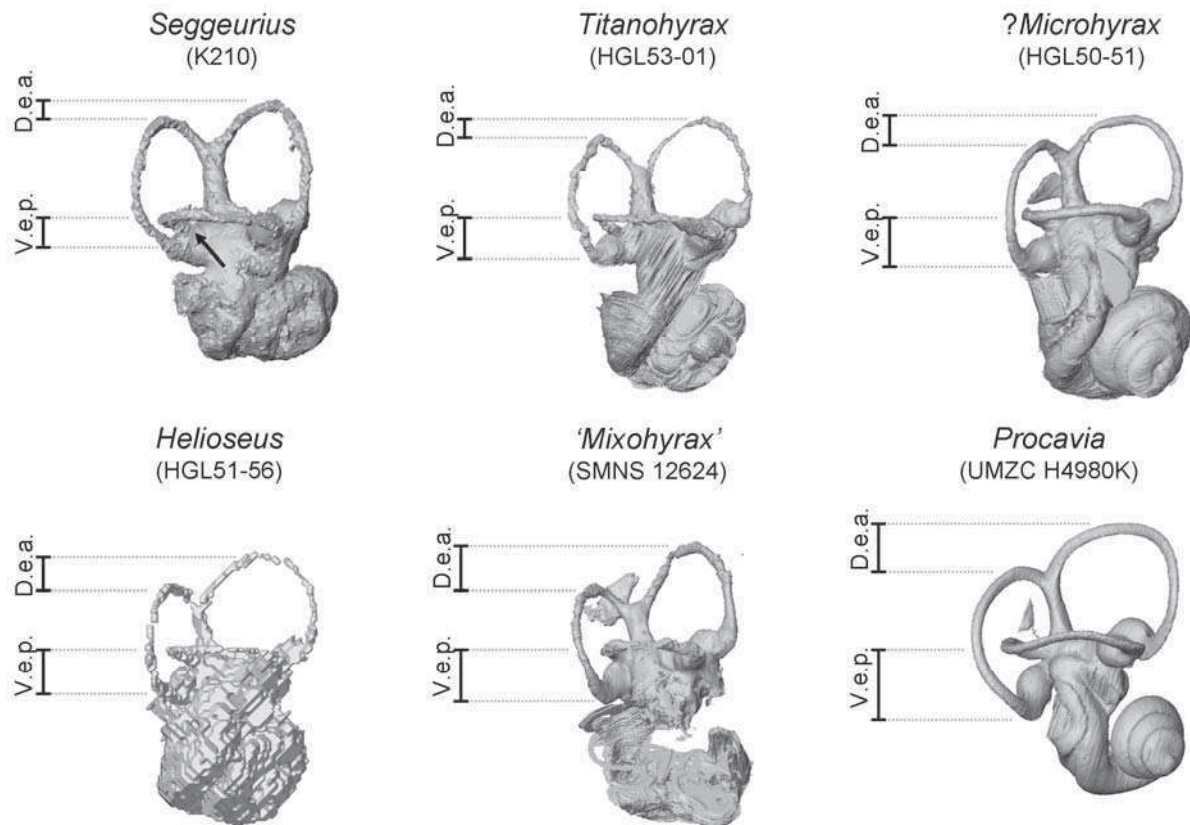


Figure 11. Reconstitutions digitales du labyrinthe osseux de quelques hyracoïdes montrant les variations interspécifiques de l'expansion dorsale du canal antérieur (D.e.a.) et de l'expansion ventrale du canal postérieur (V.e.p.). La flèche sur l'oreille interne de *Seggeurius* indique le point d'entrée du canal latéral dans l'ampoule postérieure. Echelle non-respectée.

La morphologie de la région auditive d'*Helioseus* et *Seggeurius* se distingue nettement de celle des autres hyracoïdes par la présence d'un sulcus stapédien sur le tegmen tympani (caractère 4). Sur les deux crânes complets d'*Helioseus* (HGL51-56 et HGL51-67) le prolongement de ce sulcus sur le squamosal peut être observé bilatéralement, exactement dans la même position que chez *Seggeurius* (Chapitre 3.B). Il ne s'agit donc pas d'un artefact de fossilisation. Ce sulcus témoigne de la présence, chez les tout premiers hyracoïdes, d'une artère stapédienne. Le *Procavia* actuel ne possède pas d'artère stapédienne à l'état adulte, mais elle est en revanche présente au cours des tout premiers stades de son développement

(Lindhal et Lundberg 1946 ; Fischer, 1989a). Cette observation appuie l'identification de ce sulcus comme étant l'impression laissée par l'artère stapédienne sur le pétéreux. Ainsi, il semble que cette artère ait été présente au moins chez les tous premiers hyracoïdes, puis qu'elle ait disparu au cours de leur évolution (Chapitre 3.B), de façon similaire à ce qui s'est produit chez les cétartiodactyles (Dechaseaux, 1974a ; Coombs et Coombs, 1982). C'est en tout cas le scénario évolutif suggéré par cette analyse. En 'Accelerated Transformation' (Acctran), le sulcus stapédien (caractère 4) disparaît au nœud 2, tandis qu'en 'Delayed Transformation' (Deltran), il disparaît au nœud unissant les Procaviidae (nœud 5). La raison de cette incertitude est le mauvais état de conservation de la face ventrale des pétéreux de *Titanohyrax*, '*Mixohyrax*' et de CBI-1-588.

Le renflement en forme de haricot sur la pars cochlearis n'apparaît qu'au nœud 2 (2(1)NH). Ce caractère est en effet absent chez *Helioseus* et *Seggeurius*. Il a été montré qu'un tel renflement était aussi présent chez les Notoungulata (Billet et Muizon, 2013), ce qui est intéressant, puisque ces derniers ont été récemment rapprochés des Afrotheria et même des Paenungulata sur la base de caractères dentaires et postcrâniens (Agnolin et Chimento, 2012 ; O'Leary et al., 2013). Toutefois, comme il vient de l'être rappelé, nos observations démontrent que ce 'renflement en forme de haricot' était absent chez les premiers hyracoïdes. Il s'agit donc là d'une convergence entre Notoungulata et Hyracoidea (Chapitre 3.B). De même, il semble qu'un tel renflement de la pars cochlearis soit aussi présent de façon convergente chez certains Suoidea (Orliac, 2012).

Le nœud 3 est l'un des mieux soutenu de cette analyse (Bremer = 3) (Fig. 10). Il réunit les Procaviidae, '*Mixohyrax*', CBI-1-588 et ?*Microhyrax*. Trois caractères non-ambigus soutiennent ce clade : la pars cochlearis prend une forme globulaire (1(1)H, CI=0,5), la spirale cochléaire s'enroule sur plus de deux tours (14(1)NH) et le canal postérieur s'étend ventralement par rapport au plan du canal latéral (19(1)NH) (Fig. 11). En Acctran s'ajoutent

deux autres caractères, la fossa tensor tympani passe d'une morphologie allongée et peu profonde à une morphologie plus piriforme et profonde (5(1), NH) et la spirale cochléaire prend une forme conique (15(1)H, CI=0,5). C'est donc vraisemblablement à ce nœud qu'apparaissent les principales caractéristiques de la forme de la cochlée des hyracoïdes modernes : haute, conique et très enroulée.

Dans le canal cochléaire, la membrane basilaire est généralement plus étroite à la base de la cochlée qu'à son apex, et la cochlée est donc plus sensible aux basses fréquences en son sommet qu'à sa base (West, 1985 ; Ketten, 1992a). Ainsi, il est attendu que les mammifères ayant une cochlée plus haute et présentant un plus grand nombre de tours aient un spectre d'audition décalé vers les basses fréquences (West, 1985 ; Ketten, 1992a). En suivant ce modèle, les Procaviidae et les 'Sagatheriidae' auraient donc évolué vers une meilleure audition des basses fréquences. Bien que peu de choses soient connues des capacités auditives des hyracoïdes modernes (aucun audiogramme n'a jamais été publié), il a été montré que *Procavia capensis* est capable de produire de puissants cris dont la fréquence est comprise entre 0,23 et 20kHz (Koren et Gerren, 2009 ; Ilany et al., 2011). Ces sons complexes, appelés 'chants', sont utilisés pour la communication, la défense du territoire et la parade nuptiale (Koren et Gerren, 2009 ; Ilany et al., 2011). Les procaviidés doivent donc certainement être capables de percevoir ces chants, ce qui suggère que leur limite d'audition des hautes fréquences est d'au moins 20kHz. Cette valeur est très inférieure à la limite moyenne d'audition des hautes fréquences chez les mammifères actuels (55kHz). Elle est toutefois comparable à celle de l'Homme (20kHz), lequel est considéré comme un spécialiste de l'audition des basses fréquences (Heffner et Heffner, 1982). En revanche, la valeur de la limite d'audition des basses fréquences des hyracoïdes actuels, telle que supposée par la simple extrapolation des sons qu'ils produisent (230Hz), serait dans la moyenne de ce que l'on connaît chez les mammifères actuels (d'après Manoussaki et al, 2008). Cette valeur est

corroborée par l'estimation de la limite d'audition des basses fréquences, calculée pour les Procaviidae (280,6Hz en moyenne, Tableau 1) à partir de l'équation de Manoussaki et al (2008).

L'évolution de la limite d'audition des basses fréquences reconstituée à partir de l'oreille interne des taxons paléogènes à l'aide de l'équation de Manoussaki et al (2008) montre que cette limite est en moyenne plus basse chez les taxons du clade 3 (386Hz en moyenne) que chez *Titanohyrax*, *Helioseus* et *Seggeurius* (879Hz en moyenne). Ce résultat appuie nos prédictions faites plus haut d'après l'observation de la forme générale de la spirale cochléaire, c'est-à-dire qu'un décalage du spectre d'audition vers les basses fréquences à certainement eu lieu au nœud 3. Peut-être ce changement reflète-t-il l'apparition du 'chant' des hyracoïdes modernes.

En partant de l'hypothèse qu'un décalage du spectre d'audition vers les basses fréquence a bien eu lieu, celui-ci ne semble pas directement corrélable avec la présence d'une chambre ou fosse mandibulaire (laquelle est caractéristique de nombreux hyracoïdes du Paléogène, DeBlieux et al., 2006). En effet, ni les Procaviidae actuels ni *Microhyrax lavocati* (Tabuce, Comm. Pers.) ne possèdent de chambre mandibulaire, alors que leurs limites d'audition des basses fréquences sont les plus basses estimées (Tableau 1). Les données présentées ici ne supportent donc pas l'hypothèse selon laquelle cette chambre ait pu être le siège d'une structure ayant une fonction acoustique spécifique, telle qu'un diverticule du larynx servant d'amplificateur vocal par exemple (DeBlieux et al., 2006). Cette possibilité aurait pu être mieux étayée si toutefois la limite d'audition des basses fréquences avait pu être calculée chez '*Mixohyrax*', le seul hyracoïde de notre échantillonnage dont la mandibule porte une chambre mandibulaire (Schlosser, 1911).

Le clade 4 rassemble les 'Saghatheriidae' ('*Mixohyrax*' et ?*Microhyrax*) et les trois genres de Procaviidae actuels (Fig. 10). Le nœud 4 est aussi robuste que le précédent (Bremer

= 3). Il est soutenu par deux caractères non-ambigus : la forme concave de l'apophyse mastoïde qui laisse apparaître un bassin délimité par les conduits des canaux semicirculaires (13(1)H, CI=0,5) et la forte expansion postérieure du canal latéral dont le bras postérieur traverse le plan du canal postérieur (18(1)NH) (Fig. 7). A ce nœud, le vestibule et les canaux semicirculaires acquièrent donc les principales caractéristiques morphologiques qui peuvent être observées chez les Procaviidae actuels (V.e.p. > 0,5 (caractère 18(1)) et P.e.l. > 0 (caractère 19(1), Figs. 7, 11). Toutefois, la signification de ces caractères du point de vue morpho-fonctionnel (si il y en a une), notamment en termes de locomotion, demeurent d'autant plus difficile à établir que ce nœud rassemble aussi bien des taxons de grande taille ('*Mixohyrax*') que de petite taille (*Microhyrax*), qui devaient donc se déplacer de façons très différentes.

Finalement, comme cela avait déjà été soutenu par une analyse de géométrie-morphométrique 3D basée sur la forme de l'oreille interne (Annexe 3.2), ?*Microhyrax* de l'Eocène apparaît plus proche des Procaviidae que ne l'est '*Mixohyrax*' de l'Oligocène. Il y apparaît même inclus parmi les Procaviidae, en tant que groupe frère de *Procavia* (nœud 6) avec qui il partage la présence constante d'un foramen stylomastoïdeum primitivum (7(1)NH). Cette position phylogénétique retrouvée ici pour le pétreux attribué à *Microhyrax* est surprenante. En effet, les phylogénies actuelles font plutôt de *Microhyrax* un hyracoïde très basal, plus ou moins proche de *Seggeurius* (Tabuce et al., 2001b ; Seiffert, 2007 ; Barrow et al., 2010, 2012). Une révision du matériel attribué à cette espèce est actuellement en cours (Tabuce, Comm. Pers.). Une première possibilité serait que *Microhyrax* soit en fait plus dérivé que la morphologie dentaire du matériel connu (ou identifié comme tel) ne semble l'indiquer ; il est d'ores et déjà avéré que le seul maxillaire rapporté à *Microhyrax* appartient en fait à *Helioseus* (Tabuce et al., 2011). Une autre possibilité est que l'attribution de ce pétreux à *Microhyrax*, essentiellement basée sur la petite taille du spécimen, soit fautive. Dans

ce cas, il appartiendrait à un genre d'hyracoïde de petite taille dont les dents n'ont pas encore été découvertes. Mais compte tenu du bon échantillonnage du site HGL50 en spécimens dentaires d'hyracoïdes de petite taille (*Microhyrax* et *Helioseus* notamment) ($n > 100$), cette possibilité paraît peu probable (Tabuce, Comm. Pers).

5. Remarques conclusives sur l'origine des Procaviidae

Le nœud correspondant à l'ancêtre commun des Procaviidae (nœud 5) est l'un des plus robuste de cette analyse (Bremer = 3). Le clade correspondant branche ensemble les Procaviidae et ?*Microhyrax* qui partagent les synapomorphies suivantes : orientation ventrale de la fenestra cochleae (6(1)NH), enroulement de la spirale cochléaire sur trois tours ou plus (14(2)NH) et déflexion postérieur du sac vestibulaire (20(1)NH, fig. 3). Par conséquent, cette analyse supporte l'inclusion de l'espèce représentée par les pétreaux HGL50-50 et HGL50-51 (quelque soit son attribution générique et spécifique) parmi les Procaviidae. Notre analyse, basée sur des caractères du pétreaux et de l'oreille interne uniquement, suggère qu'il devait exister déjà au cours de l'Eocène inférieur des hyracoïdes dont la morphologie du pétreaux et celle de l'oreille interne étaient très proches de celles des Procaviidae vivants. HGL50-50 et HGL50-51 sont en tout cas bien plus proches morphologiquement des Procaviidae que ne le sont les pétreaux du Saghatheriidae '*Mixohyrax*' ou du Titanohyracidae *Titanohyrax* inclus dans cette analyse. Par conséquent, HGL50-50 et HGL50-51 pourrait bien appartenir à un hyracoïde phylogénétiquement proche des procavidés actuels. Tabuce et al. (2001b) avaient déjà proposé que les grandes familles d'hyracoïdes connues dans le Fayum ('Geniohyidae', 'Saghatheriidae' et Titanohyracidae) aient pu diverger dès l'Eocène inférieur voire plus tôt, ce que supporte notre analyse (Fig. 10). Néanmoins jamais aucun élément supportant une origine aussi précoce des Procaviidae n'avait été découvert à ce jour. Pour mieux tester la validité de cette hypothèse, il importerait d'accroître nos connaissances sur le basicrâne et le

pétreux des hyracoïdes fossiles afin de pouvoir confronter, dans une nouvelle analyse cladistique, les caractères utilisés ici (caractère du pétreux et de l'oreille interne) aux caractères dentaires, crâniens et postcrâniens. Cela permettrait de comparer les espèces étudiées ici aux autres espèces fossiles d'hyracoïdes sur la base d'un échantillonnage de caractères et de taxons plus exhaustif, comprenant notamment plus de représentants des différentes familles du Paléogène, ainsi que des espèces généralement considérées comme étant à l'origine des Procaviidae, tels que les Pliohyracidae ou encore *Thyrohyrax domorictus* (Barrow et al., 2012).

Chapitre 4

Tethytheria

A. Résumé

La question de l'origine biogéographique des Sirenia constitue l'un des paradoxes biogéographiques majeurs de la paléomammalogie. D'un côté, la famille la plus ancienne et la plus basale connue de siréniens, les 'Prorastomidae' (un groupe paraphylétique d'après Sagne, 2001), n'a longtemps été documentée qu'en Jamaïque (Savage et al., 1994; Domning, 2001). Le registre fossile suggère donc une origine sur le Nouveau Monde. D'un autre côté, les siréniens sont phylogénétiquement proches des proboscidiens et des hyracoides, dont l'origine africaine est avérée (Tabuce et al., 2008). Le critère de comparaison extra-groupe semble donc plutôt indiquer une origine dans l'Ancien Monde, et plus particulièrement en Afrique (Domning et al., 2010). La découverte récente d'une vertèbre de 'Prorastomidae' dans l'Eocène moyen du Sénégal est venu renforcer cette dernière hypothèse (Hautier et al., 2012). Toutefois, l'âge tardif et la morphologie relativement dérivée de cette vertèbre par rapport au 'Prorastomidae' Jamaïcain ne permettent pas d'être plus affirmatif quand à l'origine biogéographique des Sirenia.

Le gisement de Chambi, daté de la fin de l'Eocène inférieur- début de l'Eocène moyen, est quasi contemporain voir un peu plus ancien que ceux de Jamaïque ayant livré les principaux restes de 'Prorastomidae' (Hartenberger et al., 1997; 2001; Adaci et al., 2007; Savage et al., 1994; Domning, 2001). La découverte d'un pétéreux de sirénien dans ce gisement (Benoit et al., 2013c; Chapitre 4.B) a donc permis d'apporter d'importants éléments de discussion quand à l'origine, l'évolution et la diversification des siréniens.

La morphologie du pétéreux et du labyrinthe osseux du sirénien de Chambi, de *Prorastomus* (le plus ancien et le plus basal des 'Prorastomidae', d'après Sagne, 2001) et des siréniens actuels a été analysée et comparée par microtomographie à rayon-X (CT-scan) (Benoit et al., 2013c; Chapitre 4.B). Ces analyses ont montré que le sirénien de Chambi possède certains traits primitifs que ne possèdent pas *Prorastomus* et les autres siréniens: i)

alors que l'apophyse mastoïde du pétreux est secondairement développée et quadrangulaire chez les siréniens actuels ainsi que chez *Prorastomus* (Novacek et Wyss, 1987), le sirénien de Chambi possède une apophyse mastoïde plutôt réduite rappelant celle des proboscidiens et des hyracoïdes; ii) l'apophyse mastoïde du sirénien de Chambi possède encore quelques zones d'os pneumatisé, alors qu'elle est complètement ostéosclérosée chez *Prorastomus* et les autres siréniens; iii) le sirénien de Chambi possède aussi un relicat de hiatus Fallopii pour le nerf grand pétreux, alors qu'un tel foramen est absent chez les siréniens actuels et *Prorastomus*; iv) enfin, le labyrinthe osseux du sirénien de Chambi montre une rétention de la fusion partielle entre le canal latéral et le canal postérieur nommée crus commune secondaire, comme il en existe chez d'autres afrothères du Paléogène (i.e. *Chambius* et *Numidothorium*) ainsi que chez de nombreux autres mammifères placentaires contemporains et plus anciens (voir Chapitres 1, 2 et 4). Ces caractères plésiomorphiques, dont la polarité a été testée et avérée par une analyse cladistique (Annexe 4.1), montrent que le sirénien de Chambi -bien qu'il soit quasi contemporain des 'Prorastomidae' de Jamaïque- appartient à une nouvelle famille dont la position est encore plus basale dans la phylogénie des Sirenia que ne l'est celle des 'Prorastomidae'. Cette découverte renforce donc l'hypothèse d'une origine africaine des siréniens.

Le pétreux du sirénien de Chambi porte aussi des indices morphologiques montrant que cette espèce devait être adaptée au milieu aquatique. En effet, cet os pétreux et notamment la capsule du canal cochléaire (pars cochlearis), sont constitués d'os dense et épais, comme celui des siréniens modernes. Ce caractère, nommé pachyostéose, permet une meilleure localisation des sons sous l'eau (Fleischer, 1973; Ketten, 1992a, b) et est donc interprété comme témoignant d'un mode de vie au moins semi-aquatique (Court, 1994a). De même, le rayon des canaux semicirculaires et le volume du vestibule osseux du sirénien de

Chambi sont relativement réduits, deux caractéristiques qui seraient liées à une locomotion sub-aquatique régulière (Ekdale, 2009, 2013; Spoor et al., 2002; Spoor et Thewissen, 2008).

Le sirénien de Chambi devait donc être adapté à l'audition et à la locomotion en milieu aquatique, ce qui est d'autant plus intéressant que le pétéreux qui le représente a été découvert dans des dépôts calcaires formés en milieu lacustre (Hartenberger et al., 1997, 2001). Il est par conséquent probable que le sirénien de Chambi ait vécu dans un milieu d'eau douce. Ceci impliquerait que, contrairement à ce qui a été proposé sur la base d'analyses isotopiques (Clementz et al., 2006; Newsome et al., 2010), les siréniens aient pu, à l'instar des cétacés, être d'abord des mammifères amphibies dulcicoles avant de devenir des mammifères strictement marins. Cette hypothèse est soutenue par de nombreuses autres analyses morpho-anatomiques, sédimentaires, isotopiques et moléculaires qui suggèrent que la plupart des Tethytheria et peut-être même les Paenungulata, ont pu être primitivement adaptés à la vie en eau douce (Court, 1993, 1994b; Gaeth et al., 1999; Thewissen et al., 2000; Clementz et al., 2003; Mirceta et al., 2013). Si tel est le cas, alors l'adaptation à la vie en eau salée a du constituer un facteur déterminant de la dispersion explosive des siréniens au cours de l'Eocène.

L'examen par CT-scan et la comparaison des pétéreux et de l'oreille interne du sirénien de Chambi, de *Prorastomus*, de *Numidothorium*, d'*Arsinoitherium* et des formes actuelles de Tethytheria (Chapitre 4) a aussi montré que de nombreux caractères dérivés de la région auditive présents chez les Tethytheria les plus dérivés sont plus certainement apparus par convergence. L'une des convergences les plus emblématiques de la région auditive des Tethytheria est celle de la fusion secondaire du canaliculus cochleae et de la fenestra cochleae en un unique conduit périlymphatique chez les Proboscidea et les Sirenia. Ce caractère fut d'abord considéré comme une particularité des Proboscidea et des Sirenia (Fischer, 1990), puis comme une synapomorphie des Tethytheria, incluant les Embrithopoda, quand ce

caractère fut identifié chez *Arsinoitherium* (Court, 1990). Toutefois, l'étude de la région auditive de tethythères moins dérivés, tels que les proboscidiens basaux *Numidothorium* (Court et Jaeger, 1991) et *Phosphatherium* (Gheerbrant et al., 2005b) ainsi que celle du sirénien basal *Prorastomus* (Savage et al., 1994; Court, 1994a), a montré que ce caractère était absent chez l'ancêtre commun de ce clade. La fusion secondaire du foramen périlymphatique serait donc, en fait, convergente chez les Proboscidea et les Sirenia, et certainement chez les Embrithopoda, et serait peut être due à une adaptation convergente à l'audition des basses fréquences (Court, 1994a). Court (1994a) avait alors suspecté que de nombreux traits de la région auditive des Tethytheria pourraient avoir été ainsi acquis par convergence.

Les nouvelles observations faites ici à l'aide de l'imagerie CT-scan semblent indiquer que c'est le cas au moins chez les Embrithopoda et les Proboscidea. En effet, à l'aide de l'équation de Manoussaki et al. (2008), qui permet de prédire la limite d'audition des basses fréquences chez les espèces éteintes à partir de la morphologie du canal cochléaire, nous avons pu déterminer qu'*Arsinoitherium* avait une limite d'audition des basses fréquences du même ordre de grandeur que celle des proboscidiens actuels, qui sont eux même les mammifères ayant la plus basse limite d'audition des basses fréquence (de l'ordre de 10Hz) (Manoussaki et al., 2008). Au contraire, le proboscidien basal *Numidothorium* devait avoir une limite d'audition des basses fréquences située dans la moyenne de celle des mammifères actuels. Ces éléments suggèrent qu'*Arsinoitherium* et les Proboscidea se sont adaptés indépendamment à l'audition des basses fréquences. Cette hypothèse est renforcée par le fait que la lamina secundaria osseuse soit absente chez *Arsinoitherium* et les Elephantimorpha (Ekdale, 2011; Benoit et al., 2013c, sous presse; Chapitre 4) alors que cette dernière est présente chez *Numidothorium* (Court, 1992a). En effet, l'absence de lamina secundaria osseuse indique que la membrane basilaire de la cochlée était large, ce qui est un indice

morphologique d'une grande sensibilité aux basses fréquences (West, 1985; Ketten, 1992a). *Numidothorium* devait donc avoir une membrane basilaire plus étroite et donc être plus sensible aux hautes fréquences que les proboscidiens actuels (Court, 1992a; Meng et al., 1997) ou *Arsinoitherium*. Enfin, la position du méat auditif externe à l'intérieur du squamosal, rencontrée chez les Elephantimorpha et *Arsinoitherium* (Court, 1992b), pourrait augmenter la surface de transmission des infrasons entre les os du crâne et le méat auditif externe. Une telle condition est absente chez les proboscidiens basal *Phosphatherium* (Gheerbrant et al., 2005b).

Les caractères liés à l'audition des basses fréquences ne sont pas les seuls à avoir évolué de façon convergente chez les tethythères. Il s'agit: i) de la disparition du sulcus pour l'artère transpromontoire (branche distale de l'artère carotide interne), un caractère plésiomorphe de placentaire (Wible, 1986) qui est présent chez le proboscidien basal *Numidothorium*. Toutefois aucun sulcus comparable n'est présent chez les autres tethythères, même basaux, ce qui suggère que ce sulcus pourrait ne pas être homologue au sulcus qui livre passage à la branche transpromontoire de l'artère carotide interne; ii) de la forme arrondie de la fenêtre vestibulaire (stapedial ratio proche de 1,6) chez *Arsinoitherium*, les siréniens et les proboscidiens actuels (Ekdale, 2009). En effet, *Numidothorium*, le sirénien de Chambi, ainsi que de nombreux Elephantimorpha, possède une fenêtre vestibulaire fortement ovale (stapedial ratio dépassant 1,8) (Benoit et al., 2013c, sous presse ; Chapitre 4 ; Ekdale, 2011); iii) de la présence du tegmen process, un process rectangulaire du tegmen tympani identifié par Court (1990) chez *Arsinoitherium*, et qui se révèle être présent aussi chez *Prorastomus* et les proboscidiens (y compris *Numidothorium*), mais pas chez le sirénien de Chambi. D'après les observations faites ici, la présence du tegmen process est le résultat de la séparation entre le tegmen tympani et la pars cochlearis. Cette absence de contact empêche la fermeture ventrale du canalis Fallopii et a pour conséquence la disparition du hiatus Fallopii (remplacé par une encoche de Fallope, si toutefois ces deux structures sont homologues) (voir chapitre

4.C : fig. 6). L'encoche de Fallope est ainsi présente chez *Numidotherium*, *Arsinoitherium* et *Prorastomus*, tandis qu'un véritable hiatus Fallopii est présent chez les formes les plus basales de téthythères que sont *Phosphatherium* (Gheerbrant et al., 2005b) et le sirénien de Chambi (Benoit et al., 2013c; Chapitre 4.B). Il doit être ajouté ici que, chez les Elephantimorpha, un contact entre la pars cochlearis et le tegmen process peut secondairement s'établir et que la présence du hiatus Fallopii y est par conséquent variable (Ekdale, 2011).; et enfin, iv) de la disparition sur le labyrinthe osseux de la crus commune secondaire chez les siréniens et les proboscidiens au moins. En effet, cette structure est présente chez le sirénien de Chambi et *Numidotherium*, mais est absente chez *Prorastomus*, *Arsinoitherium* et les tethythères actuels.

L'existence d'autant de convergences dans la région auditive entre Embrithopoda, Proboscidea et Sirenia ne facilite pas les discussions quand à la position systématique des Embrithopoda. En effet, *Arsinoitherium*, l'embrithopode le mieux connu, possède une morphologie dentaire, crânienne et post-crânienne si dérivée que son codage dans les analyses cladistiques induit à lui seul une grande quantité d'homoplasies et des irrésolutions (Seiffert, 2007; Tabuce et al., 2007). Néanmoins, une nouvelle analyse cladistique basée sur les caractères de la région auditive et de l'oreille interne semble soutenir un lien entre les embrithopodes et les proboscidiens (Chapitre 4.C). Les caractères qui soutiennent ce regroupement sont la réduction du processus paroccipital et la présence d'une ouverture ventrale pour le sinus temporal.

B. Le pétreux de sirénien de l'Eocène de Chambi (Tunisie) et l'origine des Sirenia (Mammalia, Afrotheria)

Ce sous-chapitre correspond à l'article suivant:

Benoit J, Adnet S, El Mabrouk E, Hayet K, Ben Haj Ali M, Marivaux L, Merzeraud G, Merigeaud S, Vianey-Liaud M, Tabuce R (2013c) Cranial remain from Tunisia Provides New Clues for the Origin and Evolution of Sirenia (Mammalia, Afrotheria) in Africa. *Plos One*, 8: e54307.

1. Abstract

Sea cows (manatees, dugongs) are the only living marine mammals to feed solely on aquatic plants. Unlike whales or dolphins (Cetacea), the earliest evolutionary history of sirenians is poorly documented, and limited to a few fossils including skulls and skeletons of two genera composing the stem family of Prorastomidae (*Prorastomus* and *Pezosiren*). Surprisingly, these fossils come from the Eocene of Jamaica, while stem Hyracoidea and Proboscidea - the putative sister-groups to Sirenia - are recorded in Africa as early as the Late Paleocene. So far, the historical biogeography of early Sirenia has remained obscure given this paradox between phylogeny and fossil record. Here we use X-ray microtomography to investigate a newly discovered sirenian petrosal from the Eocene of Tunisia. This fossil represents the oldest occurrence of sirenians in Africa. The morphology of this petrosal is more primitive than the Jamaican prorastomids' one, which emphasizes the basal position of this new African taxon within the Sirenia clade. This discovery testifies to the great antiquity of Sirenia in Africa, and therefore supports their African origin. While isotopic analyses previously suggested sirenians had adapted directly to the marine environment, new

paleoenvironmental evidence suggests that basal-most sea cows were likely restricted to fresh waters.

2. Introduction

Sirenia include the living manatees and dugongs, but the widespread and rich fossil record of this order testify to its outstanding past successfulness (Domning, 2012). Sirenia are deeply nested within Paenungulata, a clade clustering Hyracoidea (dassies), Proboscidea (elephants) and their extinct relatives (e.g., Embrithopoda, Desmostylia) together (Stanhope et al., 1998; Gheerbrant et al., 2005a; Tabuce et al., 2008; Gheerbrant, 2009). Many of the earliest fossil records of these orders are found in the Paleogene of Africa (Stanhope et al., 1998; Gheerbrant et al., 2005a; Tabuce et al., 2008; Gheerbrant, 2009), which implies that the Paenungulata, including Sirenia, probably shared a common ancestry on the African continent (Domning et al., 2010). Molecular phylogenies also support an African root for Paenungulata, considering that they belong to a clade of extant African mammals, the so-called supercohort Afrotheria (Stanhope et al., 1998; Tabuce et al., 2008). Still, while molecular studies support an African origin for sea cows, stem sirenians before the middle Eocene of Africa had so far remained undocumented (Tabuce et al., 2008; Domning et al., 2010). In fact, the oldest and most primitive sirenians were exclusively found in the late Early to Early Middle Eocene of Jamaica (Savage et al., 1994; Domning, 2001). These primitive species belong to the family of Prorastomidae, a paraphyletic group consistently appearing as the basal-most offshoot within the Sirenia clade (Savage, 1976; Domning, 1994; Sagne, 2001; Gheerbrant et al., 2005a). Among those ‘prorastomids’, *Prorastomus* is primarily documented by an almost complete skull from the late Ypresian or early Lutetian (~48-50 Ma) of Jamaica (Savage et al., 1994) and, so far, this taxon represented the most ancient and primitive sirenian known. Another genus, from the early Lutetian (~47-49 Ma) of Jamaica and appearing

morphologically advanced over *Prorastomus* (Domning, 2001; Sagne, 2001; Gheerbrant et al., 2005a), *Pezosiren*, is also known by nearly complete skeletal remains but its skull remains undescribed (Domning, 2001). At last, one putative ‘prorastomid’ was recently found in Senegal (Hautier et al., 2012), but given its young age (late Middle Eocene) and its advanced morphology, this species would not represent a sirenian more primitive than *Prorastomus* (Hautier et al., 2012). In the end, to date, *Prorastomus* represented the oldest and basal-most sirenian known, and in the absence of more primitive sea cows in Africa, their place of origin remained a true biogeographical and phylogenetic paradox (Domning et al., 1982; Domning, 2012). Here, we describe a new fossil of sirenian, which consists of a petrosal (CBI-1-542) (Fig. 1A, B, C). This fossil was recently found in the late Ypresian – early Lutetian fossil mammal-bearing locality of Djebel Chambi in Tunisia (Hartenberger et al., 2001; Adaci et al., 2007). Interestingly, this African locality is roughly contemporaneous with the Jamaican locality that yielded *Prorastomus*. CBI-1-542 is a left petrosal, half the size of the one of *Prorastomus* (Fig. 1D, E, F; table 1), and represents the earliest cranial remain of a sirenian found in Africa.

3. Results

Order Sirenia; Family, Gen. and sp. indet.

Locality: Djebel Chambi, late Ypresian to early Lutetian

3.1. Petrosal, ventral face (Fig. 1A, B). CBI-1-542 is slightly more than half the size of the petrosal of *Prorastomus* (Table 1). The dorsal part of the promontorium and the region of the fossa subarcuata are broken. The ventral face of the pars cochlearis is well preserved. It is almost square in ventral view. Its surface is smooth. There are no sulci for the stapediaal or the transpromontorial arteries. On the anteromedial face of the pars cochlearis, there is an

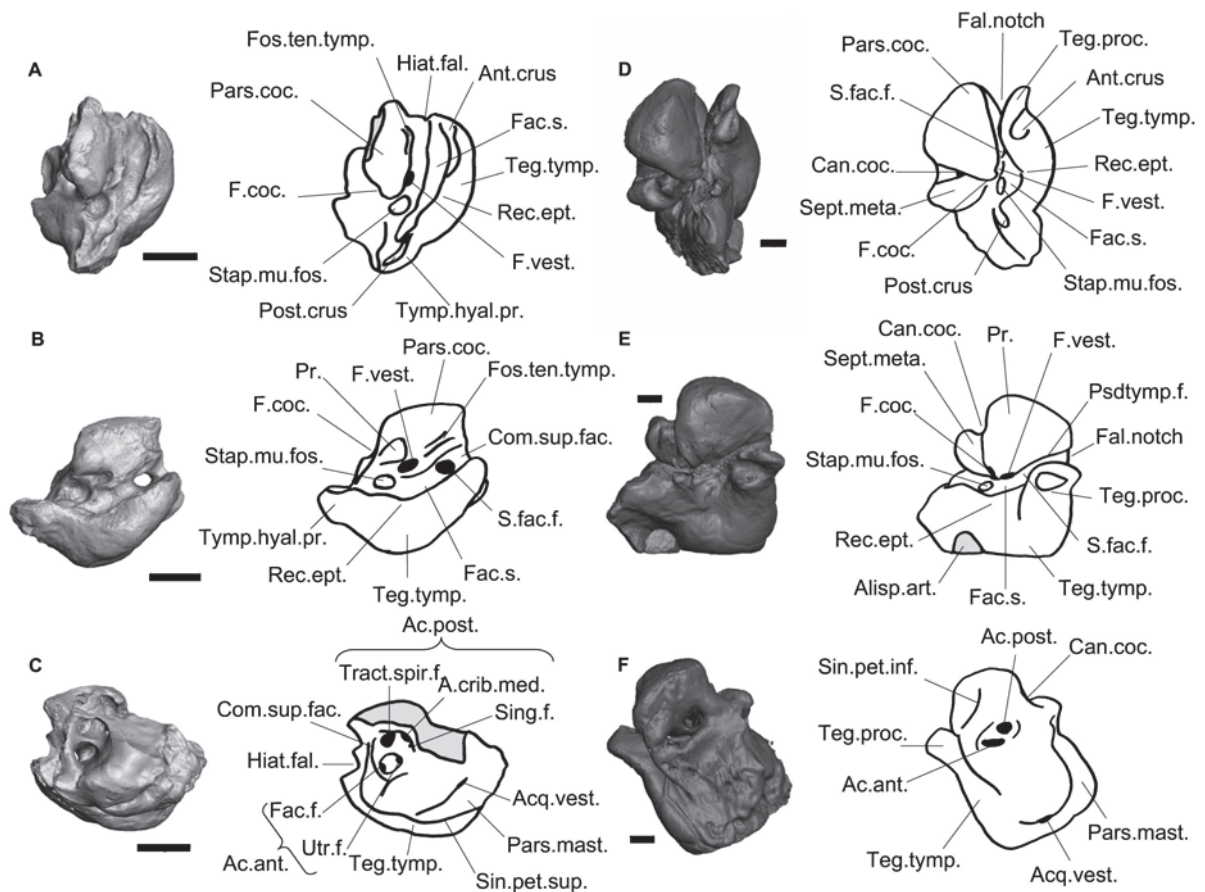


Figure 1. CT reconstruction of the petrosals of the sirenian from Chambi and *Prorastomus*. ABC: CBI-1-542. DEF: *Prorastomus* (BMNH 44897). AD: ventral view, BC: ventrolateral view, CF: dorsal view. Scale bar = 5mm. Broken areas are in grey on drawings. *Prorastomus* was mirrored for the purpose of comparison. Ac.ant.: foramen acusticum anterius; A.crib.med.: area cribrosa media; Ac.post.: foramen acusticum posterius; Acq.vest.: aqueductus vestibuli; Alisp.art.: alisphenoid articulation facet; Ant.crus: attachment area for the anterior crus of the tympanic; Can.coc.: canaliculus cochleae; Com.sup.fac.: commissura suprafacialis; Fac.f.: facial foramen; Fac.s.: facial sulcus; Fal.notch: fallopian notch; F.coc.: fenestra cochleae; Fos.ten.tymp.: fossa tensor tympani; F.vest.: fenestra vestibuli; Hiat.fal.: hiatus Fallopii; Pars.coc.: pars cochlearis; Pars.mast.: pars mastoidea; Post.crus: attachment area for the posterior crus of the tympanic; Psdtymp.f.: pseudotympanic foramen; Rec.ept.: recessus epitympanicus; Sept.meta.: Septum metacochleae; S.fac.f.: secondary facial foramen; Sing.f.: singular foramen; Sin.pet.inf.: sinus petrosus inferior; Sin.pet.sup.: sinus petrosus superior; Stap.mu.fos.: stapedial muscle fossa; Teg.tymp.: tegmen

tympani; Teg.proc. : tegmen process; Tract.spir.f.: tractus spiralis foraminosus; Tymp.hyal.pr.: tympanohyal process; Utr.f.: utricular foramen.

articulation facet, maybe for the squamosal. As in *Prorastomus*, the pars cochlearis does not bear any evidence of a developed epitympanic wing. Such an epitympanic wing is present in *Eosiren*, *Eotheroides*, *Protosiren*, the undescribed protosirenid from Libya and extant sea cows. The promontorium is a cone-shaped bulge. The fenestra cochleae (round window) opens caudally and very medially with respect to the fenestra vestibuli (oval window). The dorsal boundary of the fenestra cochleae was not preserved, which makes it impossible to see whether or not it was merged with the canaliculus cochleae. These two apertures are well separated by the septum metacochleare in *Prorastomus* (Savage et al., 1994; Court, 1994a). As in more derived sea cows in which this character is observable (*Protosiren*, the undescribed protosirenid from Libya and *Eosiren*), the fenestra cochleae is separated from the fenestra vestibuli by a thick crista interfenestralis (Domning et al., 1982; Sagne, 2001). The fenestra vestibuli is strongly oval, when in *Prorastomus* and *Trichechus* it is rounded (Table 1). The pars cochlearis is separated laterally from the tegmen tympani (pars temporalis) by the sulcus facialis. It is wide and shallow. It ends rostrally in the secondary (tympanic) facial foramen, which is large. The canalis Fallopii (facial canal) is short, leading dorsally to the facial foramen. Rostrally, it is bounded by a thick bony septum called the commissura suprafacialis. There is no pseudotympanic facial foramen, unlike what can be seen in *Prorastomus* (Fig. 1E) and *Dugong* (Court, 1990). In trichechids, the absence of a commissura suprafacialis to close the pseudotympanic facial foramen laterally precludes its presence (Robineau, 1969; Sagne, 2001). In other Paleogene sea cows, its presence is impossible to ascertain. The tympanohyal process is short and robust. It bears a small fractured area which probably used to receive the posterior crus of the tympanic. The

stapedial muscle fossa (fossa muscularis minor) is round and deep, as in *Prorastomus* only. In *Eosiren*, *Eotheroides*, *Protosiren* and extant sea cows, the stapedial muscle fossa is shallower and its boundaries are unclear, especially medially. The tegmen tympani forms a reniform bulge on the lateral side of the petrosal in ventral view, as in *Eosiren*, *Eotheroides*, *Protosiren* and extant sea cows (Fischer and Tassy, 1993) (in *Prorastomus* it is a little more squared (Savage et al., 1994)). However, it is not as inflated as in other sirenians, and its size is equivalent to the pars cochlearis and the pars mastoidea (Fig. 1; table1). The tegmen tympani is bounded mediodorsally by a deep longitudinal sulcus maybe for the sinus petrosus superius. The caudal-most extremity of the tegmen tympani bears a small fractured area on its caudal margin that probably corresponds to the articulation of the anterior crus of the ectotympanic. It suggests that the ectotympanic was probably fused with the petrosal. The rostral margin of the tegmen tympani does not bear any trace of articulation with the alisphenoid, unlike what can be observed in *Prorastomus* only (Savage et al., 1994). The epitympanic recess (recessus epitympanicus), which received the incudo-malleolar articulation, is a shallow depression on the lateral margin of the tegmen tympani. This depression is deeper in *Prorastomus*, *Eosiren*, *Eotheroides*, *Protosiren* and extant sea cows.

3.2. Petrosal, dorsal face (Fig. 1C).

3.2.1. Cerebellar face. Most of the dorsal part of the petrosal is broken. The inner auditory meatus is a large aperture on the cerebellar face of the petrosal. It is bounded rostrolaterally by the commissura suprafacialis. It is divided in two main acoustic foramina (foramen acousticum anterius and posterius) for the vestibulocochlear and facial nerves (cranial nerves VII and VIII) (see fig. 1D for more details). As in *Prorastomus*, these acoustic foramina are only separated by a thin osseous septum, whereas in *Eosiren*, the undescribed protosirenid from Libya and extant sea cows -which are the only one in which this character can be observed- the facial foramen and the foramen acousticum posterius are well separated by a

thick septum (Sickenberg, 1934; Sagne, 2001). The dorsal part of the promontorium is broken. As observed in *Prorastomus* (Court, 1994a), *Protosiren* (Gingerich et al., 1994), *Trichechus* (Ekdale, 2009) and *Dugong*, it is made of dense and thick (pachyosteosclerotic) bone. The aqueductus vestibuli (endolymphatic duct) opens caudolaterally in a narrow fissure. The posterior-most part of the periotic is formed by the mastoid apophysis (pars mastoidea). This apophysis is bulbous and small with respect to the strongly inflated and square mastoid apophysis of *Prorastomus*, *Eosiren*, *Eotheroides*, *Protosiren* and extant sea cows. There is no processus fonticulus. The mastoid consists of cancellous bone as demonstrated by CT-scanning (Fig. 2A). In contrast, the pars mastoidea is made of dense (osteosclerotic) bone in at least *Prorastomus*, *Protosiren* (Gingerich et al., 1994) and extant sirenians.

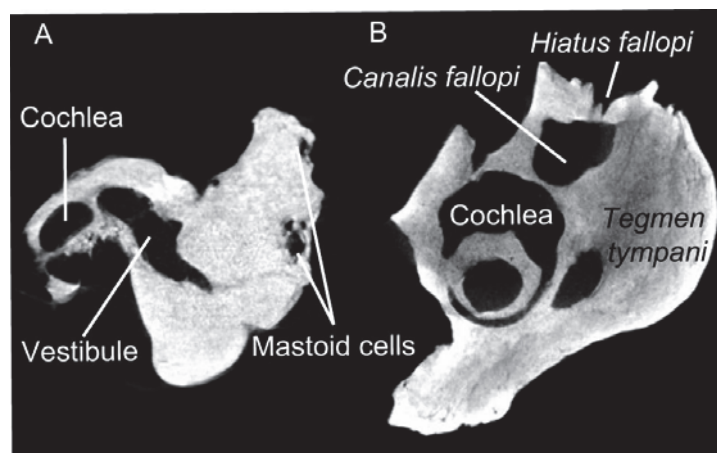


Figure 2. CT-radiography of CBI-1-542. A: slide at the level of the pars mastoidea showing cancellous cells in the mastoid apophysis; B: slide at the level of the hiatus Fallopii showing the communication between the hiatus Fallopii and the canalis Fallopii.

3.2.2. Cerebral face. A dorsoventrally-oriented furrow excavates the cerebellar face of the petrosal and divides the commissura suprafacialis into a dorsal and ventral part. CT-scanning reveals that small foramina enter this furrow and lead to the lumen of the canalis Fallopii (Fig.

2B). Thus this furrow is homologous to the hiatus Fallopii which corresponds to the exit of the greater petrosal nerve (or vidian ramus of the facial nerve). A hiatus Fallopii is absent in *Prorastomus* and in extant sirenians (Court, 1990). This character cannot be ascertained in other Paleogene sea cows.

		Petrosal		Pars cochlearis		Tegmen tympani		Pars mastoidea		Cochlear canal				
		Length	Width	Length	Width	Length	Width	Length	Width	Stapedial ratio	Coiling	Aspect ratio	Length	Relative volume
Sirenia	CBI-1-542	18	14	10	8	14	5	12	6	1,95	900°	0,67	24,5	62%
	<i>Prorastomus</i>	37	39	21	20	12	30	22	24	1,54	550°	0,34	15,8	50%
	<i>Dugong</i>	50	42	32	22	36	23	22	32	NA	514°	0,57	22,08	NA
	<i>Trichechus</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1,6	407°	0,55	22,46	71%
Proboscidea	<i>Elephas</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1,59	793°	0,55	38,1	26%
Hyracoidea	<i>Procavia</i>	12	11	6	5	7	3	3	5	1,72	1183°	0,77	11,03	44%
		Semicircular canal angles			Semicircular canal length			Semicircular canal radius						
		lateral-anterior	lateral-posterior	anterior-posterior	Anterior	Lateral	Posterior	Anterior	Lateral	Posterior				
Sirenia	CBI-1-542	71°	88°	58°	6,17	6,76	6,35	1,82	1,89	1,7				
	<i>Prorastomus</i>	85°	96°	88°	10,35	12,1	11,42	2,84	3,01	2,96				
	<i>Dugong</i>	78°	86°	103°	8,28	8,22	7,1	2,85	2,57	2,41				
	<i>Trichechus</i>	52°	78°	85°	17,31	14,2	16,53	4,3	4,46	3,54				
Proboscidea	<i>Elephas</i>	88°	58°	63°	18,9	10,15	14,36	4,19	2,58	3,73				
Hyracoidea	<i>Procavia</i>	85°	90°	100°	3,92	2,74	3,65	1,01	0,72	0,99				

Table 1. Measurements of the petrosals and bony labyrinth of various Paenungulata. Measurements of *Trichechus* after Ekdale (2009). Linear measurements are in millimeters.

3.3. Bony labyrinth (Fig. 3). The digitally-reconstructed cast of the bony labyrinth is almost complete. The cochlear canal makes 2.5 turns (900°) which is nearly twice the value of the cochlear coiling in extant sirenians (Table 1). However, as in *Prorastomus* and extant sirenians, the second turn of the cochlear canal does not overlap the basal turn in ventral (apical) view. When viewed in profile (Fig. 3B), the cochlear spiral is high and conical, whereas it is planispiral in *Prorastomus* (Fig. 4B) and extant sirenians (Ekdale, 2009). There is no bony lamina secundaria. The volume of the preserved part of the cochlear canal constitutes 62% of the total volume of the bony labyrinth. This neglected value is

intermediate between *Prorastomus* and the extant manatee (Table 1). The region of the perilymphatic sac is broken and thus does not allow any observation of the degree of fusion of the perilymphatic canal with the canal leading to the fenestra cochleae. In *Prorastomus*, these canals are well separated, except at their base where they merge (Fig. 4B). On CBI-1-542, the fenestra vestibuli opens ventrally, at the base of the cochlear canal. As in other sirenians examined, the recessus sphericus and the recessus ellipticus are not well separated. However, the ampullae are voluminous and well differentiated, as in *Prorastomus*, whereas they are indistinct in modern sirenians (Ekdale, 2009). The cast of the vestibule is smaller than the cochlear canal. The semicircular canals form three cylindrical bony channels which do not display any major undulation. On the other hand, *Prorastomus* displays a gently undulate lateral canal (Fig. 4C). On CBI-1-542, the values of the angles measured between the planes of each canal are close to 90°. The semicircular canals are as high as they are wide. Their radius is about the same for each canal, as in *Prorastomus* and modern sirenians (Table 1). However, the lateral canal is slightly larger in terms of radius and length, as in *Prorastomus* and *Trichechus* (Table 1). The lumina of the lateral and posterior semicircular canals merge together and form a short secondary common crus (crus communis secundaria) which enters the posterior ampulla (Fig. 3B). This secondary common crus is absent in *Prorastomus* and extant sirenians.

4. Discussion

4.1. Relationship to Sirenia. In order to ascertain the attribution of CBI-1-542, we performed a cladistic analysis on a variety of paenungulate taxa including sirenians, hyraxes and proboscideans (see annexe 4.1). This analysis supports the assignment of CBI-1-542 to a stem sirenian (Fig. 5, node 1). Regarding the highly autapomorphic condition of the ear

region in sirenians, the allocation of CBI-1-542 to the Sirenia is based on a suite of derived anatomical ear details that are otherwise found in sirenians (see Robineau, 1969; Novacek and

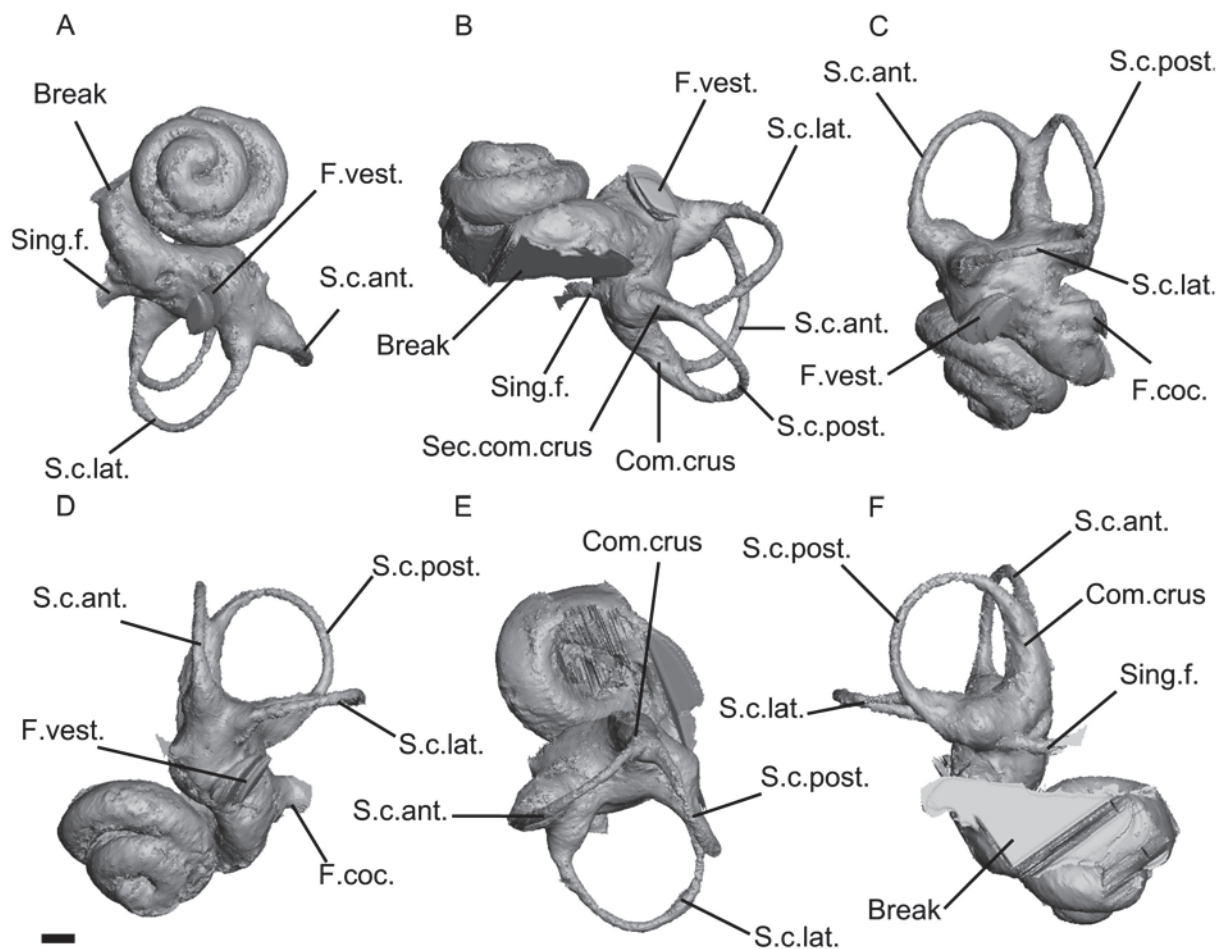


Figure 3. CT reconstruction of the bony labyrinth of the sirenian from Chambi. A, ventral view (apical view of the cochlear canal); B, posterolateral view (profile view of the cochlear canal); C, lateral view; D, anterior view; E, dorsal view; F, posterior view. Scale bar = 1mm. Legend: Acq.vest.: bony channel of the aqueductus vestibuli; Break: broken area of the bony labyrinth; Can.coc.: bony channel of the canaliculus cochleae; Com.crus: common crus; F.vest.: bony channel of the fenestra vestibuli; F.coc.: bony channel of the fenestra cochleae; S.c.ant.: anterior semicircular canal; S.c.lat.: lateral semicircular canal; S.c.post.: posterior semicircular canal; Sec.com.crus: secondary common crus; Sing.f.: bony channel of the singular foramen.

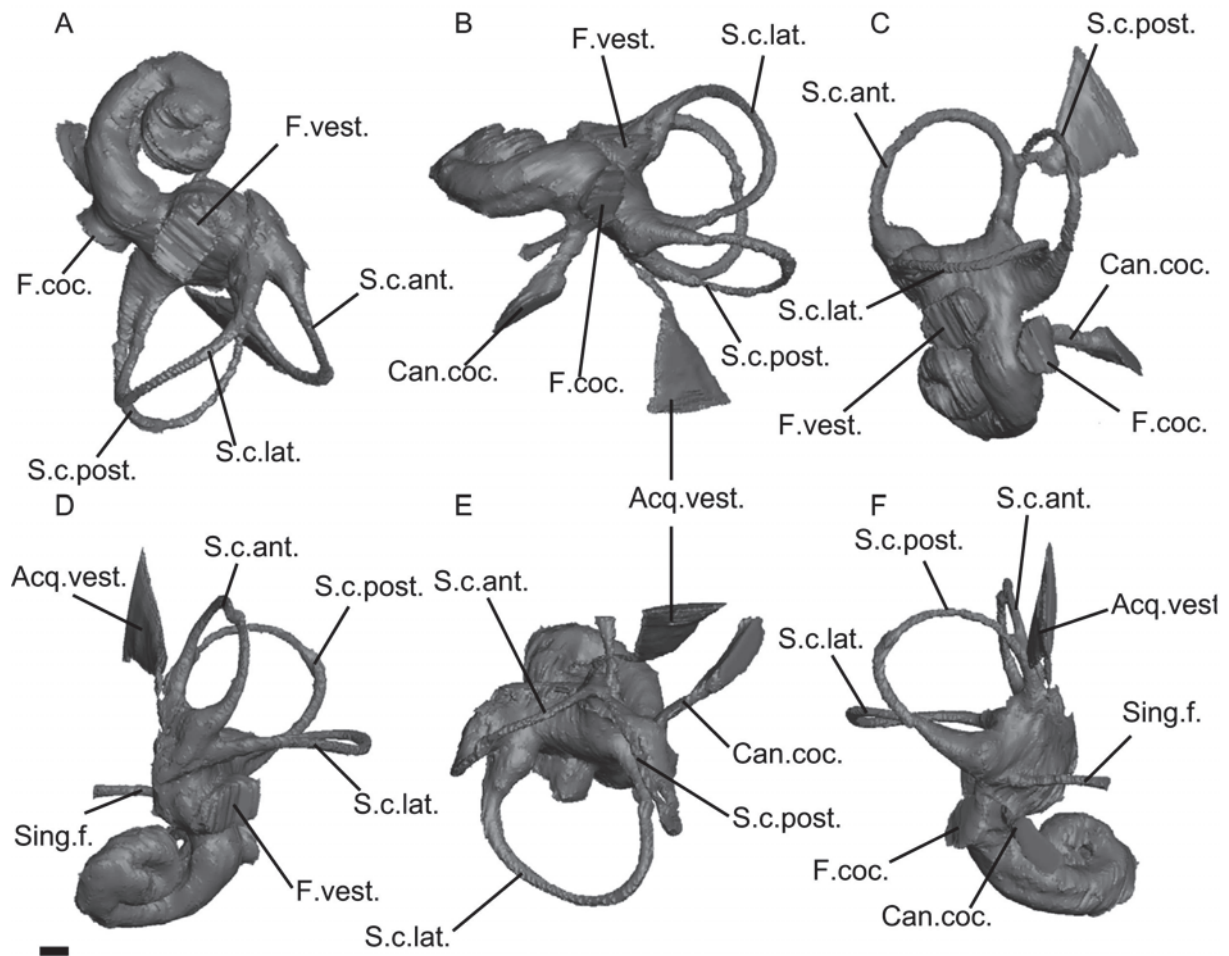


Figure 4. CT reconstruction of the bony labyrinth of *Prorastomus* (mirrored). A, ventral view (apical view of the cochlear canal); B, posterolateral view (profile view of the cochlear canal); C, lateral view; D, anterior view; E, dorsal view; F, posterior view. Scale bar = 1mm. Legend: Acq.vest.: bony channel of the aqueductus vestibuli; Break: broken area of the bony labyrinth; Can.coc.: bony channel of the canaliculus cochleae; Com.crus: common crus; F.coc.: bony channel of the fenestra cochleae; F.vest.: bony channel of the fenestra vestibuli; S.c.ant.: anterior semicircular canal; S.c.lat.: lateral semicircular canal; S.c.post.: posterior semicircular canal; Sec.com.crus: secondary common crus; Sing.f.: bony channel of the singular foramen.

Wyss, 1987; Court, 1990, 1994a; Ketten, 1992b; Fischer and Tassy, 1993; Gingerich et al., 1994; Ekdale, 2009). As in *Sirenia*, CBI-1-542 displays a pars petrosa and a tegmen tympani made of pachyosteosclerotic bone (3(1)), an inflated and reniform tegmen tympani (11(1)), a

bony vestibule clearly less voluminous than the cochlear canal (23(1); CI=0.5), a bony labyrinth having its three semicircular canals of similar size (25(1)), and a lateral semicircular canal slightly larger than the other ones (26(1)). Some of these characters (inflated tegmen tympani, osteosclerosis, semicircular canals of about the same radius, and reduced vestibule) are also present in cetaceans of modern aspect and are probably linked to the aquatic behaviour shared by cetaceans and sea cows, which are the only fully marine mammals (Ketten, 1992a, b; Court, 1994a; Luo and Gingerich, 1999; Spoor and Thewissen, 2008; Ekdale, 2009). Nevertheless, all petrosals known for Archaeoceti bear a strong and voluminous mastoid apophysis, which articulates with the cranium (Luo and Gingerich, 1999). This apophysis is absent on CBI-1-542. Such a state, called amastoidy, seems to be a shared derived trait of Paenungulata (Novacek and Wyss, 1987) (character 17 in this analysis, see annexe 4.1). Moreover, in archaeocetes, the facial foramen is very small and located close to the fenestra vestibuli, while on CBI-1-542, the foramen is a very large hole located more rostrally on the petrosal. It also differs from the petrosal of archaeocetes in lacking the anterior process of the tegmen tympani, in showing no vascular groove and notch for the superior ramus of the stapedial artery, in having no development of a deep fossa for the head of the malleus, and in lacking the fossa for the sigmoid process (Fig. 1).

4.2. Comparison with other African Sirenians and *Prorastomus*: paleobiogeographical implications. Among the taxa of sea cows found in the Paleogene of Africa, the petrosal morphology is only available for a few genera: *Eosiren* (*E. abeli* from the middle Eocene of the Djebel Mokattam (Egypt)) (Abel, 1913; Sickenberg, 1934), *Eotheroides* (*E. lambondrano* from the middle Eocene of the Mahajanga Basin (Madagascar) and *E. n.sp.*¹ from the late Eocene of Wadi Al Hitan (Egypt)) (Zalmout, 2008; Samonds et al., 2009),

¹ Now published, this new species is actually *Eotheroides sandersi* (Zalmout and Gingerich, 2012).

Protosirenidae n.gen. n.sp. from the middle Eocene of Bu el Haderait (Libya)) (Sagne, 2001) and *Protosiren* (*P. fraasi* from the middle Eocene of the Djebel Mokattam (Egypt) and ?*P.* sp.

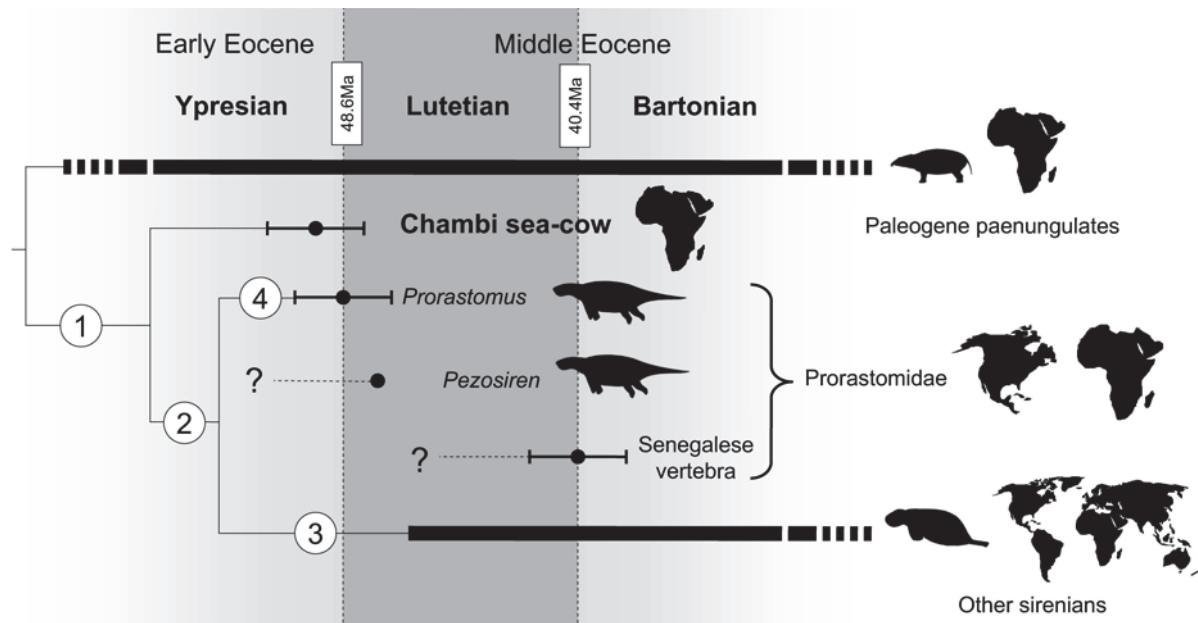


Figure 5. Simplified result of the cladistic analysis on sirenian petrosal and bony labyrinth characters (see also annexe 1). Strict consensus of 2975 trees. Tree length: 57; Consistency index (CI): 0.60; Retention index (RI):0.81; Homoplasy index (HI): 0.50; Rescaled consistency index (RC): 0.48. Bold lines represent fossil record. Geographic ranges of the sirenian from Chambi, ‘prorastomids’ and other sirenians after refs. Gheerbrant et al. (2005a), Tabuce et al., 2008 et Hautier et al. (2012). Shared derived traits at nodes: Node 1: pachyosteosclerotic promontorium and tegmen tympani (3(1)); reniform tegmen tympani (11(1)); cochlear canal more voluminous than the vestibule (23(1), homoplastic, CI=0.5); semicircular canals of approximately the same radius (25(1)); lateral canal larger than other canals (26(1)). Node 2: reduced stapedial ratio (round fenestra vestibuli) (5(1), homoplastic CI=0.33); Hiatus Fallopii absent (7(0), Homoplastic, CI=0.33); Pseudotympanic facial foramen present (15(1)); inflated, squared (17(2)) and dense (19(1)) mastoid apophysis. Node 3: merged canaliculus cochleae and fenestra cochleae (4(1), homoplastic, CI=0.33); weakly defined stapedial muscle fossa (10(1)); large and deep epitympanic recess (13(1)); developed epitympanic wing (16(1), homoplastic, CI=0.2); Thick crista falciformis widely separating the acoustic foramina (20(1), homoplastic, CI=0.50). Node 4: tegmen process present (12(1), homoplastic, CI=0.5).

from North America) (Domning et al., 1982; Gingerich et al., 1994). The petrosal from Chambi differs from that of *Protosiren* by the presence of a commissura suprafacialis and the absence of a developed processus fonticulus on the mastoid apophysis (however, the processus fonticulus is also absent on the specimen found in North America (Domning et al., 1982). It differs from the petrosal of the Libyan protosirenid by the presence of a thick commissura suprafacialis and by the dimensions of the tegmen tympani which nearly equal the size of the mastoid apophysis, whereas it is significantly larger in the Libyan protosirenid. It differs from the petrosal of *Eotheroides* in the presence of a well-defined and circular stapedial muscle fossa, whereas the boundaries of this fossa are faint in *Eotheroides*, and in the rectangular instead of triangular anterior margin of the tegmen tympani. The petrosal from Chambi more closely resembles that of *Eosiren*: they share a thick commissura suprafacialis, a poorly developed tegmen tympani and a reduced mastoid apophysis. However, these characters are plesiomorphic among sirenians (Sagne, 2001). Moreover, CBI-1-542 differs from the petrosal of *Eosiren* in the presence of a well-defined and circular stapedial muscle fossa, the absence of a strongly developed and finger-like tympanohyal process, the small distance between the foramen acusticum posterius and the foramen acusticum anterius, and by the absence of a developed processus fonticulus on the mastoid apophysis. Finally, given that CBI-1-542 is smaller than the petrosal of *Prorastomus* which is the smallest sirenian known (Savage et al., 1994), the petrosal of the sirenian from Chambi can be distinguished by its even smaller size (Table 1).

According to the cladistic analysis performed here, we can ascertain that the morphology of CBI-1-542 is more primitive than that of *Prorastomus* and younger sirenians. First, the petrosal of *Prorastomus* is characterized by the presence of a square process on the tegmen tympani called the tegmen process (Fig. 5, node 4, character (12(1)); Court, 1990) and

a fusion of the tegmen tympani with the alisphenoid (Fig. 1E), which is absent in all other sirenians (Savage et al., 1994; Sagne, 2001) including that of Chambi. The petrosal from Chambi also differs in the morphology of its pars mastoidea, which is very small with respect to that of *Prorastomus* and those of extant and Paleogene genera (Table 1). In CBI-1-542, the mastoid primitively forms a short process, as in other paenungulates (Novacek and Wyss, 1987), while in *Prorastomus* and other sirenians examined, it is a prominent squared process (Fig. 5, node 2, character 17(2)). It was already suggested that earliest sirenians may not have displayed such a hypertrophy of the mastoid process and that their mastoid would not have been exposed on the occipital face of the skull, unlike what occurs in most sirenians (Novacek and Wyss, 1987). In addition, CT-scanning allows the observation of cancellous bone within the mastoid apophysis of CBI-1-542 (Fig. 2A), while in *Prorastomus* and younger sirenians, this internal bone structure is dense (osteosclerotic) (Fig. 5, node 2, character 19(1)). Cancellous cells are primitively present in the pars mastoidea of most mammals. Furthermore, the sirenian from Chambi appears clearly more primitive than *Prorastomus* because it possesses a relictual hiatus Fallopii (Fig. 2B). This foramen is usually present in ungulates (Cifelli, 1982) but is lost in *Prorastomus* and the other species studied (Fig. 5, node 2, character 7(0), CI=0.33). In fact, in *Prorastomus* the canalis Fallopii is ventrally opened between the hiatus Fallopii and the secondary facial foramen. It does not form a pipe but a deep sulcus (Fig. 1D). The hiatus Fallopii is also absent in the embrithopod *Arsinoitherium* (Court, 1990) and is sporadically present in some Pleistocene proboscideans (Ekdale, 2011). Given that condylarthrans, modern hyracoids and the early proboscidean *Phosphatherium* possess a true aperture for the hiatus Fallopii (Cifelli, 1982; Gheerbrant et al., 2005b), this structure must have been lost convergently among paenungulates. The Chambi taxon also differ from the clade gathering other sirenians by the absence of a pseudotympanic foramen (Fig. 5, node 2, character 15(1), CI=0.50). However this character should be regarded

cautiously because many taxa are not coded for this character (see annexe 4.1). Finally, the fenestra vestibuli of CBI-1-542 displays a stapedia ratio of 1.95, corresponding to an oval shape. This value is significantly greater than that measured in extant sirenians, proboscideans and *Arsinoitherium* (1.6 after Ekdale, 2009), which corresponds to a rather rounded fenestra vestibuli. However, the value of this ratio is 1.72 in the living hyracoid *Procavia*, 1.82 in the Eocene proboscidean *Numidotherium* (Court, 1992a) and 1.8 to 1.9 in some Pleistocene elephantoids (Ekdale, 2011). Given that a stapedia ratio exceeding 1.8 seems to be plesiomorphic for eutherian mammals (Segall, 1970; Ekdale, 2009), it seems that the reduction of the stapedia ratio among Paenungulata occurred convergently in most orders and that the sirenian from Chambi displayed the primitive state for this character (character 5(0)). The bony labyrinth of CBI-1-542 can be distinguished from those of *Prorastomus* and later sirenians by its great degree of cochlear coiling (2.5 turns). The cochlear canal of CBI-1-542, especially regarding its height and coiling, is more closely related to the one found in living hyracoids and the Eocene/Oligocene proboscidean *Moeritherium*, which make two turns or more and have an aspect ratio of 0.72 (Court, 1992a). However, the cochlear canal of *Numidotherium* is low and planispiral (Court, 1992a), which makes the polarity of this character ambiguous for paenungulates. Finally, the bony vestibule of CBI-1-542 displays a secondary common crus where the posterior limb of the lateral canal and the ampullar limb of the posterior canal merge together (Fig. 3B). This character is primitive for Theria (Ekdale, 2009; Ruf et al., 2009) and seemingly for Afrotheria because it is also present in *Orycteropus*, *Numidotherium* and the early macroselidid *Chambius* (Benoit et al., 2013a). Conversely, a secondary common crus is absent in *Prorastomus* and extant sirenians (Fig. 4). In sum, it appears that the sirenian from Chambi, which is represented by the unique CBI-1-542 petrosal, was clearly more primitive in several anatomical details of the ear than *Prorastomus* and other Paleogene sirenians. Such a primitiveness of the ear region emphasizes the basal

position of this new African taxon within the Sirenia clade, and as such testifies to the great antiquity of this group in Africa (Fig. 5). Accordingly, this discovery supports the African origin of the Sirenia clade, and hence helped to elucidate the biogeographical paradox of their origin.

4.3. Aquatic lifestyle. As stated above, some morphological characteristics of the middle and osseous inner ear of the sirenian from Chambi display noticeable convergences with those of cetaceans. For example, pachyosteosclerosis of the middle ear is correlated with underwater hearing (Ketten, 1992a; Court, 1994a) and, in strictly aquatic mammals, semicircular canals are smaller in terms of radius of curvature, presumably because of the decrease in neck and head mobility correlatively to the increase in body hydrodynamism (Spoor and Thewissen, 2008). These traits advocate for an aquatic lifestyle. An aquatic lifestyle for ‘prorastomids’ is well documented by several morpho-functional clues (e.g., dorsal opening of the nares, lack of paranasal sinuses, pachyosteosclerotic ribs), and other authors have emphasized that they were already adapted to life in water, in a way similar to the archaeocetes *Ambulocetus* and *Rodhocetus* (Domning, 2001; Gheerbrant et al., 2005a; Domning, 2012). Court (1994a) also pointed out that in *Prorastomus*, the pars cochlearis is made of osteosclerotic bone, a character correlated with underwater hearing (Ketten, 1992a; Court, 1994a). The pars cochlearis of CBI-1-542 is also made of dense bone, which implies that the Chambi sea cow was probably able to hear underwater. Moreover, it is now well established that in marine mammals the morphology of the vestibule is closely related to aquatic locomotion (Spoor and Thewissen, 2008). Aquatic mammals such as sirenians usually display smaller semicircular canal radii than their terrestrial counterparts, as well as a relatively reduced vestibule (in terms of volume) with respect to the cochlear canal (Ekdale, 2009; Ketten, 1992a, b; Spoor and Thewissen, 2008). The vestibular morphology of CBI-1-542 closely resembles that of *Prorastomus* and extant sirenians, notably regarding the

relatively small semicircular canal radii and the reduced volume of the vestibule (Table 1). Considering these similarities, it might be expected that the sirenian from Chambi was already well adapted to life in water.

4.4. Paleoecology and paleoenvironment of early sea cows. For a terrestrial mammal, transition to a marine or freshwater environment necessitates dramatic physiological adaptations (e.g., osmoregulation) (Clementz et al., 2006; Newsome et al., 2010). *Prorastomus* and *Pezosiren* were found in coastal and estuarine deposits, which correspond to brackish waters (Savage et al., 1994; Domning, 2001). Other paleontological clues suggest they were probably already adapted to marine environments, but given the greater diversity of aquatic angiosperms in freshwater, one cannot exclude occasional freshwater foraging (Savage et al., 1994; Domning, 2001; Domning et al., 2010). In contrast, the vertebrate locality of Djebel Chambi in Tunisia is a bed of lacustrine limestone, which should correspond to freshwater deposits (Hartenberger et al., 2001). The presence of charophytes and amphibian remains in the locality supports this paleoenvironmental reconstruction (Hartenberger et al., 2001). Noteworthy, the discovery of a tooth of an electric ray (Chondrichthyes, Torpediniformes) in this fauna suggests occasional connections with sea water (Annexe 4.2). Likewise, some occasional connections to the Tethys Sea are attested by the presence of marine deposits with tidal influence (sigmoidal tidal bundles in limestones) in the uppermost part of the stratigraphic series. Based on isotopic analysis, it has been proposed that sirenians ‘took a more direct route than archeocetes into the marine environment’ (Clementz et al., 2006; Newsome et al., 2010), which means that they adapted to life in the sea without first passing through a more freshwater habitat. However, these authors emphasized the unfortunate absence of ‘prorastomids’ in their samples. The opposing hypothesis is that sirenians were adapted first to freshwater or were at least euryhaline, mainly because fresh water provides a greater diversity of aquatic angiosperms than the sea does

(Savage et al., 1994). The discovery of CBI-1-542 in lacustrine calcareous deposits gives support to the scenario involving a small freshwater or euryhaline archaic sirenian.

5. Concluding remarks

The hypothesis of an amphibious ancestry of sea cows, elephants and their extinct relatives has been heavily documented so far. In Proboscidea, isotopic analysis suggest that stem taxa (*Moeritherium* and *Barytherium*) may have feed on freshwater plants and lived in freshwater swamps (Liu et al., 2008). This assertion is supported by the study of developmental growth in modern elephants which has shown that they display some characters involving a past adaptation to life in water (e.g. prolonged persistence of nephrostomes in the mesonephros) (Gaeth et al., 1999). The Desmostylia were also amphibious and probably used to live in freshwater or estuarine environment (Clementz et al., 2003). On the basis of skeletal anatomy, other fossil relatives of sirenians and elephants were also supposed to spend most of their time in fresh or estuarine waters (i.e. *Arsinoitherium*, *Numidotherium*, the Anthracobunidae) and taken together, all these data point out that the last common ancestor of the Sirenia and Proboscidea probably lived in swamps or mangroves (Court, 1993, 1994b; Thewissen et al., 2000²; but see Clementz et al., 2006). Perhaps freshwater plants eating has limited the distribution of archaic sirenians before their radiation in the late Early Eocene. It has been supposed that archaeocetes dispersed to the New World travelling along the west coast of Europe (Beatty and Geisler, 2010). However, in the case of sirenians a dispersal route directly through the Atlantic sea appears more likely (Fig. 6) because no remains of stem sirenians were found in the rich Eocene marine deposits of Europe prior to the middle Eocene (Beatty and Geisler, 2010; Badiola et al., 2011³). Hence,

² See also Mirceta et al. (2013)

³ But see Velez-Juarbe (2013)

this first wave of migrants (from which *Prorastomus* is a descendant) was probably adapted to salt waters. Under this assumption, the transition from fresh to sea waters may have been an important landmark of sirenians evolutionary history, allowing them new dispersal capacities. Given the late-Early to Early-middle Eocene age of *Prorastomus* and the Chambi taxon, the minimum age of this transition is early Eocene. Because the first marine sea cows may have already feed on seagrasses (Domning et al., 1982), this age should not prior the Cretaceous period, the time when seagrass beds raised in the Tethys Sea (McCoy and Heck, 1976).

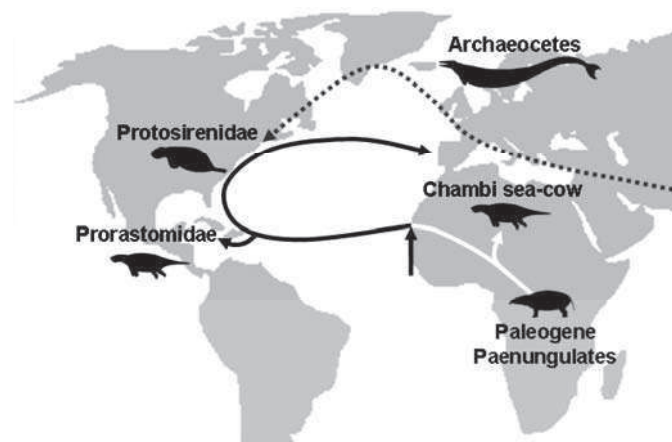


Figure 6. Hypothetical dispersal routes of stem sirenians (solid line) and archeocetes (dotted line) during the Early and early Middle Eocene, after Beatty and Geisler (2010). The vertical arrow indicates the transition from freshwater (white line) to sea-water sea cows (black line).

6. Material and methods

CBI-1-542 is an almost complete left petrosal bone, lacking a part of the dorsal face. It is housed at the collections of the Office National des Mines de Tunis, Tunisia. The scan was made at the MRI Micro-CT imaging station Skyscan 1076 (Montpellier, France) with a resolution of 18.8 μ m (CBI-1-542). Although the external morphology of the petrosal of *Prorastomus* has already been briefly described (Savage et al., 1994; Court, 1994a), its petrosal and bony labyrinth have been reconstructed here too and are extensively figured for

the purpose of comparison (Fig. 1D, E, F; Fig. 4). The basicranium of the type specimen (BMNH 44897) was scanned at the British Museum of Natural History (London, UK) with a resolution of 79 μ m. Comparative samples were scanned at the MRI Micro-CT imaging station Skyscan 1076 (Montpellier, France) with a resolution of 36.7 μ m (*Procavia*, *Dugong*) and at the University Hospital Center of Montpellier MultiDetector CT scanner Lightspeed VCT (Lapeyronie Hospital, Montpellier, France) with a resolution of 350 μ m (*Elephas*). Image segmentation and 3D reconstructions of petrosals and bony labyrinths were done using Avizo 6.3 (VSG) software. Measurements of bony labyrinths (Table 1) were taken using Avizo 6.3 software. A summary of the measurement protocol is available in annexe 4.3. In order to allow comparison with in-situ material, petrosals are described in their hypothetical in-situ orientation. On the contrary, orientation of the bony labyrinth was simplified: the anterior view of the bony labyrinth is orthogonal to the plane of the anterior duct, the posterior view is orthogonal to the plane of the posterior duct, and the lateral view is in line with the plane of the lateral duct. In addition to these taxa (*Prorastomus*, *Dugong*, *Elephas* and *Procavia*), CBI-1-542 was also compared with the extant manatee *Trichechus* (Robineau, 1969; Ekdale, 2009) and all Paleogene sirenians of Africa for which the petrosal morphology is published. The following bibliographic references were used for the comparative description: *Eosiren* (Abel, 1913; Sickenberg, 1934), *Eotheroides* (Zalmout, 2008; Samonds et al., 2009), Protosirenidae n.gen. n.sp. (Sagne, 2001) and *Protosiren* (Domning et al., 1982; Gingerich et al., 1994). Details about the cladistic analysis and the character matrix are available in the annexe 4.1.

C. Homoplasie dans la région auditive des Tethytheria et discussion sur la position systématique des Embrithopoda (Mammalia, Afrotheria)

Ce sous-chapitre correspond à l'article suivant:

Benoit J, Merigeaud S, Tabuce R (in press) Homoplasy in the ear region of Tethytheria and the systematic position of Embrithopoda (Mammalia, Afrotheria). *Geobios*.

1. Abstract

The ear region of mammals has long been considered as morphologically very conservative and accordingly, phylogenetically useful. In this study, the anatomy of the petrosal and bony labyrinth (osseous inner ear) of *Numidotherium* (Proboscidea) and *Arsinoitherium* (Embrithopoda) are investigated and compared in order to assess the evolution of ear region characters in proboscideans and embrithopods. Using a cladistic analysis across Paenungulata based on ear region characters only, we found that *Arsinoitherium* is surprisingly best placed as a crown proboscidean to the exclusion of *Numidotherium* and *Phosphatherium*, which results in the paraphyly of proboscideans. The clade Proboscidea is actually well supported by dental and postcranial characters and we propose that this result underlines the great amount of morphological convergences in the ear region of Embrithopoda and Proboscidea, possibly due to convergent evolution of capabilities toward infrasonic hearing.

2. Introduction

Scarce but rich North African Paleogene deposits have provided a great amount of fossil mammals since the last century (Andrews, 1906; Mahboubi et al., 1986; Hartenberger et

al., 1997, 2001; Rasmussen and Simons, 2000; Gheerbrant et al., 2003; Tabuce et al., 2008; Gheerbrant, 2009; Ravel et al., 2011; see Seiffert, 2010 for an overview). Africa was partly isolated from other continents during the Paleogene (Gheerbrant and Rage, 2006; Tabuce et al., 2008), and given the great scarcity of Paleogene localities in Africa, these fossils are dramatically important to understand the early evolution of the endemic mammalian fauna of this continent. The radiation of ungulate-like orders belonging to the clade Paenungulata - namely the Hyracoidea (hyraxes), the Proboscidea (elephants), the Sirenia (sea cows) and the Embrithopoda (e.g., arsinotheres)- represents one of the major events of this endemic evolutionary history (Gheerbrant et al., 2005a). The radiation of paenungulates during the Paleogene produced a great diversity of species with various forms and sizes, ranging from the rabbit-sized *Microhyrax* (Tabuce et al., 2001b) to the giant rhinoceros-like *Arsinoitherium* (Andrews, 1906), and various ecologies, from the fully aquatic sea-cows and semi-aquatic hippopotamus-like *Moeritherium* (Liu et al., 2008; Clementz et al., 2008) to the deer-like *Antilohyrax* (Rasmussen and Simons, 2000).

The relationship between paenungulates is still disputed. Consensually, Proboscidea and Sirenia are gathered together in the clade Tethytheria, while Hyracoidea are set apart as a basal offshoot of Paenungulata (Tassy and Shoshani, 1988; Gheerbrant et al., 2005b; Poulakakis and Stamatakis, 2010; Kuntner et al., 2011), but in some phylogenetic analyses based on molecular characters, Hyracoidea are the sister group of Sirenia (Stanhope et al., 1998; Springer et al., 2004). The phylogenetic position and the question of the affinities of the embrithopod *Arsinoitherium* among Paenungulata is also a long-standing debate. Andrews (1906), who described first the Fayum vertebrate fauna, related it to Hyracoidea. Then, *Arsinoitherium* was subsequently considered as a basal taxon of Tethytheria (Tassy and Shoshani, 1988; Gheerbrant et al., 2005b), the sister-group of Proboscidea (Court, 1990,

1992b; Fischer and Tassy, 1993; Asher et al., 2003) or even as the sister-group of Sirenia (Seiffert, 2007).

The study of the ear region morphology to elucidate the systematic and phylogeny of Paenungulata is a long-standing practice, and as such it has often been a subject of intensive dispute. For example, Fischer (1990) proposed that the fusion of the cochlear canaliculus (cochlear aqueduct) with the fenestra cochleae was a synapomorphy of a (Proboscidea, Sirenia) clade. Court (1990), observing the same pattern in *Arsinoitherium* concluded that it could be a synapomorphy of the whole Tethytheria (Proboscidea, Sirenia, Embrithopoda and other extinct relatives). However, later works dealing with the petrosal of the early proboscideans *Numidotherium* (Court and Jaeger, 1991), *Moeritherium* (Court, 1994a) and *Phosphatherium* (Gheerbrant et al., 2005b) and the re-description of the skull and ear region of the stem sirenian *Prorastomus* (Savage et al., 1994; Court, 1994a) have provided new evidence that the merging of both apertures was acquired convergently among Tethytheria. The presence of an Eustachian sac (guttural pouch), was also proposed by Fischer (1989b) to support a Perissodactyla-Hyracoidea relationship, whereas the new phylogenetic framework based on molecular studies (Stanhope et al., 1998; Asher et al., 2003) precludes the homology of the guttural pouch in these taxa (see also Fischer and Tassy, 1993; Endo et al., 1998, 2009).

The ear region anatomy (including the petrosal and bony labyrinth (cast of the inner ear)) has been widely used for phylogenetic reconstructions and taxonomic discussions, especially among afrotherians (Court, 1990; Ekdale, 2009, 2011; Benoit et al., 2013a, c; Wible, 2012). Hence, to understand their evolution across phylogeny has become a central and important question of mammalian palaeontology. Here we propose a reappraisal of the evolutionary history of the ear region of Tethytheria based on the study using X-ray microtomography (CT scan) of the petrosal of *Arsinoitherium* and *Numidotherium*.

3. Material and methods

3.1. Taxon sampling. *Numidotherium koholense* is the type species of the genus *Numidotherium*, one of the oldest and basal-most proboscideans (Mahboubi et al., 1986; Gheerbrant and Tassy, 2009). It comes from the late early Eocene (Ypresian) of El Kohol in Algeria (Mahboubi et al., 1984; Mahboubi et al., 1986; Coster et al., 2012). Regarding the great amount of fossil data yet accumulated for this taxon *Numidotherium koholense* is of unquestionable phylogenetical importance (Sanders et al., 2010a). Indeed, this species is to date the best known early proboscidean in terms of cranial and postcranial morphology (Mahboubi et al., 1984; Mahboubi et al., 1986; Court, 1994b) as well as ontogenetic and sexual variability (Noubhani et al., 2007). Its basicranial morphology has never been described in detail though some specimens (e.g., UOK5) are well preserved. A short description of the petrosal has yet been provided (Court and Jaeger, 1991) but it was limited to the openings of the pars cochlearis. In the same manner the description of the bony labyrinth (Court 1992a) is based solely on a well preserved natural cast of the cochlear canal but the semicircular canals remain unknown. The specimen described here (petrosal and bony labyrinth) is the isolated and unreferenced petrosal of *Numidotherium koholense* already described by Court and Jaeger (1991). Description on the basicranial morphology are based on the specimens UOK1 (holotype) and UOK5 (KB3).

Arsinoitherium zitteli is the best known Embrithopoda (Andrews, 1906; Court, 1990, 1992b, 1993). The morphology of the basicranium and petrosal of *Arsinoitherium* has been already fully described by Court (1990, 1992b) and will not be reassessed here. The description of the bony labyrinth of *Arsinoitherium* is based on the specimen BMNH 8800 which belongs to a juvenile specimen from the Oligocene of the Jebel Qatrani Formation (Andrews, 1906; Court, 1990).

Comparisons were made with the published data on the stem proboscideans *Phosphatherium* (Gheerbrant et al., 2005b) and *Moeritherium* (Andrews, 1906; Tassy, 1981; Court, 1994a), the Pleistocene Elephantimorpha from the Friesenhahn Cave, Texas, (Ekdale, 2011), the stem sirenians *Prorastomus* and the recently described Tunisian taxon from Chambi (Savage et al., 1994; Court, 1994a; Benoit et al., 2013c), the extant *Trichechus* (Robineau, 1969; Court, 1994a; Ekdale, 2009; Benoit et al., 2013c); the desmostylian *Desmostylus* (Hay, 1915; Uno and Kimura, 2004), the hyracoid genus *Procavia* (Cifelli, 1982; Kondrashov, 1998a; Ekdale, 2009). We also used the scans of specimens of the extant elephants *Elephas* (N177) and *Loxodonta* (MHN-Aix-VE-2011-69) and the hyracoid *Procavia* (UM2-N-76; MNHN 1901-685a; MNHN 1901-685f) made by ourselves.

3.2. CT scanning acquisition. The petrosal of *Arsinoitherium* was scanned at the British Museum of Natural History Metris X-Tek HMX ST 225 CT scanner (London, United-Kingdom) with a resolution of 79 μ m (200kV; 140 μ A). The petrosal of *Numidotherium koholense* was scanned at the MRI Micro-CT imaging station Skyscan 1076 (Montpellier, France) with a voxel size of 36.7 μ m (100kV; 100 μ A), the skulls of the same species (UOK1, UOK5) were scanned at the University Hospital of Lapeyronie MultiDetector CT scanner Lightspeed VCT (Montpellier, France) with a voxel size of 420 μ m (140 kV/80 mA), Comparison samples were scanned at the MRI Micro-CT imaging station Skyscan 1076 (Montpellier, France) with a resolution of 36.7 μ m (100kV; 100 μ A) (*Procavia*), at the University Hospital of Lapeyronie MultiDetector CT scanner Lightspeed VCT (Montpellier, France) with a resolution of 420 μ m (140 kV/80 mA) (*Elephas*), and at the Clinique du Parc (Castelnau-le-Lez, France) using MultiDetector CT scanner Somatom *Definition AS*, Siemens Health care with a resolution of 283 μ m (120kV, 100 mA) (*Loxodonta*). Images segmentation and 3D digital reconstructions of petrosals and bony labyrinth were done using Avizo 6.3 (VSG) software.

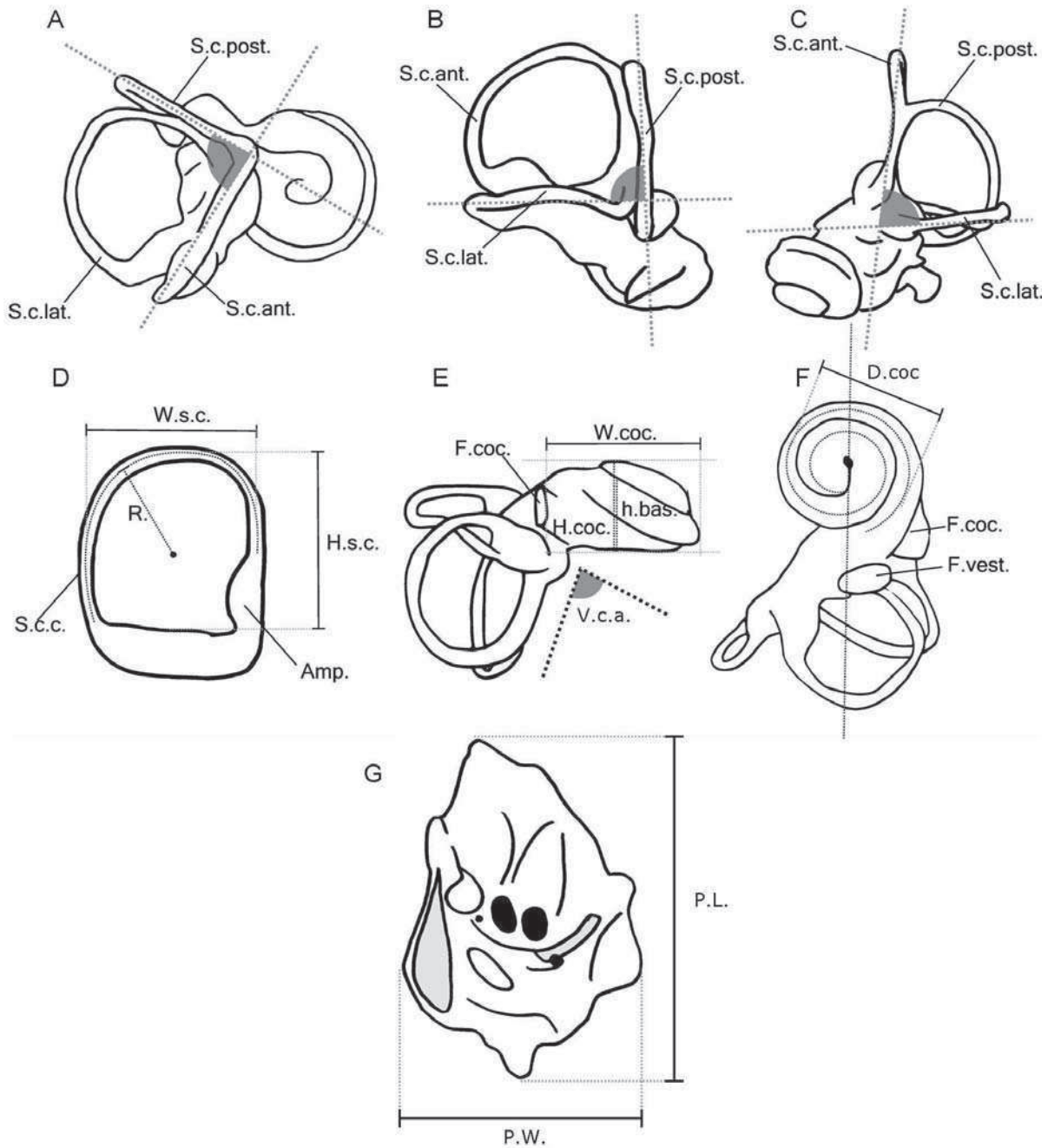


Figure 1. Measurement protocol for the petrosal bone and bony labyrinth (see Material and methods section). Amp.: ampulla ; D.coc.: diameter of the cochlear canal ; F.coc.: fenestra cochleae; F.vest.: fenestra vestibuli; h.bas.: height of the basal turn of the cochlear canal; H.coc.: height of the cochlear canal; H.s.c.: semicircular canal height; P.l.: petrosal length; P.w.: petrosal width; S.c.c.: semicircular canal; S.c.lat.: lateral semicircular canal; S.c.ant.: anterior semicircular canal; S.c.post.: posterior semicircular canal; V.c.a.: vestibulocochlear angle ; W.s.c.: semicircular canal width; W.coc.: width of the cochlear canal.

3.3. Measurements. Measurements of the bony labyrinth (Table 1, Benoit et al., 2013a) were taken using Avizo 6.3 software. Figure 1 sums up the measurement protocol. Semicircular canal plane angles are measured when the plane of each semicircular canals are perpendicular to the field of view (Fig. 1A, B, C). The length of the semicircular canal corresponds to the length of the canal taken at the centre of the lumen of the canal (Fig. 1D). The radius (radius of curvature) of a semicircular canal is half the mean of its width plus its height (Ekdale, 2009). The width of a semicircular canal was measured from the centre of the lumen of each opposing limbs (Fig. 1D). The height of a semicircular canal was taken perpendicular to the respective width, and was measured as the greatest distance from the wall of the vestibule to the centre of the lumen of the canal (Fig. 1D). The cochlear ratio, or aspect ratio of the cochlea (Ekdale, 2009), corresponds to the quotient between the width and the height of the cochlear canal when viewed in profile (Fig. 1E). The relative height of the basal turn (Benoit et al., 2013a) is the ratio between the height of the basal turn of the cochlear canal and the height of the cochlear canal at the level of the maximum height of the spiral when viewed in profile (Fig. 1E). The vestibulo-cochlear angle is the angle between the plane of the basal turn of the cochlear canal and the axis of the common crus (Fig. 1E). The stapedial ratio (Segall, 1970) is the quotient between the length and the width of the fenestra vestibuli (oval window) (Fig. 1F). The greater is this value, the more oval is the fenestra vestibuli. Because the outlines of this aperture mould the shape of the stapedial foot plate, this ratio is also used as a proxy to describe the shape of the stapedial footplates (Segall, 1970). The number of turns of the cochlear spiral (cochlear coiling) corresponds to the number of turns, in degree, accomplished by the cochlear canal from its apex to the end of the primary bony lamina (Fig. 1F) (Geisler and Luo, 1996). The diameter of the cochlear canal corresponds to the width between the posterior-most point of the centre of the lumen of the cochlear canal and the anterior-most one (Fig. 1F). The length of the cochlear canal was

measured along the spiral from its apex to the most proximal end of the primary lamina (Fig. 1F) (Geisler and Luo, 1996). The relative volume of the cochlear canal is the quotient of the volume of the cochlear canal over the total volume of the bony labyrinth (excluding those of the vestibular aqueduct and vestibulocochlear nerve) (Benoit et al., 2013a).

3.4. Low frequency limit estimation. Manoussaki et al. (2008) have proposed a method to estimate the lower limit of hearing of extinct mammals according to the morphology of their cochlear canal. We have used the equation of Manoussaki et al. (2008) to estimate the low frequency limit at 60dB of the taxa of our sample (Table 1). The equation is written:

$$f = f_0 * \exp[-\beta (\rho - 1)]$$

where $f_0=1,507\pm 241\text{Hz}$ and $\beta=0.578\pm 0.167$. The radii ratio (ρ) is the ratio between the radius of the basal turn and the radius of the apical turn of the cochlear canal in apical view (Manoussaki et al., 2008). The radii ratio correlates strongly with the low frequency limit of a mammal: the higher is the radii ratio, the lower is the low frequency limit of hearing (Manoussaki et al., 2008).

3.5. Cladistic analysis. In order to discuss the evolution of the ear region anatomy in Tethytheria, a cladistic analysis was conducted on a new data matrix of 33 basicranial and ear characters and 14 taxa (Annexe 4.4), mainly inspired by the analyses of Court (1990) and Benoit et al. (2013c). Taxon sampling includes *Arsinoitherium* and *Numidotherium* as described below and by Court (1990, 1992a, b) and Court and Jaeger (1991). It also includes the stem proboscideans *Phosphatherium* (ear region coded after Gheerbrant et al., 2005b) and *Moeritherium* (ear region coded after Andrews, 1906; Tassy, 1981; Court, 1994a and osseous inner ear after Tassy, 1981: plate V) as well as Pleistocene Elephantimorpha from the Friesenhahn Cave, Texas, (coded after Ekdale, 2011), the stem sirenian from Chambi (coded

after Benoit et al., 2013c), the basal sirenian *Prorastomus* (coded after Savage et al., 1994; Court, 1994a; Benoit et al., 2013c) and extant Sirenia (coded after Robineau, 1969; Ekdale, 2009; Benoit et al., 2013c), *Desmostylus* (ear region only, coded after Hay, 1915; Uno and Kimura, 2004), and the hyracoid genus *Procavia* (coded after Cifelli, 1982; Kondrashov, 1998a; Ekdale, 2009) (see annexe 4.4). Two Afroinsectiphilia sensu Waddell et al. (2001) were added to the analysis: the Eocene genus *Chambius* (coded after Benoit et al., 2013a) and the living *Orycteropus* (coded after Ekdale, 2009; Wible, 2012). The analysis was rooted with the Cretaceous Eutheria *Zalambdalestes* (coded after Wible et al., 2004; Ekdale and Rowe, 2011) and Marsupialia, based on the Eocene *Mimoperadectes houdei*, the Oligocene *Herpetotherium fugax* and the modern-day's *Didelphis virginia* (coded after Horovitz et al., 2009; Sanchez-Villagra et al., 2007; Ekdale, 2009). The analysis was performed using PAUP4b1 (Swofford 2002) with a branch and bound search. All characters were treated as unordered and equally weighted.

4. Systematic paleontology

For a descriptive purpose, the petrosal bone is usually divided into two parts, the pars cochlearis, which surrounds the cochlear capsule and the pars canalicularis, which surrounds the vestibular capsule and comprises the mastoid apophysis, the facial sulcus and the tegmen tympani. In order to allow comparison with in-situ material, petrosals are described in their hypothetical in-situ orientation. The orientation of the bony labyrinth was simplified to facilitate description and comparisons: the anterior view of the bony labyrinth is orthogonal to the plane of the anterior semicircular canal, the posterior view is orthogonal to the plane of the posterior semicircular canal, and the lateral view is parallel to the plane of the lateral semicircular canal. This orientation is however similar to the natural position of the inner ear

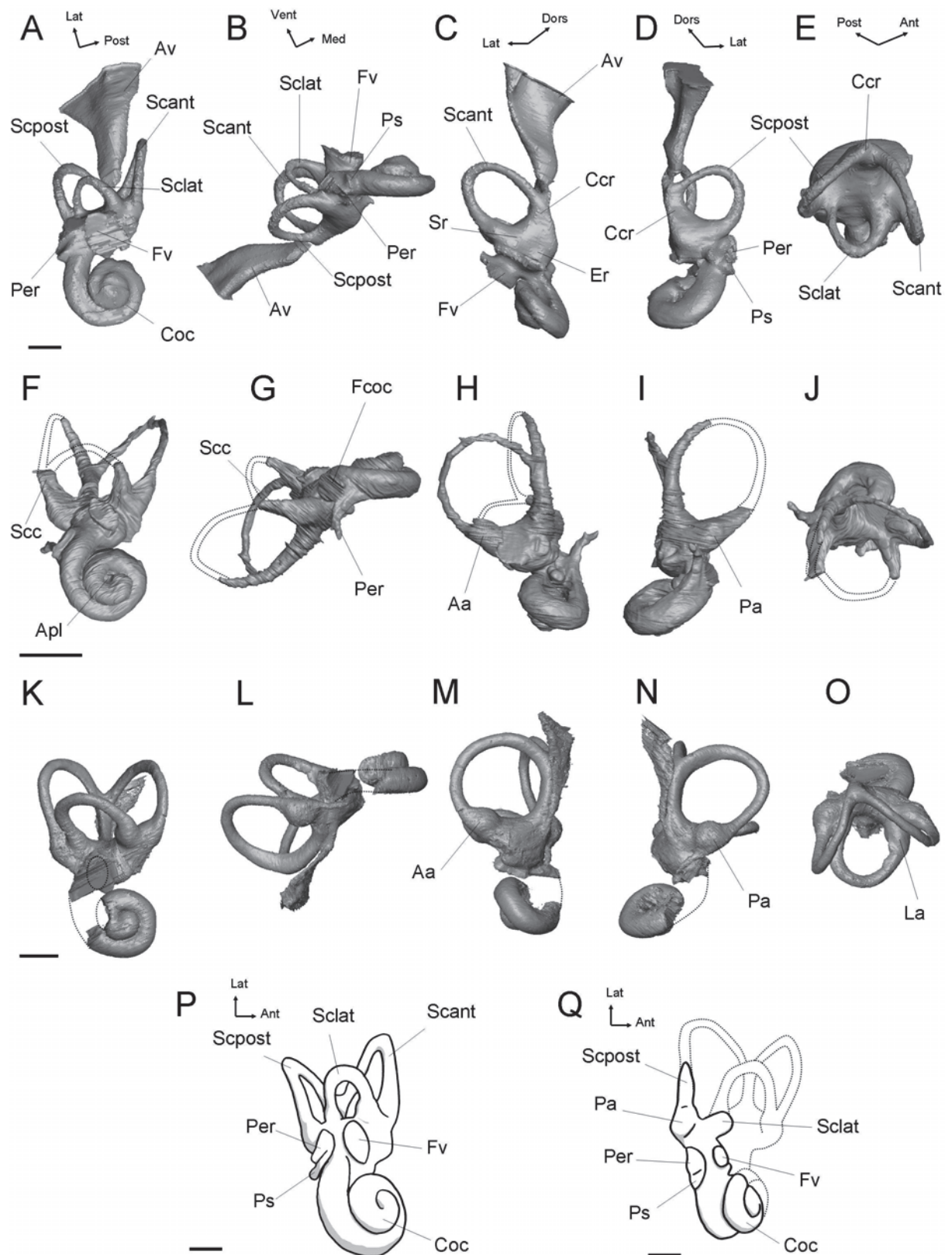


Figure 2. The bony labyrinth of proboscideans and *Arsinoitherium*. CT reconstructed bony labyrinths of *Elephas maximus* (A-E), *Numidotherium koholense* (F-J) and *Arsinoitherium zitteli* (K-O), in cochlear apical (ventral) view (A, F, K), cochlear profile view (B, G, L), anterior view (C, H, M),

posterior view (D, I, N), and dorsal view (E, J, O), and the bony labyrinth of an *Elephantimorpha* indet. (P) and *Moeritherium* sp. (Q) in tympanic view, redrawn after Ekdale (2011) and Tassy (1981, plate V) respectively. Breaks and unknown parts are reconstructed with dotted lines. The labyrinth of *Numidotherium* was mirrored for the purpose of comparison. Scale bars = 4mm. Aa: anterior ampulla; Ant: anterior; Apl: apical lacuna; Av: bony duct for the aquaeductus vestibuli; Coc.: cochlear canal; Ccr: common crus; Dors: dorsal; Er: elliptical recess; Fcoc: bony duct of the fenestra cochleae; Fv: bony duct for the fenestra vestibuli; La: lateral ampulla; Lat: lateral; Med: medial; Pa: posterior ampulla; Per: perilymphatic duct; Post: posterior; Ps: out pocket for perilymphatic sac; Scant: anterior semicircular canal; Scc: secondary common crus; Sclat: lateral semicircular canal; Scpost: posterior semicircular canal; Sr: spherical recess; Vent: ventral.

within the skull. Nomenclatural terms used to describe the petrosal morphology mainly follow MacPhee (1981), Court (1990), and Mead and Fordyce (2009).

Order **Embrithopoda** Andrews, 1906

Family **Arsinoitheriidae** Andrews, 1904

Genus *Arsinotherium* Beadnell, 1902

Species *Arsinotherium zitteli* Beadnell, 1902

4.1. Description. The bony labyrinth of *Arsinotherium* BMNH 8800 is almost fully preserved except at the level of the basis of the cochlear canal (Fig. 2K-O). The area of the bony channels for the fenestra cochleae and the cochlear canaliculus is broken but the corresponding apertures on the petrosal are secondarily fused into a unique perilymphatic foramen (Court, 1990). Thus we could be confident that the bony channel for the cochlear canaliculus was fully merged with the fenestra cochleae, as in elephants. The volume of the

preserved part of the cochlear canal participates to less than 30% of the total bony labyrinth volume (Table 1). Estimation of the cochlear coiling suggests that the cochlear canal may have completed about two full whorls (720°). The estimated aspect ratio of the cochlear canal is low (0.45) which testifies to the rather flattened aspect of the cochlear canal when viewed in profile (Fig. 2L). The apex of the cochlear canal is circular in cross section. There is no trace of the secondary bony lamina.

The vestibule is well preserved, except at the level of the fenestra vestibuli. According to Court (1990), the stapedial ratio equals 1.6. The bulges for the recessus sphericus (spherical recess) and the recessus ellipticus (elliptical recess) are separated by a shallow notch. The ampullae are well marked, as in *Prorastomus* (Benoit et al., 2013c) and *Numidothorium*. The semicircular canals do not undulate significantly. The bony channel for the aquaeductus vestibuli runs parallel to the common crus and is flattened distally. All semicircular canal planes make acute angle with one another, contrary to what is observed in *Procavia* (Table 1). The anterior canal defines a circular space in anterior view (Fig. 2M). It is the largest in terms of radius but the posterior canal is longer (Table 1). The bony channels for the anterior and posterior canals are flattened when approaching the crus commune (Fig. 2M-O). The posterior canal defines a rather elliptical shape in posterior view (Fig. 2N), as in *Prorastomus* (Benoit et al., 2013c). The lateral canal is also elliptical. It is by far the smallest of the three canals, though it is not as reduced as that of extant proboscideans (Fig. 2E, 0; Spoor and Thewissen, 2008). The posterior limb of the lateral semicircular canal enters the vestibule separately from the posterior ampulla. Consequently, there is no secondary common crus.

Order **Proboscidea** Illiger, 1811

Family **Numitheriidae** Shoshani and Tassy, 1992

Genus *Numidothorium* Jaeger in Mahboubi et al., 1986

Species *Numidotherium koholense* Jaeger in Mahboubi et al., 1986

4.2. Description.

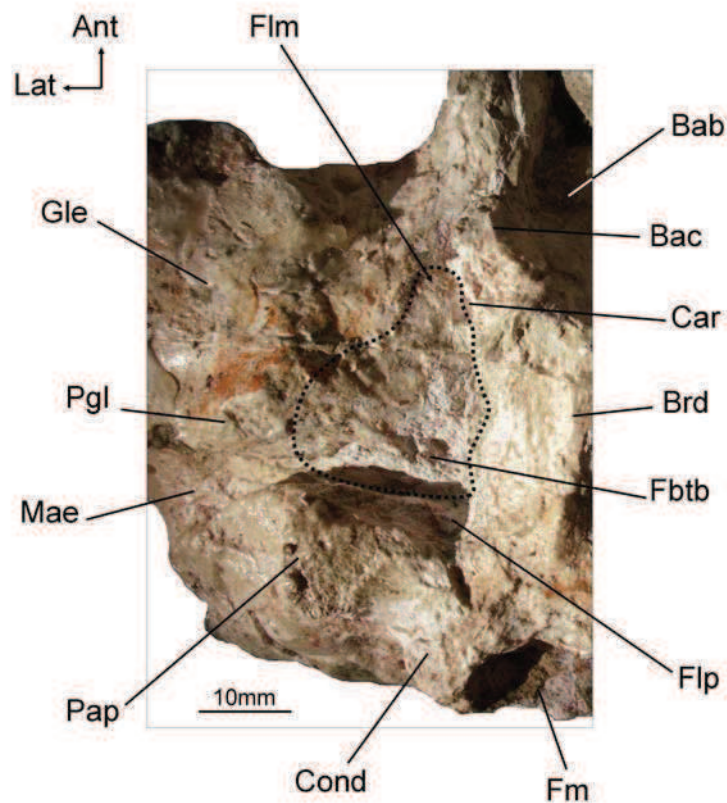


Figure 3. The basicranium of *Numidotherium koholense* (UOK5). Bab: basisphenoid basin; Bac: basisphenoid crest; Brd: basioccipital medial ridge; Car: carotid notch for the internal carotid artery; Cond.: occipital condyle; Fbtb: fibrous texture of the bulla; Flm: location of the medium lacerate foramen (under the bulla; Flp: posterior lacerate foramen; Fm: foramen magnum; Gl: glenoid fossa; Mae: external auditory meatus; Pap: paroccipital process; Pgl: postglenoid process. Doted line: outlines of the tympanic bulla.

4.2.1. Bulla. The left tympanic bulla is ossified in the skull of the specimen UOK5 (Fig. 3). It is conical and fibrous, as in extant proboscideans. Rostromedially, it contacts the small projection of the basioccipital crest, as in *Moeritherium* (Asher et al., 2003). It results in a basisphenoid contribution to the bulla. The point of entry of the internal carotid artery in

Numidotherium may have been medial to the medium lacerate foramen (foramen lacerum medius), where a medial notch is visible (Fig. 3). CT images also reveal the presence of a huge expansion of the bullar cavity within the exoccipital bone (Annexe 4.5), which could be homologous to the paratympanic cavity of *Moeritherium* (Court, 1994a) and to the epitympanic sinus of the exoccipital of extant elephants (Van der Klaauw, 1931). The hypoglossal foramen (for cranial nerve XII) is indistinguishable from the posterior lacerate foramen (foramen lacerum posterius), as in *Moeritherium* and Elephantimorpha (Tassy, 1981; Gheerbrant et al., 2005b). The external auditory meatus is deeply excavated into the squamosal, but there is no clear evidence that the postglenoid process abuts the paroccipital process as in some specimens of *Arsinoitherium*, *Moeritherium* and extant elephants (Court, 1992b; Gheerbrant et al., 2005b).

4.2.2. Petrosal, ventral (tympanic) face (Fig. 4A). The ventral or tympanic face of the petrosal allows the observation of the fenestra vestibuli (oval window) which received the stapes, and the fenestra cochleae (round window) for the secondary tympanic membrane. As in modern proboscideans (Ekdale, 2011), both apertures look very small with respect to the dimensions of the petrosal. The fenestra cochleae is oriented posteriomediaally with respect to the fenestra vestibuli, which is oriented more ventrolaterally. Both windows are separated by a thick crista interfenestralis which extends forward to the promontorium cochleae (promontory). The promontory is a smooth tear-drop shaped structure made of dense bone which houses the cochlear canal. Caudally to the fenestra cochleae is the cochlear canaliculus (canaliculus cochleae) that drained the perilymphatic fluid to the subarachnoid space. As already noted by Court and Jaeger (1991), it is well separated from the fenestra cochleae by the processus recessus (septum metacochleare), as in *Phosphatherium* and *Prorastomus* (Savage et al., 1994; Court, 1994a; Gheerbrant et al., 2005b). The fenestra vestibuli is oval (stapedial ratio = 1.81) and opens ventrally. Mediorostrally to the promontory, a deep sulcus

oriented toward the carotid foramen excavates the pars cochlearis. It is here referred to the transpromontory sulcus which carried the internal carotid artery in life. Medially to this sulcus, there is another short sulcus, maybe for the sinus petrosus inferius. No sulcus for the stapedial artery can be identified. There is no rostral tympanic process of the petrosal medio-rostral to the fenestra cochleae. Caudally to the fenestra cochleae, the caudal tympanic process of the petrosal is short and robust, as in other Paenungulata (Cifelli, 1982; Court, 1990; Benoit et al., 2013c). More laterally, the tympanohyal process is also short and robust. Both processes are separated by the stylomastoid notch for the exit of the facial nerve (cranial nerve VII). The region of the facial sulcus (sulcus facialis), epitympanic recess (recessus epitympanicus) and the stapedial muscle fossa (fossa muscularis minor), located on the ventral side of the pars canalicularis, just lateral to the fenestra vestibuli, is broken. Laterally, a short portion of the facial sulcus (for the facial nerve, cranial nerve VII) is observable at the level of the secondary facial foramen. The secondary facial foramen is located rostromedially with respect to the fenestra vestibuli. This foramen is bridged ventrally by a thin bony septum. Rostrally to this foramen, the canalis Fallopii for the greater petrosal nerve (cranial nerve VII), is widely opened ventrally, as in *Elephantimorpha*, *Prorastomus* and *Arsinoitherium*. However, in *Prorastomus* and *Arsinoitherium* the secondary facial foramen is fully opened ventrally since there is no such bony septum (Court, 1990; Benoit et al., 2013c). The canalis Fallopii is linked to the foramen acusticum superius via the pseudotympanic aperture of the facial foramen in *Numidootherium*, as in *Arsinoitherium* and sirenians (Court, 1990; Benoit et al., 2013c). The canalis Fallopii ends rostrally by a deep notch in the rostromedial margin of the petrosal. This notch seems homologous to the hiatus Fallopii for the greater petrosal nerve (cranial nerve VII). So, as in *Prorastomus*, *Arsinoitherium*, and extant Tethytheria, there is no real foramen for the hiatus Fallopii but a simple fallopian notch instead (Benoit et al., 2013c). A true hiatus Fallopii is present in *Phosphatherium* (Gheerbrant et al, 2005b) and Hyracoidea

(Cifelli, 1982). The fallopian notch is situated on the rostral apex of the petrosal. The tegmen tympani is greatly inflated in a large squared structure named the tegmen process by Court (1990). This process of the tegmen tympani is also present in modern proboscideans, *Prorastomus* and *Arsinoitherium* (Court, 1990; Benoit et al, 2013c). It is separated from the pars cochlearis by the widely opened canalis Fallopii. The tegmen process is slightly curved rostromedially and S-shaped in ventral view. The dorsomedial wall of this process bears an anteroposteriorly elongated and deep fossa for the tensor tympani muscle, and a rounded articulation facet for the anterior crus of the tympanic bulla (Fig. 4B). Rostrally, the tegmen process may have abutted the squamosal, as in *Arsinoitherium* and *Prorastomus* (Court, 1990).

4.2.3. Petrosal, cerebrale face (Fig. 4B). The cerebrale face is badly crushed at the level of the crista petrosa (cerebro-cerebellar crest). Medially, the deep fallopian notch is observable.

4.2.4. Petrosal, cerebellar face (Fig. 4C). The main feature of the cerebellar face is the deep internal auditory meatus. This meatus is oval mediolaterally and is divided into two major foramina. The greater and more rostromedial one is the foramen acusticum superius, which is the dorsal continuation of the pseudotympanic facial foramen for the cranial nerve VII. The caudal-most acoustic foramen is the foramen acusticum inferius which allows the path of the vestibulocochlear nerve (cranial nerve VIII) into the bony labyrinth. Both foramina are separated by a thin transverse septum, the crista falciformis (or crista transversa), which is located deep into the internal auditory meatus, as in Elephantimorpha, *Desmostylus* and *Arsinoitherium* (Court, 1990; Uno and Kimura, 2004; Ekdale, 2011). In Sirenia and Hyracoidea, this bony septum is formed by a rather thick piece of bone located at the mouth of the internal auditory meatus (Kondrashov, 1998a; Benoit et al., 2013c). The internal acoustic meatus is bounded rostrally by the lips of prefacial commissure, which covers the passage of the facial nerve to the tympanic face. The subarcuate fossa is very shallow, as in

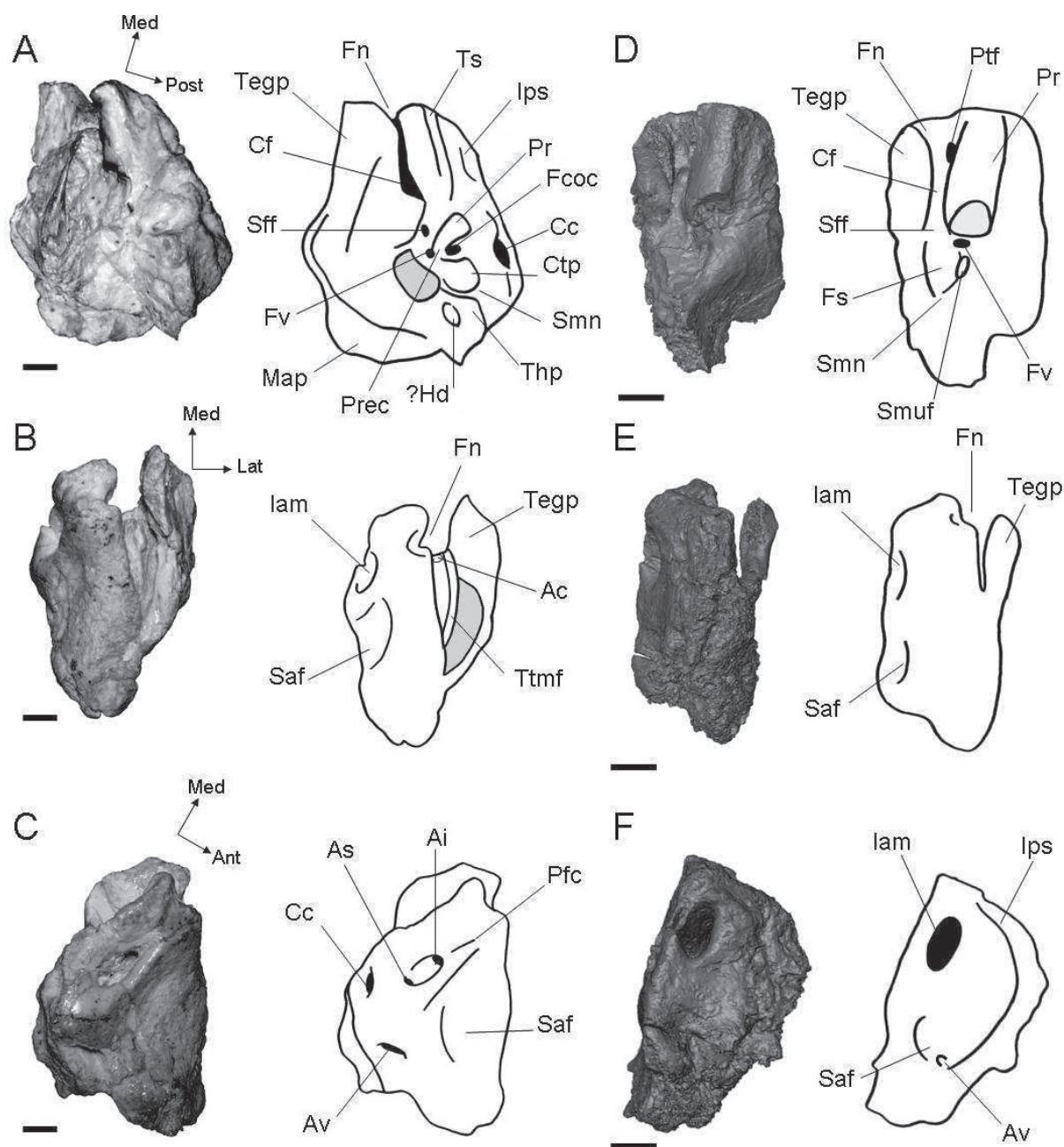


Figure 4. The petrosal of *Numidothierium koholense* (A, B, C) and CT reconstruction of the petrosal of *Arsinoitherium zitteli* (E, F, G), in tympanic (A, E), cerebral (B, F) and cerebellar (C, G) views. Scale bars: 5mm. Drawing not to scale. Broken areas in grey. Ac: articular facet for the anterior crus of the tympanic; Ai: foramen acusticum inferius; Ant: anterior; As: foramen acusticum superius; Av: aquaeductus vestibuli; Cc: cochlear canaliculus; Cf: Canalis Fallopii; Ctp: caudal tympanic process; Fcoc: fenestra cochleae; Fn: fallopian notch; Fs: facial sulcus; Fv: fenestra vestibuli; Hd: attachment fossa for the hyoid cartilage; Iam: internal auditory meatus; Ips: inferior petrosal sinus; Lat: lateral; Map: mastoid apophysis; Med: medial; Post: posterior; Pfc: prefacial commissure; Pr: promontory;

Prec: processus recessus; Ptf: pseudotympanic foramen; Saf: subarcuate fossa; Sff: secondary facial foramen; Smn: stylomastoid notch; Smuf: stapedial muscle fossa; Tegrp: tegmen process; Thp: tympanohyal process; Ts.: transpromontory sulcus; Ttmf: tensor tympani muscle fossa.

Moeritherium, *Arsinoitherium*, *Prorastomus* and extant Tethytheria (Court, 1994a). On the contrary, it is a bit deeper in hyraxes and *Phosphatherium* (Gheerbrant et al., 2005b). There is no petromastoid canal at the bottom of the subarcuate fossa. The aquaeductus vestibuli (endolymphatic duct) and the cochlear canaliculus (perilymphatic duct) are two slit-like posteromedial openings that open very close to one another. There is no observable sulcus that could correspond to any of the middle ear venous sinus, neither medially nor caudolaterally.

4.2.5. Bony labyrinth (Fig. 2F-J). The inner ear of *Numidothierium* have been digitally reconstructed based on CT images of the isolated petrosal described above. It is nearly complete, with few parts of the posterior and lateral semicircular canals missing.

The cochlear canal of *Numidothierium* (Fig. 2F, G) was already described by Court (1992a). Only a short reappraisal is made here. The cochlear canal completes 1.62 whorls (584°) (1.5 turns on the specimen described by Court, 1992a) which is far less than in *Moeritherium* and modern proboscideans (Fig. 2P, Q) in which it completes two whorls or more (Ekdale, 2009; Court, 1992a, 1994a; Table 1). Its aspect ratio is 0.51 (0.52 in the specimen of Court (1992a)). This value is smaller than that of *Moeritherium* (0.72) and *Procavia* (Table 1; Ekdale, 2009; Court, 1992a). The apex of the cochlear canal is thick and circular in section. In ventral view, the cochlear canal displays a small apical lacuna (Fig. 2F) which is absent on the specimen described by Court (1992a), as well as in *Moeritherium* (Tassy, 1981: Plate V), extinct Elephantimorpha (Ekdale, 2011) (Fig. 2P, Q) and extant elephants (Fig. 2A). It means that the cochlear canal is less tightly coiled on our specimen.

There is no observable furrow for the secondary bony lamina. However, this structure is undoubtedly observable on the natural cast of the cochlear canal described by Court (1992a) and maybe this structure was too thin or too delicate to be seen on CT slices. The bony channel for the cochlear canaliculus and the fenestra cochleae are well separated distally but not proximally where they are very close to one another, as in *Prorastomus* (Benoit et al., 2013c).

The bony vestibule of *Numidotherium* can be distinguished from those of *Moeritherium* and Elephantimorpha by the slender aspect of the semicircular canals (Fig. 2P, Q; see also Hyrtl, 1845). The ampullae are well marked, as in *Arsinoitherium*, whereas in modern proboscideans they are more difficult to distinguish from the vestibule (Fig. 2). The anterior canal is the only one preserved. It seems to be slightly curved. The anterior semicircular canal was probably the largest in terms of radius, but not in terms of length because the estimated length of the posterior semicircular canal is larger (Table 1). The dorsal limbs of the anterior and posterior semicircular canals are fused into a common crus which is slender and less stubby than in extant elephants (Fig. 2D, I, N). The lateral canal was probably the smallest canal, but it was proportionally greater than in *Arsinoitherium*, *Elephas* and *Loxodonta* (Table 1). Finally, it appears that the ampullar limb of the posterior canal and the posterior limb of the lateral canal are fused at the level of their entry into the vestibule (Fig. 2F, G). The so formed structure is called the secondary common crus (crus communis secundaria). This structure is absent in *Moeritherium* and extant and extinct elephantimorphs (Fig. 2P, Q).

		Petrosal			Cochlear canal							
		Length	Width	Length	Stapedial ratio	Cochlear coiling	Cochlear ratio	Length	Diameter	Height of the basal turn	Radii ratio	Relative volume
Embrithopoda	<i>Arsinoitherium</i>	57	33	20	1,6**	720°	0,45	23,22e	7,53	0,62	9,17	30%e
Proboscidea	<i>Elephas</i>	NA	NA	28	1,59	793°	0,55	38,10	10,16	0,51	8,8***	0,26
	<i>Loxodonta</i>	87	37	30	1,53	670°	0,49	39,05	9,81	0,54	7,01	0,46
	Fossil Elephantoidea*	NA	NA	26	1,80	765°	0,42	13,94	13,70	NA	NA	0,31
	<i>Numidotherium</i>	38	27	16	1,81	584°	0,51	16,66	5,66	0,61	3,55	0,44
Sirenia	Chambi specimen	18	14	11	1,95	900°	0,67	24,50	5,97	0,51	4,80	62%e
	<i>Prorastomus</i>	37	39	15	1,54	550°	0,34	15,80	7,09	0,80	2,36	0,50
	<i>Dugong</i>	50	42	16	NA	514°	0,57	22,08	9,54	0,68	2,86	NA
	<i>Trichechus*</i>	NA	NA	19	1,60	407°	0,55	22,46	NA	NA	NA	0,71
Hyracoidea	<i>Procavia</i>	12	11	5	1,74	1234°	0,75	11,03	2,32	0,49	5,00	0,46
		Vestibulo cochlear angle	Semicircular canal angles				Semicircular canal length			Semicircular canal radius		
			Lateral-anterior	Lateral-posterior	Anterior-posterior	Mean angle	Anterior	Lateral	Posterior	Anterior	Lateral	Posterior
Embrithopoda	<i>Arsinoitherium</i>	141°	72°	83°	82°	79°	14,50	10,41	15,77	4,44	3,18	4, 07
Proboscidea	<i>Elephas</i>	124°	67°	86°	63°	72°	18,90	10,15	14,36	4,19	2,58	3, 73
	<i>Loxodonta</i>	136°	66°	93°	72°	77°	16,20	8,22	16,54	4,70	0,29	4,7 9
	Fossil Elephantoidea*	NA	66°	93°	74°	78°	24,57	24,28	12,54	4,99	2,67	5,51
	<i>Numidotherium</i>	99°	82°e	92°e	75°	83°	12,17	NA	14,44e	3,27	2,46e	3, 21e
Sirenia	Chambi specimen	127°	80°	90°	84°	85°	6,17	6 ,76	6,35	1,82	1,89	1,70
	<i>Prorastomus</i>	108°	69°	91°	82°	81°	10,35	12,10	11,42	2,84	3,01	2, 96
	<i>Dugong</i>	128°	78°	86°	103°	89°	8,28	8,22	7,10	2,85	2,57	2,41
	<i>Trichechus*</i>	NA	52°	78°	85°	72°	17,31	14,20	16,53	4,30	4,46	3,54
Hyracoidea	<i>Procavia</i>	128°	88°	92°	100°	93°	3,92	2,74	3,65	1,01	0,72	0,99

Table 1. Measurements of the petrosal bone and bony labyrinth. Linear measurements are in mm. *: after Ekdale (2009). **: after Benoit et al. (2013c). ***: after Manoussaki et al. (2008). e: estimated.

5. Discussion

5.1. *Arsinoitherium* as a proboscidean. Because *Arsinoitherium* displays an unusual mosaic of derived, primitive and autapomorphic traits, its affinities have long been and are always debated (Gheerbrant et al., 2005a). Nevertheless, since the studies of Tassy and Shoshani (1988) and Court (1990, 1992b) its affinity to Tethytheria is consensually admitted. More discussed is its affinity to proboscideans. While most cladistic analyses relate it to Proboscidea (e.g. Court, 1992b; Fischer and Tassy, 1993; Asher et al., 2003), some of them

branch it to Sirenia (Seiffert, 2007) or at the base of the tethytherian clade (Gheerbrant et al., 2005b; Gheerbrant, 2009). Based on the ear region morphology only, Court (1990) found in his cladistic analysis that *Arsinoitherium* was best placed as the sister-group of Proboscidea. This relationship was supported by the shared presence of a fusion of the cochlear canaliculus with the medial margin of the fenestra cochleae, which finally proves to be a convergent feature in Proboscidea, Sirenia and Embrithopoda (Court and Jaeger, 1991; Fischer and Tassy, 1993; Court, 1994a). Since this time no reappraisal of the evolution of the ear region in Tethytheria has been made, although many new fossils of stem Tethytheria preserving the ear region have been studied (Gheerbrant et al., 2005b, Benoit et al., 2013c). In the light of these new data and of the new characters highlighted by the descriptions of the middle and osseous inner ear of *Numidotherium* and *Arsinoitherium* made above, we performed a new cladistic analysis (see material and methods) in order to update our current knowledge about the evolution of the ear region across Tethytheria.

A first cladistic analysis (Fig. 5.A; length: 71, retention index (RI): 0.66, consistency index (CI): 0.59, homoplasy index (HI): 0.51, rescaled consistency index (RC): 0.39) supports the inclusion of *Arsinoitherium* within Proboscidea. In this analysis, *Arsinoitherium* forms a clade with *Moeritherium* and the Elephantimorpha to the exclusion of *Phosphatherium* and *Numidotherium*, resulting in the paraphyly of Proboscidea. One non-homoplastic (NH) character supports this clade: the thick and stocky aspect of semicircular canals (32(1)). Additionally, four homoplastic (H) characters also support this clade: the absence of foramen ovale (3(0)), the fusion of the cochlear canaliculus with the fenestra cochleae (16(1)), the loss of the secondary common crus (27(0)), and the shape of the dorsal limb of the vertical (anterior and posterior) semicircular canals which become more flattened than cylindrical (33(1)). In accelerated transformation optimization (ACCTRAN), the fusion of the posttympanic and postglenoid process (6(1)H), the round shape of the fenestra vestibuli

(15(1)H) and the reduced contribution of the cochlear canal to the volume of the bony labyrinth (less than 30% of the bony labyrinth volume) (25(1)NH), also support this grouping.

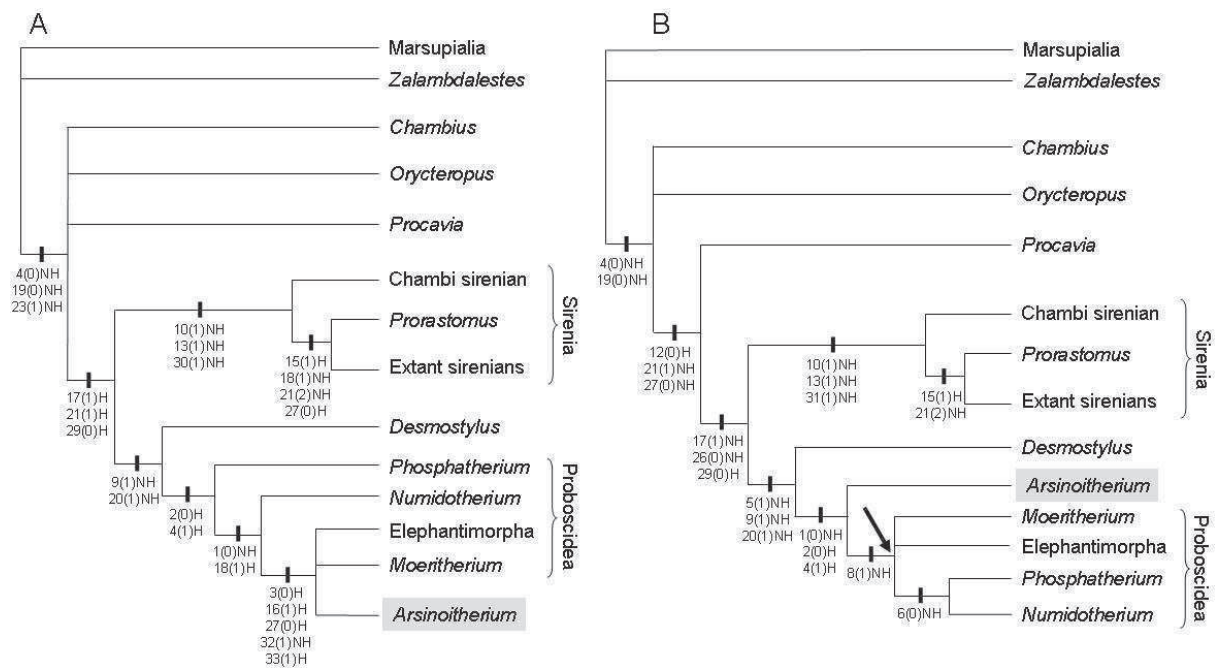


Figure 5. Results of the cladistic analyses. A, without constraint (strict consensus of nine trees, trees length: 71, RI: 0.66, CI: 0.59, HI: 0.51, RC: 0.39); B, constraining the monophyly of Proboscidea (strict consensus of six trees, trees length: 75, RI: 0.62, CI: 0.56, HI: 0.53, RC: 0.35). The arrow shows the constraint. H: homoplasic character, NH: non-homoplasic character.

This unconstrained analysis supports the inclusion of *Arsinoitherium* within Proboscidea, but this result conflicts with the great amount of synapomorphies seen elsewhere on the skeleton (e.g., presence of enlarged incisors forming tusks) which strongly supports the monophyly of Proboscidea (Gheerbrant et al., 2005b; Gheerbrant, 2009). When constraining the monophyly of Proboscidea, *Arsinoitherium* branches as the sister-group of Proboscidea (Fig. 5B; length: 75, RI: 0.62, CI: 0.56, HI: 0.53, RC: 0.35). This branching is supported by one NH character: the absence of a hypoglossal foramen (1(0), with a reversion in *Phosphatherium*); and two H characters: the extreme reduction of the paroccipital process

(2(0)H, with a reversion in *Moeritherium*) and the presence of a postglenoid foramen (or any other ventral opening for the temporal sinus) (4(1)). *Desmostylus* branches as the sister taxa to the proboscideans-arsinoitheres clade. The monophyly of this grouping is supported by three NH characters: the location of the external auditory meatus deep into the squamosal bone (5(1), with a reversion in *Phosphatherium*), the ossification of the bulla (9(1)) and the reduction of the crista falciformis (20(1)).

This constrained analysis, based on the ear region characters only, again supports a close relationship between *Arsinoitherium* and Proboscidea to the exclusion of all other Tethytheria. Based on the fusion of the cochlear canaliculus with the fenestra cochleae, Court (1990, 1992b) has already proposed this character as a synapomorphy of the petrosal anatomy to support an (Embrithopoda, Proboscidea) clade. However, it seems to be convergent in fact in *Arsinoitherium*, Sirenians and Proboscideans (Court and Jaeger, 1991; Fischer and Tassy, 1993; Court, 1994a; Gheerbrant et al., 2005b). Likewise, our analysis highlights three basicranial characters that support this relationship (characters 1, 2 and 4), but only one of them (the presence of a ventral opening for the temporal sinus canal, character 4(1)) is present in *Arsinoitherium* and in all Paleogene proboscideans coded here, especially *Phosphatherium*. Noteworthy, removing the more advanced proboscideans (*Moeritherium* and Elephantimorpha) from the constrained analysis in order to avoid homoplasy does not alter this grouping and reveals that characters 2 (absence of paroccipital process, H) and 4 (presence of a ventral opening for the temporal sinus canal, NH) definitely support the close relationship between *Arsinoitherium* and Proboscidea. Court (1992b) has also pointed out many shared derived traits of the skull in *Arsinoitherium* and proboscideans which also strongly support a tight phylogenetic link (i.e. reduction of the orbital exposure of the palatine, sphenopalatine foramen notching the caudal margin of the maxilla, ethmoid foramen located underneath the crista orbitotemporalis, posttympanic process of the squamosal

approaching the postglenoid process, paroccipital process vestigial or absent and hypoglossal foramen fused to the posterior lacerate foramen). Finally, and despite the strong homoplasy highlighted by our analyses, ear region characters are still supporting a close phylogenetic link between Embrithopoda and Proboscidea, rather than with Sirenia or Desmotylia, or branching them as a basal offshoot of stem Tethytheria.

5.2. Homoplasy in the ear region of Tethytheria. In terms of morphology, Proboscidea is one of the most strongly supported clade among Mammalia (Gheerbrant et al., 2005b; Gheerbrant, 2009) and their commonly proven monophyly raises no doubt. The branching of *Arsinoitherium* with advanced proboscideans in our first analysis, making them paraphyletic, undoubtedly results from convergences. Interestingly, when investigating the constrained analysis with a delayed transformation scenario (DELTRAN), we found that nearly all the characters which support the (*Arsinoitherium*, *Moeritherium*, Elephantimorpha) clade in the unconstrained assumption are autapomorphic to *Arsinoitherium* in the constrained analysis. Indeed, in DELTRAN optimization, the absence of foramen ovale (3(0)), the merging of the fenestra cochleae with the cochlear canaliculus (16(1)), the stocky aspect of the semicircular canals (32(1)) and the flattened shape of the crural limbs of the anterior and posterior canals (33(1)) appear convergently in the branches leading to *Arsinoitherium* and to Elephantimorpha. This result and the fact that the constrained trees are four steps longer than the unconstrained ones illustrate the great amount of homoplasy accumulated in the ear region of Embrithopoda and Proboscidea through times.

One of the most emblematic convergences that occurred in the ear region of Tethytheria is the fusion of the cochlear canaliculus and the fenestra cochleae in extant proboscideans and sirenians and in the embrithopod *Arsinoitherium* (character 16). This character was first thought to be a synapomorphy of Tethytheria (Fischer, 1990) before subsequent studies demonstrated that this fusion was absent in the stem proboscidean

Numidothorium (Court and Jaeger, 1991). Then, discrete fenestra cochleae and cochlear canaliculus were observed in the stem sirenian *Prorastomus* (Savage et al., 1994; Court, 1994a) and in the proboscidean *Phosphatherium* (Gheerbrant et al., 2005b), further demonstrating the convergence of this character among Tethytheria (including Embrithopoda). Nevertheless, a recent reappraisal of the osseous inner ear anatomy of *Prorastomus* (Benoit et al., 2013c) shows that while the openings for the cochlear canaliculus and the fenestra cochleae are well separated by a thick processus recessus on the petrosal, the point of entry of their respective bony channel into the scala tympani are located very close to one another, as in *Numidothorium* (Fig. 2G; Benoit et al., 2013c). As it is illustrated in both cladistic analyses, this partial fusion could represent the ancestral state for Tethytheria (Fig. 5, 17(1)H). The convergent evolution toward a fusion of both channels in each tethytherian order could hence be the result of a parallelism.

Another character is the shape of the fenestra vestibuli (character 15). The fenestra vestibuli (oval window), is primitively oval (stapedial ratio = 1.8) in placental mammals (Segall, 1970; Ekdale 2009). It has been proposed that a stapedial ratio of 1.6, which corresponds to a more rounded fenestra vestibuli, could represent a synapomorphy of Tethytheria because it is present in some Elephantimorpha, extant Sirenia and *Arsinoitherium* (Ekdale, 2009). As it was described above, the value of the stapedial ratio in *Numidothorium* approximates 1.8, while the stapedial ratio of elephantimorphs ranges from a 1.4 to 2.1 with a mean of 1.8 (Ekdale, 2011). Moreover, the stapedial ratio of the basal-most sea-cow from the Eocene of Chambi equals 1.95 (Benoit et al., 2013c). Consequently, this ratio seems to have reached a value exceeding 1.8 in the ancestor of tethytherians, a primitive condition for placental mammals (Ekdale, 2009). So, the presence of a round fenestra vestibuli seems not to be a shared derived trait of Tethytheria but have been convergently acquired instead.

Depending on the character optimization, the presence of a tegmen process (character 14) supports the relationship between *Arsinoitherium* and Proboscidea, but it is also convergently present in *Prorastomus*. This structure was defined by Court (1990) to describe an inflated and squared process of the tegmen tympani in *Arsinoitherium*. This tegmen process is separated from the pars cochlearis by the fallopian canal, which is ventrally opened (Fig. 6C). When the tegmen process is present, the hiatus Fallopii is not fully enclosed within the petrosal and becomes a simple notch (fallopian notch) at the rostral apex of the petrosal (Fig. 6C). Thus, the presence or absence of this process is highly dependent to that of the hiatus Fallopii on the petrosal. Court (1990) identifies the tegmen process solely in *Arsinoitherium* but a similar process is observable in *Prorastomus* (Benoit et al., 2013c) and *Numidootherium* (Fig. 4AB), although in *Numidootherium* the facial canal remains bridged ventrally by a thin septum and a discrete secondary facial foramen is present (Fig. 4A, Fig. 6B). In the same manner, an inflated tegmen process of the tegmen tympani is present in Elephantimorpha (Fig. 6B) but the ventral closure of the facial canal is variable because the tegmen process sometimes secondarily touches the pars cochlearis (Ekdale, 2011). Finally, a true foramen for the hiatus Fallopii (character 18) is present in the stem proboscidean *Phosphatherium* (Gheerbrant et al., 2005b) which implies that the tegmen process is likely (but not definitely) absent. Among sirenians, the tegmen process is present and the hiatus Fallopii absent in *Prorastomus*, whereas the tegmen process is absent and a relictual hiatus Fallopii is present in the more basal sirenian from the Eocene of Chambi (Benoit et al., 2013c). As a consequence and according to our analysis, a true foramen for the hiatus Fallopii seems to be the primitive condition for Tethytheria but the presence of a squared and massive tegmen process seems to be a convergent feature at least in *Prorastomus* and the clade (*Arsinoitherium*, Proboscidea).

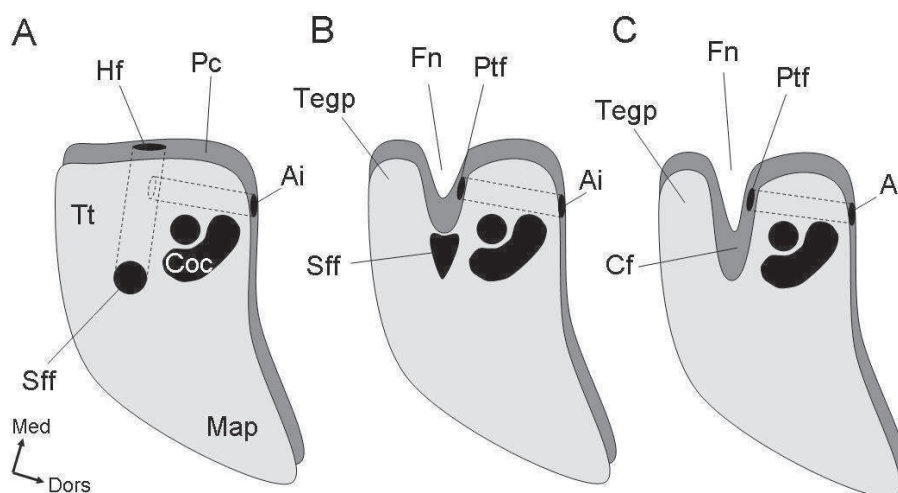


Figure 6. Schematic drawing of the convergent evolution of the tegmen process in Tethytheria. Each drawing is a schematic mediolateral section of a petrosal. A, in the primitive mammalian condition, the tegmen tympani and the pars cochlearis are fused. There is no tegmen process. B, in the condition seen in *Numidothorium* a large part of the tegmen tympani forms the squared tegmen process which is separated from the pars cochlearis by the large canalis Fallopii. However, it still remains a thin bony septum that encloses the secondary facial foramen. C, in the condition seen in *Arsinoitherium*, *Prorastomus* (after Benoit et al., 2013c) and some Elephantimorpha (Ekdale, 2011), the morphology of the tegmen process is similar to that in *Numidothorium*, but the secondary facial foramen is widely opened ventrally. Ai: foramen acusticum inferius; Cf: Canalis Fallopii; Coc: cochlear canal; Fn: fallopian notch; Hf: hiatus Fallopii; Map: mastoid apophysis; Pc: pars cochlearis; Ptf: pseudotympanic foramen; Sff: secondary facial foramen; Tegp: tegmen process; Tt: tegmen tympani.

The petrosal of *Numidothorium* is unique because of the presence of a possible transpromontory sulcus on its pars cochlearis (character 11). This sulcus is supposed to carry the internal carotid artery (Van der Klaauw, 1931; Wible, 1986). Its presence in *Numidothorium* suggests that this artery used to run laterally to the promontory in primitive

proboscideans (transpromontorial or lateral course) whereas it runs medially within the medial wall of the bulla (perbullar course) in extant elephants, sea-cows and extrabullar in hyracoids (Van der Klaauw, 1931; Wible, 1986; Fischer, 1989b; Court, 1992b). The presence of a transpromontory sulcus (lateral course of the carotid artery) is considered primitive for Placentalia (Wible, 1986) and *Numidothorium* would accordingly be primitive for this trait. However, neither the petrosal of *Arsinoitherium* (Court, 1990) nor that of any other stem Tethytheria displays a transpromontory sulcus (Benoit et al., 2013c; Gheerbrant et al., 2005b). Our analysis thus suggests that this primitive feature was autapomorphically reacquired by *Numidothorium* only, but it seems even likely that this sulcus could have carried anything but a functional artery, such as the internal carotid nerve for example (MacPhee and Cartmill, 1986).

Finally, *Arsinoitherium* shares with extant elephants (but not with *Numidothorium*) a rather thickened and stocky aspect of the semicircular canals (character 32). It has often been proposed that the morphology of the bony vestibular apparatus could be strongly influenced by the locomotion behaviour (Spoor and Thewissen, 2008; Walker et al., 2008). The way *Arsinoitherium* used to live and move is always on debate (Sanders et al., 2010b). It was first reconstructed as a large graviportal mammal such as extant elephants (Andrews, 1906), but a later meticulous morpho-functional study of the skeleton showed that the pelvic girdle - composed of unfused sacral vertebrae, delicate innominates and weak hind limbs musculature- could allow only short terrestrial incursions for foraging (Court, 1993). This last author argued that *Arsinoitherium* was in fact a semi-aquatic mammal which used the buoyancy of the water to support its weight. Even if it is strongly supported on a morpho-functional ground, this theory has been disputed. First, the graviportal disposition of the limbs is paradoxal given an aquatic way of life (Court, 1993; Sanders et al., 2010b). Then, isotope analysis of the tooth enamel of *Arsinoitherium* indicates that it was a terrestrial C3 plant

feeder (Clementz et al., 2008). Hence, it is still unclear either *Arsinoitherium* was amphibious or terrestrial. The morphology of the bony vestibule proves to be irrelevant to solve this question because the thickened and stocky aspect of semicircular canals we observed in elephants and *Arsinoitherium* is commonly encountered in many large land vertebrates of various ecologies, including the amphibious hippopotamus (Hyrtl, 1845), the giant arboreal subfossil lemur *Megaladapis* (Walker et al., 2008), the terrestrial giant wombat *Diprotodon* (Alloing-Segulier et al., 2013) and many sauropod dinosaurs (Witmer et al., 2008; Knoll et al., 2012). In conclusion, it is impossible to state clearly if the superficial likeness between the bony vestibule of *Arsinoitherium* and those of elephantimorphs could have a functional significance.

5.3. Convergent evolution of low frequency hearing in elephants and arsinotheres. Elephants are known to have the lowest low-frequency hearing limit of all extant terrestrial mammals. It is in accordance with the infrasound they can produce by both vocalization (20Hz according to Payne et al (1986) and Poole et al. (1988)) and foot-drumming (10 to 40Hz according to O'Connell-Rodwell, 2007). Bass sound waves are converted into seismic vibrations within the ground where they propagate more quickly and more efficiently than in air. Modern elephants use these seismic waves as alarms, to locate mates at long distances and to maintain intra- and intergroup cohesion (Langbauer, 2000). The morphology of the cochlear canal of *Arsinoitherium* is similar to that of proboscideans (Fig. 2) and it has been argued that the morphology of the cochlear canal, such as the number of turns of the cochlea and the width of the basilar membrane, is correlated to auditory capacities in mammals (West, 1985; Ketten, 1992a). Following the equation of Manoussaki et al. (2008) we could estimate the low frequency limit of hearing of *Arsinoitherium* and check if it was also capable to hear infrasound. This equation depends on the radii ratio (quotient between the radius of the basal turn and the radius of the apical turn of the cochlea). The

higher is the value of the radii ratio, the lower will be the low frequency hearing limit of a mammal. The value of this ratio in *Arsinoitherium* equals 9.17, which give a predicted value of low frequency hearing limit of 13.40Hz. This value is lowest than that of most extant mammals, and close to that of *Elephas* (17Hz at 60dB, Manoussaki et al., 2008). *Arsinoitherium* was thus likely able to hear and accordingly to produce the same kind of seismic vibrations than elephants do, using loud vocalization and foot-drumming to communicate. This hypothesis is reinforced i) by the anatomy of the cochlear canal of *Arsinoitherium* that does not display any trace of the secondary bony lamina, which implies a great width of the basilar membrane, an adaptation to low frequency hearing (West, 1985; Ketten, 1992a; Meng et al., 1997), and ii) by the presence of the large and hollow pair of nasal horns which probably helped in amplifying airborne sounds in *Arsinoitherium* (Pickford et al., 2008). Using infrasounds to communicate would have been advantageous for *Arsinoitherium*, since low frequencies propagate with more efficiency via a seismic pathway in a wet and forested landscape (O'Connell-Rodwell, 2007) which have corresponded to its environment (Court, 1993). Middle ear ossicles of *Arsinoitherium* are to date unknown, but one could expect that they were large, massive and bulky as in elephantimorph proboscideans (Meng et al., 1997). Is the aptitude to hear very low-frequencies homologous in *Arsinoitherium* and elephants? Studying the cochlear canal of *Numidotherium*, Court (1992a) stated that this early Eocene proboscidean may have not heard low-frequencies contrary to his extant counterparts, primarily because of the presence of a secondary bony lamina which narrowed the basilar membrane in life. Moreover, Shoshani (1998) and Meng et al. (1997), studying the middle ear and the hyoid apparatus and inter-aural distance (distance between both inner ears of a skull) in a huge variety of fossil and extant proboscideans, have demonstrated that the ability to hear and produce infrasonic sound may have appeared in Elephantimorpha not prior to the Miocene epoch. Finally, low frequency limit estimations based on the radii ratio of our

specimen of *Numidotherium* ($\rho=3.09$) and on the specimen described by Court (1992a) ($\rho=4.00$) suggest that *Numidotherium* may have had a value of low frequency limit comprised between 450.27Hz and 266.10Hz, which is an average for mammals (Manoussaki et al., 2008). Thus, the ability to hear low-frequency in *Arsinoitherium* and elephants seems not homologous.

To conclude, the convergent absence of a secondary bony lamina (character 26), the fusion of the cochlear canaliculus with the fenestra cochleae (character 16) and the changes toward similar cochlear canal morphology (character 24-25) in *Arsinoitherium* and proboscideans may have been driven by this parallel adaptation to low frequency hearing because each of these characters is known to be involved in such adaptation (West, 1985; Ketten, 1992a; Court, 1994a). Bone conduction may have been a major component of sound reception in *Arsinoitherium* as it is the case in elephants (O'Connell-Rodwell, 2007), so the evolution toward a discrete external auditory meatus ventrally closed by the squamosal bone (character 6) may also be correlated to low frequency hearing specialization because it increases the surface through which sound waves are transferred from the bone to the middle ear. As such, the convergent evolution of low frequency hearing may have been one of the most important sources of homoplasy of the ear region morphology in *Arsinoitherium* and proboscideans.

6. Conclusion

Fossil Proboscidea have played an important role in the history of sciences. They were the first species to be described through the light of comparative morphology, inaugurating what became later the paleontology and the evolutionary biology (Tassy, 2009b). Today, understanding elephants' evolution and phylogeny is one of the keystones of modern

evolutionary biology, as they were related to afrotherian mammals, a strange clade gathering few African mammals displaying a low specific diversity, but a huge variety of size and functional adaptations (Stanhope et al., 1998). The first aim of this paper was to bring a new updated light to the evolution of the ear region in the Proboscidea and the Embrithopoda by comparing their ear morphology. Our study shows that petrosal and bony labyrinth morphology of *Arsinoitherium* closely resembles that of extant proboscideans but seems more derived than that of the basal *Numidotherium* in many respects. For example *Numidotherium* retains the primitive transpromontorial course of the carotid artery within the bulla and its bony labyrinth displays a secondary bony lamina and a secondary common crus. The cladistic analysis performed on petrosal and labyrinth characters reveals that, despite a clear signal for an (*Arsinoitherium*, Proboscidea) clade, only few characters of the ear region are exclusive synapomorphies of both taxa. Court (1994a, p. 26) already predicted that ‘[...] any similarities seen in the auditory region of living tethytheres are more likely to have been arrived independently’. Our study underlines the difficulty to identify clear polarity and distinguishing shared derived traits from parallelisms. It chiefly demonstrates that Court was right and that even the ear region of mammals, classically believed to be evolutionary ‘conservative’ and phylogenetically informative (MacPhee and Cartmill, 1986), can be subject to strong homoplasy.

Partie II

Endocrâne

Chapitre 5

Endocrâne

"L'intelligence, c'est la chose la mieux répartie chez les hommes parce que, quoiqu'il en soit pourvu, il a toujours l'impression d'en avoir assez" Coluche, citant R. Descartes

A. Résumé

La diversité morphologique du cerveau et du moulage endocrânien chez les Afrotheria est immense et plutôt bien documentée, au moins chez les espèces actuelles (e.g. Gervais, 1872; Elliot Smith, 1902; Welker, 1990; Nieuwenhuis et al., 1998). Les Paenungulata ont un endocrâne relativement volumineux (forte encéphalisation) et courbé (organisation non-linéaire des lobes olfactifs, des hémisphères cérébraux et du cervelet les uns par rapport aux autres). Leur neopallium (moulage endocrânien du néocortex) est très étendu par rapport au rhinencéphale (microsmatisme) et il est très richement fissuré (gyrencéphalie). Chez les Tethytheria (Sirenia et Proboscidea), les nombreux sillons néocorticaux sont généralement cachés sur le moulage endocrânien par une couche de méninges plus ou moins épaisse donnant un aspect lissencéphale au neopallium (Dechaseaux, 1958a). Cette caractéristique lissencéphalique du moulage endocrânien se retrouve aussi chez les Tethytheria fossiles tels que *Mammuthus*, *Protosiren*, *Arsinoitherium* et *Desmostylus* (Andrew, 1906; Edinger, 1933, 1975; Dechaseaux, 1958a). Le mésencéphale (corps quadrijumeaux) n'est jamais exposé et les lobes flocaux du cervelet sont réduits. Ces diverses caractéristiques sont typiquement présentes chez la plupart des mammifères 'ongulés' ainsi que chez les Primates hominoïdes ; c'est pourquoi elles sont considérées comme étant dérivées chez les mammifères (e.g. Edinger, 1948; Nieuwenhuis et al., 1998).

L'examen par (micro)tomographie à rayon-X (CT-scan) de quelques paenongulés fossiles du Paleogène parmi les plus anciens et les plus basaux connus (*Seggeurius*, *Saghatherium* et *Prorastomus*) a permis ici de préciser l'état ancestral de certains caractères de l'endocrâne chez ce clade. Le cerveau devait être relativement petit (coefficient d'encéphalisation (EQ) ancestral estimé par maximum de parcimonie sous Mesquite 2.6 (Maddison et Maddison, 2009) entre 0.55 et 0.64) et il devait être parcouru par au moins deux sillons: la suprasylvia et le sulcus lateralis.

Les Afroinsectiphilia (Tubulidentata, Macroscelidea, Tenrecidae, Chrysochloridae), eux, montrent une plus grande diversité de morphologies endocrâniennes. Les Tenrecidae et les représentants de la sous-famille des Macroscelidinae possèdent un endocrâne aux caractéristiques généralement considérées comme primitives : organisation linéaire, neopallium lissencéphale, exposition importante du mésencéphale et lobes floculaires proéminents. Les Tenrecoidea (Tenrecidae et Chrysochloridae) se caractérisent par un fort macrosmatisme (i.e. rhinencéphale dominant la face latérale du moulage endocrânien ou du cerveau). Les Tubulidentata, eux, possèdent une morphologie plus proche de celle des Paenungulata. Leur neopallium est parcouru de trois ou quatre sillons (praesylyvia, suprasylvia, sulcus lateralis et quelquefois ectosylvia) (Thewissen, 1985), et est relativement moins macrosmatique que chez les Tenrecoidea. De plus, leur mésencéphale n'est pas exposé et ils ne possèdent pas de lobes floculaires proéminents. Les Bibymalagasia (représentés par le genre fossile *Plesiorycteropus*), que beaucoup d'auteurs rapprochent des Tubulidentata (e.g. Asher et al., 2003; Horovitz, 2004; voir Chapitre 1), possèdent les mêmes caractéristiques cérébrales que ces derniers (dont un contact entre la praesylyvia et le sulcus lateralis, unique en son genre chez les mammifères) (Chapitre 5.B : fig. 2A, B). En outre, ils possèdent les mêmes sillons néocorticaux que les Tubulidentata au détail près que la suprasylvia et le sulcus lateralis délimitent un gyrus suprasylvien non-pas rectiligne, mais en forme d'amande, comme chez les artiodactyles du Paléogène (Dechaseaux, 1974b ; Orliac et Gilisen, 2012). Les Macroscelidea se distinguent quant à eux des autres Afroinsectiphilia par un fort coefficient d'encéphalisation (EQ ancestral compris entre 0.69 et 0.70) et un faible degré de macrosmatisme. Parmi eux, *Rhynchocyon* (dont le moulage endocrânien est pour la première fois décrit) possède deux sillons néopalléaux délimitant un gyrus suprasylvien en forme d'amande, comme chez *Plesiorycteropus*.

Ainsi, des représentants d'au moins trois ordres d'Afroinsectiphilia (Tubulidentata, Bibymalagasia et Macroscelidea) possèdent une fissuration néopalléale comparable à celle des Paenungulata basaux et au moins deux d'entre eux (Tubulidentata et Bibymalagasia) ne possèdent pas d'exposition mésencéphalique ni de lobes flocculaires proéminents. Ces caractères dérivés partagés avec les Paenungulata pourraient par conséquent avoir été présents de façon plésiomorphe chez le dernier ancêtre commun des Afrotheria (LCA, pour Last Common Ancestor of Afrotheria).

Afin de tester cette hypothèse, nous avons réalisé sous Mesquite 2.6 (Maddison et Maddison, 2009) une reconstruction par maximum de parcimonie des états ancestraux des caractères du moulage endocrânien chez les afrothères. Il en résulte que le moulage endocrânien du LCA devait être arrangé de façon linéaire, être couvert de trois sillons néopalléaux (praesylyvia, sulcus lateralis et suprasylvia), être relativement peu macrosmatique et ne pas présenter d'exposition mésencéphalique ni de lobes flocculaires proéminents. Le coefficient d'encéphalisation de l'ancêtre commun des afrothères se situerait entre 0.54 et 0.60, ce qui impliquerait que la taille relative du cerveau ait diminué de façon convergente chez les Sirenia, les Tubulidentata et les Tenrecoidea, en particulier chez les Tenrecidae.

Comme il a été décrit plus haut, les caractères reconstruits ici chez le LCA sont considérés comme dérivés pour les mammifères placentaires, ce qui implique que la morphologie de l'encéphale des Afroinsectiphilia, considérée comme 'primitive', n'aurait en fait été que secondairement acquise. Ce serait particulièrement le cas chez les Tenrecidae, dont le cerveau, avec son néocortex réduit et lisse et sa large exposition mésencéphalique, a souvent été pris comme modèle du morphotype ancestral pour les mammifères placentaires (e.g. Edinger, 1948; Nieuwenhuis et al., 1998). Suivant cette hypothèse et étant donné que la masse absolue du cerveau est en général corrélée avec la complexité morphologique du néocortex, la fissuration néopalléale se serait simplifiée au cours de l'évolution des

Afroinsectiphilia par suite d'une diminution de la taille générale du corps (Romiguier et al., 2013b). Celle-ci aurait entraîné une diminution des dimensions du cortex ayant elle-même provoqué un relâchement des contraintes mécaniques endocrâniennes qui sont à l'origine des sillons néocorticaux (Van Essen, 1997). Cette hypothèse est soutenue par des observations du développement du cerveau des tenrecs qui montrent une réduction secondaire de la taille du néocortex au cours du développement (Elliot Smith, 1902).

L'hypothèse d'un retour secondaire à une morphologie cérébrale 'primitive' est aussi soutenue par la non-homologie de l'exposition mésencéphalique chez les Afroinsectivora (Macroscelididae, Tenrecidae et Chrysochloridae). En effet, chez les Macroscelididae, l'exposition du mésencéphale est assurée par l'hypertrophie de la paire de corps quadrijumeaux antérieur (colliculi visuels), alors que chez les Tenrecidae et les Chrysochloridae c'est la paire postérieure (colliculi auditifs) qui est plus grosse et exposée (Le Gros Clark, 1932; Stephan et Bauchot, 1960; Bauchot et Stephan, 1967). De plus, l'exposition des corps quadrijumeaux postérieurs ne semble elle-même pas homologue non plus chez les Tenrecoidea : chez les tenrecidés les colliculi auditifs sont plus gros du fait de leur hypertrophie consécutive à la pratique de l'écholocation (Dechaseaux, dans Bauchot et Stephan, 1967), tandis que chez les chrysochloridés les colliculi auditifs sont les plus gros surtout à cause de l'atrophie des colliculi visuels, liée à la diminution du sens de la vue (Stephan et Bauchot, 1960).

Finalement, la morphologie endocrânienne reconstruite chez le LCA, avec ses trois sillons néopalléaux, apparaît proche des celle des 'ongulés' du Paléogène tels que *Phenacodus* ou *Diacodexis* (voir Simpson, 1933; Orliac et Gilisen, 2012). En particulier, la ressemblance avec les artiodactyles du Paléogène (Dechaseaux, 1974b; Orliac et Gilisen, 2012) est d'autant plus frappante que le gyrus suprasylvien en forme d'amande observé chez *Rhynchocyon* et *Plesiorycteropus* pourrait avoir été présent chez le LCA. Ces comparaisons

soutiennent l'hypothèse formulée d'après l'observation de caractères cranio-dentaires et postcrâniens, que le LCA pourrait avoir été un mammifère 'ongulé' et pas un 'insectivore', (Seiffert, 2002; Asher et Seiffert, 2010). Quoiqu'il en soit, la morphologie endocrânienne du LCA est bien plus avancée que celle de n'importe quel mammifère du Crétacé et que beaucoup de mammifères du Paléocène (voir Edinger, 1956; Dechaseaux, 1958c; Kielan-Jawarowska, 1984, 1986; Macrini et al., 2007). Ceci suggère que le LCA doit avoir vécu au début du Tertiaire. Toutefois, les études moléculaires suggèrent plutôt un âge de divergence des Afrotheria au plus tard au Crétacé supérieur (e.g. Meredith et al., 2011 ; Dos Reis et al., 2012). Ainsi, la possibilité qu'un mammifère 'ongulé' à la morphologie cérébrale relativement avancée ait pu vivre durant le Crétacé n'est pas exclue, bien que pour l'instant le registre fossile des mammifères Mésozoïque d'Afrique (assez peu documenté) ne soutienne pas l'existence d'euthériens dans le Crétacé d'Afrique (Sigogneau-Russell et al., 1988).

B. Anatomie comparée et évolution du moulage endocrânien chez les Afrotheria

Ce sous-chapitre correspond à l'article suivant :

Benoit J, Crumpton N, Mérigeaud S, Tabuce R (2013e) A memory already like an elephant? The advanced brain morphology of the last common ancestor of Afrotheria (Mammalia). *Brain, Behaviour and Evolution*, 81(3): 154-169.

1. Abstract

Virtually reconstructed and natural endocranial casts are used in the study of brain evolution through geological time. We here present work investigating the paleoneurological evolution of afrotherian mammals. Using microCT-generated endocasts we show that, with the exception of the subfamily Macroscelidinae and Tenrecoidea, most Afroinsectiphilia display a more or less gyrencephalic and ventrally expanded neopallium, two derived features that are unexpected for these insectivore-grade afrotherians. This implies that the endocranial cast morphology at the root of the afrotherian clade may have been more advanced than previously thought. The reconstructed endocranial morphology of the Afrotheria's last common ancestor reaches the level of complexity of some early Cenozoic archaic ungulates. Our result gives support to the hypothesis of an ungulate-like ancestral body plan for Afrotheria. It also implies that the a priori 'primitive' suite of traits evident in the brain of Afroinsectivora, especially in the tenrecs, may have been secondarily acquired. Implications on the over-estimation of the divergence age of Afrotheria are discussed.

2. Introduction

Afrotheria is a clade of placental mammals that includes the extant Proboscidea (elephants), Sirenia (sea-cows), Hyracoidea (hyraxes), Tenrecoidea (Tenrecidae (tenrecs) plus Chrysochloridae (golden-moles)), Macroscelidea (elephant-shrews) and Tubulidentata (aardvarks) (Stanhope et al., 1998; Springer et al., 2004; Poulakakis and Stamatakis, 2010; Kuntner et al., 2011). The former three orders (Proboscidea, Hyracoidea and Sirenia) form, with their extinct relatives (Embrithopoda and Desmostylia), a clade of hoofed mammals called Paenungulata. A more restrictive clade, called Tethytheria, includes the same orders with the exception of Hyracoidea (Tabuce et al., 2008). The remaining three orders of insectivorous afrotherians and their extinct relatives (e.g. Bibymalagasia, the Malagasy aardvarks) are nested in the Afroinsectiphilia (Asher and Helgen, 2010) (Fig. 1). Among

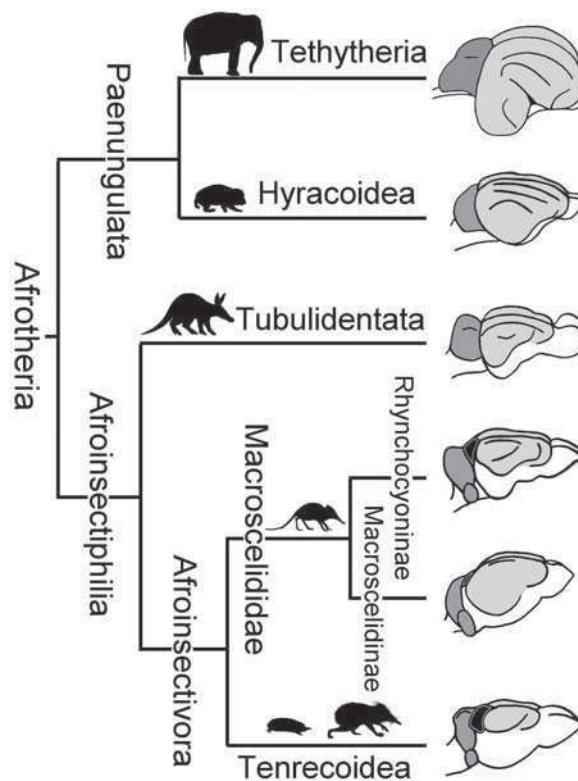


Figure 1. Phylogeny and brain morphology of Afrotheria. The neopallium is light grey, the midbrain is black and the cerebellum is dark grey. Drawings are not to scale to emphasize morphological comparison.

extant Afrotheria, Paenungulata have large, curved brains with proportionally small olfactory bulbs. They have a folded (gyrencephalic) and huge neocortex expending ventrolaterally so that the rhinencephalon is not exposed in lateral view (microsmatic), their midbrain is not exposed dorsally because the mesencephalon (including corpora quadrigemina) is covered by the neocortex in dorsal view, and they have reduced floccular lobes of the cerebellum (Owen, 1868; Elliot Smith, 1902; Nieuwenhuys et al., 1998). Because these characters are present in modern hoofed mammals (Paenungulata, Faerungulata) and anthropoid Primates, it is commonly assumed that they are derived with respect to the ancestral eutherian condition: a small linearly organised brain with small and smooth neocortex (lissencephalic), hugely exposed rhinencephalon (macrosmatic) in lateral view, proportionally large olfactory bulbs, large midbrain exposure and large floccular lobes (Elliot Smith, 1902; Edinger, 1948, 1956, 1964; Dechaseaux, 1962; Kielan-Jaworowska, 1986; Jerison, 1973; Nieuwenhuys et al., 1998; Macrini et al., 2007; Rowe et al., 2011). Afroinsectiphilia show a wide range of brain morphologies. On one hand, the Tenrecoidea (Chrysochloridae, Tenrecidae) and some Macroscelididae (namely those belonging to the subfamily Macroscelidinae) typically display the so-called 'primitive' eutherian condition (Le Gros Clark, 1932; Edinger, 1948; Jerison, 1973; Nieuwenhuys et al., 1998). On the other hand, *Rhynchocyon* (Macroscelididae, subfamily Rhynchocyoninae) and *Orycteropus* (Tubulidentata) have more advanced brain morphologies. *Rhynchocyon*, which is the basal-most genus of Macroscelididae (Corbet, 1995; Douady et al, 2003; Kuntner et al., 2011) and is sometimes considered a 'living fossil' (see Novacek, 1984), bears three distinct sulci on its neopallium (Owen, 1868; Bauchot and Stephan, 1967). As in other Macroscelididae, its brain is a little more encephalized than other Afroinsectiphilia and its neocortex is larger (Bauchot and Stephan, 1967; Jerison, 1973). The brain of *Orycteropus* also bears at least three sulci and there is neither midbrain exposure nor prominent floccular lobes (Elliot Smith, 1899, 1902; Sonntag and Woollard, 1925; Friant,

1960; Thewissen, 1985). To find such advanced characters in both major clades of Afrotheria strongly suggests that they were already present in the last common ancestor of Afrotheria (LCA). Following this hypothesis, the ancestral brain morphology of afrotherians would have looked quite different from that of stem eutherians. The alternative hypothesis is that these derived traits appeared convergently in each clade.

In the present study, we have investigated the brain and endocranial cast morphology of extant and fossil afrotherians in order to test these hypotheses. Endocranial casts are a material of choice to compare fossil taxa with extant species because their morphology is nearly identical to that of the outer surface of the brain itself in most mammals (Edinger, 1948; Dechaseaux, 1962; Bauchot and Stephan, 1967; Jerison, 1973). Although data on brain and endocranial cast are published for most groups (see material and methods), no survey on the evolution of the endocranial cast among afrotherians has been conducted so far. The new techniques of non-destructive investigations by the use of X-ray microtomography allow the study of endocranial casts which were hardly accessible before (e.g. Rowe et al., 2011; Orliac et al., 2012b). This technology is of particular interest for palaeontologists who are now able to see the internal structures of some rare extant species and unique fossil specimen without destroying or damaging them. Endocasts of living and fossil afrotherians which were not accessible before can now be studied *in silico* and can provide new insight into the evolutionary history of early afrotherians' brain.

3. Material and methods

3.1. The accuracy of endocranial cast to reconstruct brain morphology.

Endocranial casts (or endocasts) are casts of the brain cavity and include prints of the meninx, cranial nerves, blood vessels and veinous sinuses between the dura-mater and the periost

(Bauchot and Stephan, 1967). Thus, the endocast is not an exact cast of the brain. Nevertheless in the context of a paleoneurologic study, it is the only element that can be compared between extant and extinct animals (Edinger, 1948; Dechaseaux, 1962). Additionally, marks left by the neopallium on the endocranial cast are often identical to the real sulcal pattern of the neocortex in life, except in the case of a thickening of the meninx as it occurs in Tethytheria and Cetacea (Dechaseaux, 1962). Accordingly, neocortex and neopallium are used here interchangeably. To avoid any error in the interpretation of the sulcal pattern of the endocranial casts, our data were systematically compared to published pictures of real brains when available (Annexe 5.1). The result was that none of our samples deviate from the pattern observed on the fleshy outer surface of the brain.

3.2. Taxon sampling. The morphology of the fleshy brain has been described in many of the living representatives of Afrotheria (Annexe 5.1) and the morphology of the endocranial cast is also known in many fossil representatives such as Pleistocene hyracoids (Wells, 1939), the embrithopod *Arsinoitherium* (Andrews, 1906), the proboscideans *Moeritherium*, *Mammut* and *Mammuthus* (Andrews, 1906; Dechaseaux, 1958a), numerous Paleogene and Neogene sirenians (Edinger, 1933; Pilleri, 1990; Furusawa, 2004), the bibymalagasian *Plesiorycteropus* (Thewissen, 1985; MacPhee, 1994) and to a lesser degree in the desmostylian *Desmostylus* (Edinger, 1975). To make our reconstruction of the endocranial morphology of the LCA of afrotherians as accurate as possible, we scanned and digitally reconstructed the brain of some key fossil taxon (see Annexe 5.1).

3.2.1. Paenungulata. The Procaviidae are the only living family of Hyracoidea. Within procaviids, the endocranial morphology is quite similar in extant and fossil species (Wells, 1939). Thus, in addition to extant species, the endocasts of two Paleogene hyracoids were also studied. *Seggeurius amourensis*, from the early Eocene of El Kohol (Algeria), represents the earliest and most plesiomorphic hyracoid yet know (Court and Mahboubi, 1993; Seiffert,

2007; Tabuce et al., 2008). We used an undescribed cranium¹ found associated with the mandible UOK-210 described by Crochet (in Mahboubi et al, 1986) and later by Court and Mahboubi (1993). The second hyracoid endocranial cast belongs to *Saghatherium antiquum* (SMNS 12621), which represents a more advanced species from the Fayum (Rasmussen and Gutierrez, 2010). *Prorastomus sirenoides* (BMNH 44897) is the basal-most sirenian and one of the earliest Tethytheria for which the skull is known (Gheerbrant et al., 2005a; Tabuce et al., 2008).

3.2.2. Afroinsectiphilia. Bibymalagasia (or Malagasy aardvarks) is an extinct order of Malagasy mammals represented by the Quaternary genus *Plesiorycteropus* (Patterson, 1975; MacPhee, 1994). Since the discovery of the clade Afrotheria, the sister-group relationship between Bibymalagasia and Tubulidentata has been supported by several phylogenetic analyses (Holroyd and Mussell, 2005; Asher et al., 2003; Horovitz, 2004; Asher, 2005, 2007) and their place in Afrotheria is largely accepted (Kemp, 2005; Beck et al., 2006; Holroyd, 2010b). Although the genus *Plesiorycteropus* became extinct recently, the origin of bibymalagasians likely dates back from the Eocene or even earlier, when the ancestors of this lineage split from Tubulidentata and reached Madagascar (Patterson, 1975). The two known skulls of *Plesiorycteropus* (MAD 327 and MAD 328) were both scanned. We also scanned the skull of a Pliocene tubulidentate from France (*Amphiorcyteropus depereti*, Rs 555) belonging to a different genus than the extant aardvark. Unfortunately no endocast of fossil Macroscelididae and Tenrecoidea were available for this study, primarily because no significant cranial remain are known prior to the Neogene (Seiffert, 2002; Benoit et al., 2013a).

¹ See chapter 3.B

Order	Genus	Species	Available specimens	A	B	C	D	E	
Macroscelididae	<i>Rhynchocyon</i>	<i>cirnei</i>	MNHN-1897-622	5802	0,88	0,62	6,8	21,4	
			MNHN-1897-624	5602	0,91	0,61	7,0	15,6	
			MNHN-1891-265	5007	0,82	0,63	8,8	17,1	
	<i>Rhynchocyon</i>	<i>petersi</i>	ZMB-84895	5340	0,88	0,69	9,2	22,0	
	<i>Rhynchocyon</i>	<i>chrysopygus</i>	ZMB-10925	5776	0,98	0,68	9,3	21,9	
	<i>Petrodromus</i>	<i>tetradactylus</i>	MNHN-1973-49	3272	1,47	0,68	7,1	22,0	
			MNHN-1881-1574	3483	2,00	0,76	7,3	20,2	
	<i>Macroscelides</i>	<i>proboscideus</i>	MNHN-555	1241	1,05	0,73	6,2	11,5	
	<i>Elephantulus</i>	<i>rozeti</i>	MNHN-1986-1056	1234	1,44	0,81	5,7	20,2	
			MNHN-1913-441C	1299	1,58	0,96	4,9	20,6	
			ZMB-6520	1079	1,64	0,88	5,1	19,0	
	<i>Elephantulus</i>	<i>rupestris</i>	MNHN-2006-552	1270	1,27	0,90	5,2	23,4	
	<i>Elephantulus</i>	<i>rufescens</i>	ZMB-75300	1282	1,94	0,85	5,9	21,1	
	<i>Elephantulus</i>	<i>brachyrhyncus</i>	ZMB-80086	1065	1,50	0,79	5,7	21,5	
	<i>Elephantulus</i>	<i>revoili</i>	ZMB-80069	1158	1,96	0,92	5,4	23,3	
	Tenrecoidea	<i>Potamogale</i>	<i>velox</i>	MNHN-1947-864	4044	0,30	0,25	2,9	24,6
				MNHN-1947-866	4412	0,38	0,26	2,5	27,2
<i>Tenrec</i>		<i>eucaudatus</i>	UM2-N-439	2180	0,18	0,21	13,5	20,1	
			UM2-N-80	2419	0,25	0,17	15,7	21,0	
<i>Microgale</i>		<i>dobsoni</i>	MNHN-1962-2507	633	0,43	0,33	10,3	23,2	
			MNHN-1962-2508	572	0,49	0,21	9,8	21,7	
<i>Chrysochloris</i>		<i>asiatica</i>	MNHN-1962-2583	531	0,22	0,20	7,0	3,2	
			MNHN-A7024	693	0,11	0,37	8,4	6,3	
Tubulidentata	<i>Amphiorcyteropus</i>	<i>depereti</i>	Rss-55	70637	2,20	0,82	9,8	21,1	
	<i>Orycteropus</i>	<i> afer</i>	MNHN-1951-435	115449	1,89	0,57	9,1	23,1	
			MHN-aix-VE-2012-22-2,1	99401	1,76	0,58	9,9	23,5	
Bibymalagasias	<i>Plesiorycteropus</i>	<i>germainepetterae</i>	MNHN-MAD 327	20173	1,31	1,52	5,2	21,3	
	<i>Plesiorycteropus</i>	<i>madagascariensis</i>	MNHN-MAD 328	NA	1,00	NA	NA	NA	
Hyracoidea	<i>Procavia</i>	<i>capensis</i>	UM2-N-76	17296	5,73	1,98	2,0	10,8	
	<i>Heterohyrax</i>	<i>brucei</i>	MNHN-1972-428	19464	6,35	1,73	2,9	15,4	
	<i>Saghatherium</i>	<i>antiquum</i>	SMNS-12621	NA	4,29	NA	NA	NA	
	<i>Seggeurius</i>	<i>amourensis</i>	UOK-210	4942	24,10	NA	NA	NA	
Sirenia	<i>Prorastomus</i>	<i>sirenoides</i>	BMNH 44897	86865	NA	NA	3,5	21,2	

Table 1. Measurements. A: Endocast volume (mm³); B: Neo/Rhin ratio; C: ratio between the surface of the neopallium and that of the rhinencephalon; D, E: relative volume of the olfactory bulbs (D) and the cerebellum (E) with respect to the endocast.

3.3. Measurements. The Neo/Rhin (Table 1, column B) ratio was calculated as the quotient between the maximum height of the neopallium and the maximum height of the rhinencephalon when viewed in lateral view (see annexe 5.2). This value was complimented

by generating the ratio between the surfaces of the neopallium and the rhinencephalon (Table 1, column C). These two measures give congruent results (Table 1). We also computed ratios between olfactory bulbs, cerebellum and total endocranial cast volumes (Table 1). We use the encephalization quotient (EQ) defined by Jerisson (1973) $EQ = \text{brain mass} / 0.12(\text{body mass})^{2/3}$ in order to investigate the evolution of brain size across Afrotherians, primarily because it is the more widespread in the literature dealing with Afrotherian brains (e.g. Jerisson, 1973; Shoshani et al., 2006). The EQ is a value to describe relative brain mass across mammalian species. A species with an EQ greater than 1 has a larger brain than expected for its body mass while a species with an EQ smaller than 1 has a smaller brain than expected for its body mass. We computed the EQ on our sample and we completed it mainly with the large databases of Shultz and Dunbar (2010) and Boddy et al. (2012) (Annexe 5.3). All measurements were done using Avizo 6.3 VSG software.

3.4. Reconstruction of the last common ancestor of Afrotheria (LCA). To reconstruct the morphology of the last common ancestor as well as the evolution of discrete and continuous brain traits across afrotherian phylogeny, we used a parsimony model of ancestral states reconstruction using Mesquite 2.6 (Maddisson and Maddisson, 2009) on our EQ dataset and character matrix (Table 2). The phylogenetic tree used for the reconstruction of ancestral states is a strict consensus mainly based on the works of Asher et al. (2003), Seiffert (2007), Kuntner et al. (2011). We also used the works of Smit et al. (2011), Lehmann (2009), Velez-Juarbe et al. (2012), and Gheerbrant et al. (2005a) to ascertain the phylogenetic position of some macroscelid species, *Amphiorycteropus* and fossil sirenians. The tree is unrooted in order to minimize assumptions on character polarity and because of uncertainties on the sister-group relationship of Afrotheria (Tabuce et al., 2008). Given the highly derived conditions of modern elephants and sea cows EQs (Jerison, 1973; O'Shea and Reep, 1990),

we choose to perform two analyses, one including and one excluding modern forms of proboscideans (Elephantimorpha) and sirenians.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Chrysochloridae	0	1	0	0	-	-	0	-	0	0	0	-	1	0	1	0	0	1
Tenrecidae	1	0&1	0	0&1	1	-	0	-	0	0	0	-	0	0	1	0	0	1
Macroscelidinae	1	1	0	0&1	1	-	0	-	0	1	0	-	1	1	1	0	0	1
Rhynchocyoninae	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1
Tubulidentata	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Bibymalagasia	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0
Stem Hyracoidea	1	?	0	?	?	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0
Procaviidae	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0
Tethytheria	0&1	0	1	1	0	0	1	1	1	0&1	1	0	1	1	0	1	1	0

Table 2. Character matrix for the discrete character state reconstruction. Character list: 1: Arrangement of the brain (curved: 0; linear: 1); 2: Midbrain exposure (present: 1; absent: 0); 3: Thickening of the meninx (present: 1; absent: 0); 4: Praesylvia (present: 1; absent: 0); 5: Praesylvia contact the posterior rhinal fissure (present: 1; absent, contact the anterior rhinal fissure: 0); 6: Praesylvia contact the sulcus lateralis (present: 1; absent: 0); 7: Suprasylvia (present: 1; absent: 0); 8: arched suprasylvia (present: 1; absent: 0); 9: Sulcus lateralis (present: 1; absent: 0); 10: Intercalary sulcus (present: 1; absent: 0); 11: Pseudosylvia (present, very deep: 1; absent: 0); 12: Almond shaped suprasylvian gyrus (present: 1; absent, rectilinear gyrus: 0); 13: Sylvian fossa or orbital excavation (present: 1; absent: 0); 14: Neo/Rhin ratio (>1: 1; <1: 0); 15: Microsmatic or macrosmatic brain (microsmatic: 1; macrosmatic brain: 0); 16: Temporal lobes (prominent: 1; reduced: 0); 17: Contact between the posterior and the anterior rhinal fissures (present, rhinal fissure continuous: 1; absent: 0); 18: floccular lobes (prominent: 1; reduced or absent: 0).

4. Results: description and comparison

4.1. Tubulidentata and Bibymalagasia (Fig. 2A, B). The neopalleal morphologies of the extant aardvark and that of *Plesiorycteropus* have been described several times (Elliot Smith, 1899, 1902; Sonntag and Woollard, 1925; Friant, 1960; Thewissen, 1985; MacPhee,

1994; Nieuwenhuys et al., 1998²). The olfactory bulbs of *Bibymalagasia* (*P. germainepetterae*) are less than twice as voluminous as those of *Tubulidentata* (Table 1). Contrary to *Orycteropus* (Edinger, 1956), there is no evidence on the endocranial cast that the olfactory bulbs of *Bibymalagasia* display olfactory tracts in every directions on their dorsal and lateral aspects. In *Bibymalagasia* and *Tubulidentata*, the brain is linearly arranged (Fig. 2A, B) and the telencephalon is only slightly macrosmatic, with a Neo/Rhin ratio that exceed 1 (Table 1). The relative surface of the neopallium with respect to the surface of the rhinencephalon is especially enlarged in *P. germainepetterae* (Table 1). The neopallium bears three sulci: a praesylyvia located rostroventrally, a sulcus lateralis located medially, and a suprasylvia located laterally to the sulcus lateralis. A faint ectosylvia could also be present. The praesylyvia extend from the posterior rhinal fissure. In both taxa, it joins the sulcus lateralis rostrally (Fig. 2A, B). According to the parsimony reconstruction of ancestral character states (Fig. 3B) *Bibymalagasia* and *Tubulidentata* are unique among afrotherians by the presence of this contact between the praesylyvian and the lateral sulci. While the suprasylvia is always faint if ever present in *Orycteropus* (Thewissen, 1985), it is always present and well marked in *Plesiorycteropus*. Moreover, the suprasylvia is more extended rostrally in *Plesiorycteropus*. In this taxon, the suprasylvia and the sulcus lateralis join each other rostrally and define an almond-shaped gyrus III (suprasylvian gyrus) in dorsal view (Fig. 2B). Finally the mesencephalon is entirely hidden in dorsal view and the floccular lobe of the cerebellum is reduced.

4.2. Macroscelidea and Tenrecoidea (Afroinsectivora) (Fig. 2E, F, G, H). The EQ of Afroinsectivora is usually low, especially in the Tenrecinae where the reconstructed ancestral value equals 0.36 (Table 3). The olfactory bulbs are relatively large except in *Potamogale*, probably because of adaptation to aquatic lifestyle (Bauchot and Heinz, 1968).

² See also Gervais (1869)

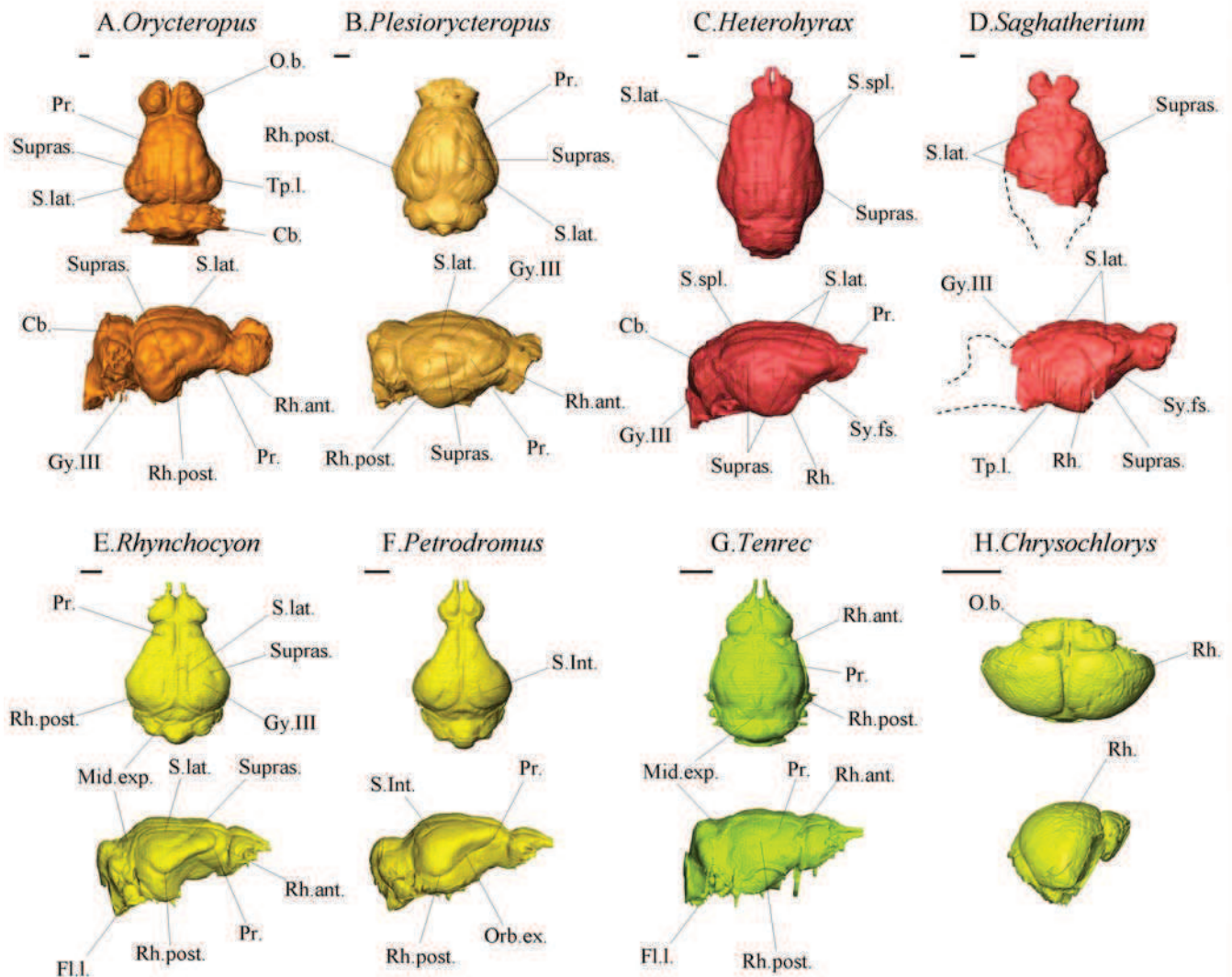


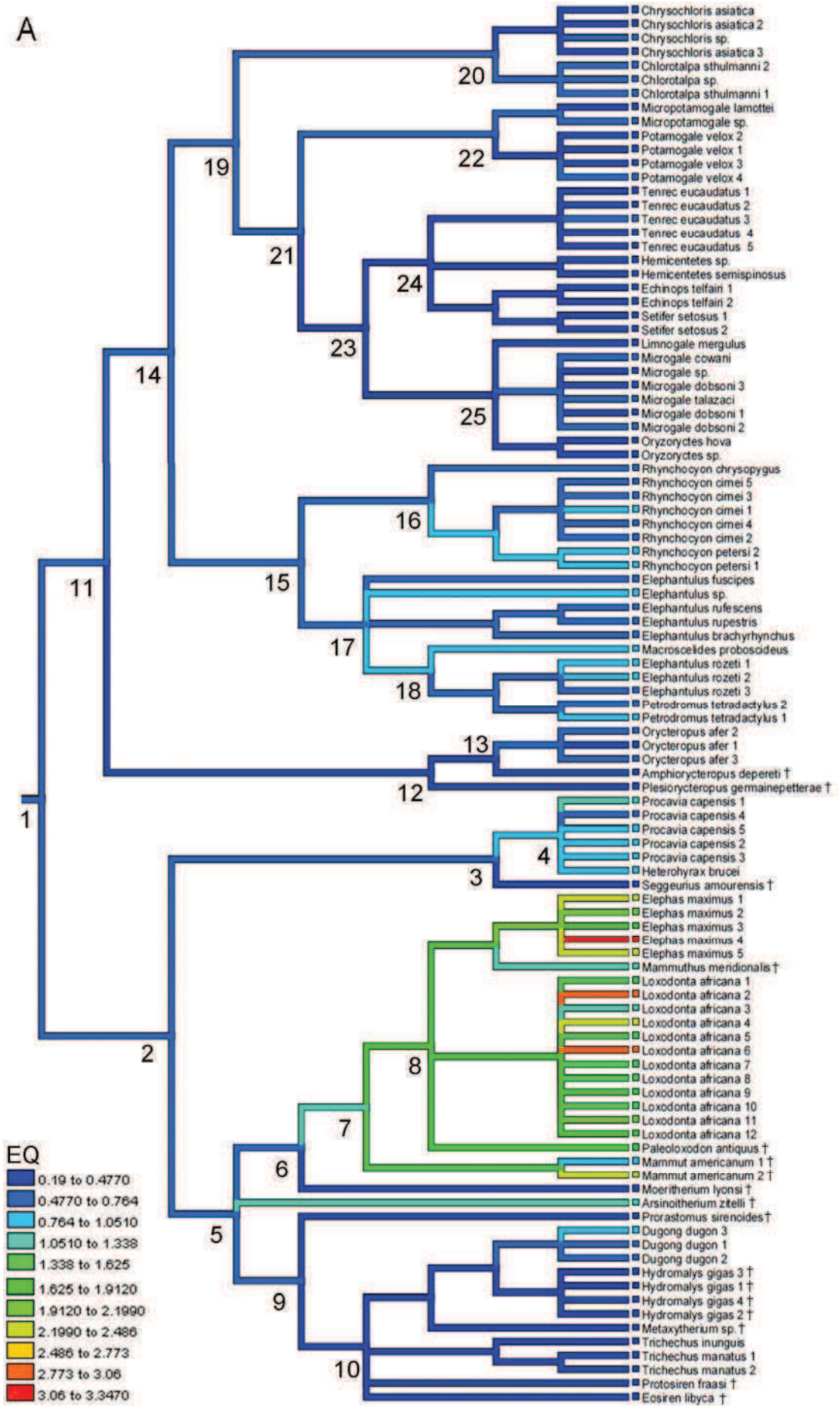
Figure 2. Endocranial casts of various afrotherians in dorsal and dorsolateral views. Cb. = Cerebellum; Fl.l. = floccular lobe; Gy.III = suprasylvian gyrus (gyrus arcuatus III); Mid.exp. = midbrain exposure; O.b. = olfactory bulb; Orb.ex. = orbital excavation; Pr. = praesylyvia; Rh. = rhinal fissure; Rh.ant. = anterior rhinal fissure; Rh.post. = posterior rhinal fissure; S.Int. = intercalary sulcus; S.lat. = sulcus lateralis; S.spl. = splenial sulcus; Supras. = suprasylvia; Sy.fs. = sylvian fossa; Tp.l. = temporal lobe. Scale bar = 5 mm.

Among Macroscelididae, Rhynchocyoninae have the more voluminous olfactory bulbs (Table 1). The neopallium of Tenrecoidea is macrosmatic and smooth (Fig. 2G, H). A short praesylyvia is nonetheless present in some Tenrecidae such as *Tenrec* and *Microgale*, but not

in *Potamogale* (Bauchot and Stephan, 1967, 1970). As in macroscelids the midbrain is exposed in Tenrecoidea (except *Potamogale*). It consists of the posterior colliculi in both Tenrecidae and Chrysochloridae (Le Gros Clark, 1932; Stephan and Bauchot, 1960; Bauchot and Stephan, 1967). Note that in tenrecine tenrecids the sagittal and transverse venous sinuses cover the midbrain on the endocranial cast (Fig. 2G) but not on the membranous brain itself (Le Gros Clark, 1932; Bauchot and Stephan, 1967). The floccular lobe of the cerebellum is developed in all Afroinsectivora. The brain is straight except in Chrysochloridae in which the hemispheres are anteroposteriorly compressed (Stephan and Bauchot, 1960) (Fig. 2H).

Though similar, the endocranial casts of Macroscelididae differ from that of Tenrecoidea in many respects: the brain is relatively larger (reconstructed ancestral EQ averaging 0.7, table 3), the telencephalon is only slightly macrosomatic (Neo/Rhin ratio >1, table 1) and strongly tapers anteriorly in dorsal view (Fig. 2E, F). Among Macroscelidinae, which comprises all living genera except *Rhynchocyon*, the neopallium is larger than long, the Neo/Rhin ratio always exceeds 1 (while it is slightly below this value in *Rhynchocyon*, see Table 1), there is an orbital excavation in the rostral half of the brain that is absent in *Rhynchocyon* and the neopallium bears a short sulcus posteriorly (Fig. 2F). This short sulcus was identified as the intercalary sulcus by Le Gros Clark (1928) because it separates the retrosplenial area (a part of the cingulate gyrus) and the visual area (a part of the lateral gyrus). In most mammals, the intercalary sulcus (or splenial sulcus) is restricted to the mesial face of the brain and cannot be seen dorsally (Elliot Smith, 1902). Macroscelidinae are unique regarding this dorsal exposure of the intercalary sulcus. According to Le Gros Clark (1928), it is due to the hypertrophy of the retrosplenial area which draws the cingulate gyrus onto the dorsal aspect of the brain. This phenomenon is also called 'pronation of the hemisphere' (Edinger, 1948).

The neopallium of *Rhynchocyon* differs from that of other Macroscelididae and from other Afroinsectivora in having three distinct and clearly visible neopalleal sulci (Fig. 2E). One of them is short and located rostroventrally while the remaining others are longer and define an almond-shaped gyrus as in *Plesiorycteropus* (Fig. 2E). The homology of these sulci is yet to be ascertained. It is possible that one of these sulci could be homologous to the intercalary sulcus of Macroscelidinae. If this is so, this sulcus should part the retrosplenial area (cingulate gyrus) from the visual area (lateral gyrus) on the dorsal aspect of the neocortex, as in *Macroscelides* and *Elephantulus* (Le Gros Clark, 1928). Le Gros Clark (1932) briefly described the brain of *Rhynchocyon* but did not discuss the homology of these sulci. However, he mentioned that the retrosplenial area is less developed in Rhynchocyoninae with respect to that of Macroscelidinae. Thus, it seems unlikely that the intercalary sulcus migrates on the dorsal face of the neopallium due to the lack of the hypertrophy of the retrosplenial area in *Rhynchocyon*. On the other hand, the two dorsal-most sulci of *Rhynchocyon* are topologically very similar to the sulcus lateralis and the suprasylvia present in *Plesiorycteropus* (see above) and may correspond to these sulci. The homology of the rostroventral sulcus in *Rhynchocyon* is also disputable. Le Gros Clark (1932) homologized it to the orbital excavation he identified earlier in *Elephantulus* and *Macroscelides*. However, in *Petrodromus*, the orbital excavation is accompanied by a praesylvia rostrally, which closely resembles the rostroventral sulcus of *Rhynchocyon* (Fig. 2E, F). It is a short sulcus that extends from the posterior rhinal fissure, whereas the orbital excavation of *Elephantulus* and *Macroscelides* is a wide and shallow depression located more caudolaterally. Thus, it seems that there is no orbital excavation in *Rhynchocyon*, but a praesylvia instead.



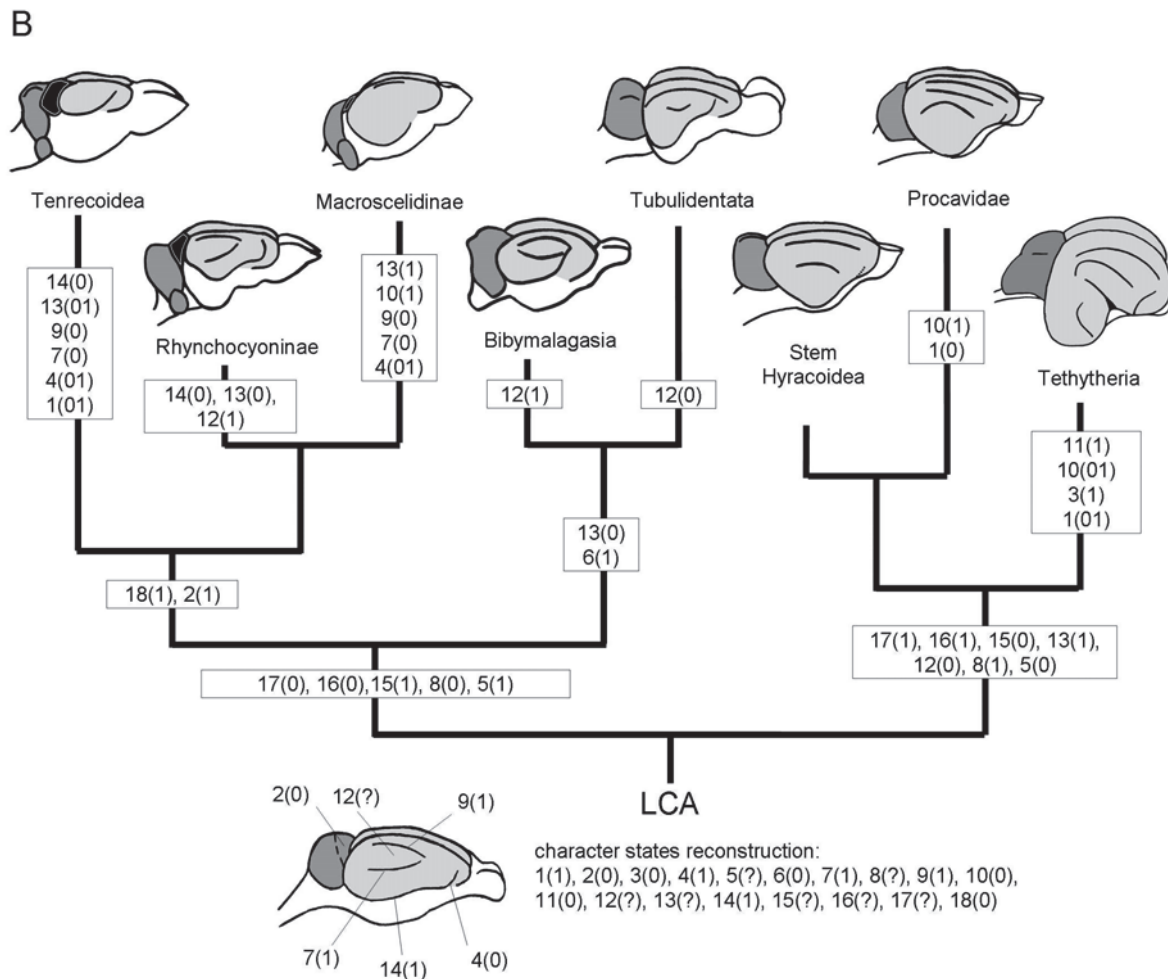


Figure 3. Reconstruction of the endocranial morphology of the LCA of afrotherians. A: result of the character state reconstruction on the full dataset showing the evolution of EQ across Afrotheria. Labels at nodes correspond to node numbers in Table 3. B: Discrete character states reconstruction of brain traits across Afrotheria and reconstruction of the LCA brain. The neopallium is in light grey, the midbrain is in black and the cerebellum is in dark grey. Drawings are not to scale to emphasize on morphological comparison. Character changes are displayed along branches (see Table 2 for the character list).

4.3. Tethytheria and Hyracoidea (Paenungulata) (Fig. 2C, D). Extant Paenungulata are the more encephalized representatives of Afrotheria but their oldest extinct representatives display low EQ values, especially *Moeritherium* and *Seggeurius* (EQ=0.2), which implies a

convergent evolution of encephalization in Hyracoidea and Proboscidea (Fig. 3A, table 3). Hyracoidea is the first diverging order of Paenungulata (Fig. 3A). Extant and extinct hyracoids have a quadrangular-shaped neopallium in dorsal view (Fig. 2C, D). The neopallium is also strongly expanded laterally (microsmatic). There is a deep sylvian fossa that defines a prominent temporal lobe, as in Tethytheria (Andrews, 1906; Friant, 1957; Dechaseaux, 1962).

The Procaviidae are characterised by the small size of their cerebellum and olfactory bulbs (Table 1) resulting in a curved arrangement of the brain. The EQ is usually high (Table 1, annexe 5.3), but the Quaternary species *Procavia transvaalensis*, for which brain size approximates that of extant species (Wells, 1939) and body size was 50% larger (Rasmussen and Gutierrez, 2010), must have been consequently less encephalized. In Procaviidae, there is a splenial (or intercalary) sulcus on the medial-most aspect of the neopallium. A sulcus coronolateralis is also present in all genera but it is divided into a sulcus coronalis, a sulcus lateralis and a sulcus cruciatus in *Procavia* (Elliot Smith, 1902; Edinger, 1948; Friant, 1957). The praesylyvia is always present but sometimes shallow. It always contacts the anterior rhinal fissure. The suprasylvia is arched. The ectosylvia is not typically present in Procaviidae as it is only variably present in extant and extinct *Procavia* (Elliot Smith, 1902; Wells, 1939), absent or faint in *Heterohyrax* (Wells, 1939; Fischer, 1992) and absent in *Dendrohyrax* (Friant, 1957, this study³). The floccular lobes of the cerebellum are not prominent, as in *Orycteropus*, *Plesiorycteropus* and Tethytheria.

The endocranial cast of Paleogene hyracoids is small with respect to the skull while it is bigger in extant genera (Meyer, 1978: p.285; Rasmussen, 1989: p.58) (Fig. 4A, B). The brain was linearly arranged as demonstrated by the morphology of *Seggeurius* (Fig. 4C).

³ But see Gervais (1872: plate 21, fig. 17) who figured an endocranial cast of *D. arboreus* which seems to display an ectosylvian sulcus.

Clade	Node	Neo/Rhin ratio	EQ1	EQ2
Afrotheria (LCA)	1	2,96	0,60	0,54
Paenungulata	2	NA	0,64	0,55
Hyracoidea	3	3,87	0,55	0,52
Procaviidae	4	5,55	0,82	0,81
Tethytheria	5	NA	0,76	0,58
Proboscidea	6	NA	0,76	0,2
Elephantimorpha	7	NA	1,31	NA
Elephantidae	8	NA	1,68	NA
Sirenia	9	NA	0,49	0,42
	10	NA	0,37	0,33
Afroinsectiphilia	11	2,05	0,55	0,53
	12	1,79	0,47	0,46
Tubulidentata	13	1,95	0,45	0,45
Afroinsectivora	14	1,39	0,60	0,58
Macroscelididae	15	1,37	0,70	0,69
Rhynchocyoninae	16	1,10	0,74	0,73
Macroscelidinae	17	1,61	0,75	0,75
	18	1,36	0,8	0,79
Tenrecoidea	19	0,76	0,54	0,53
Chrysochloridae	20	0,36	0,53	0,53
Tenrecidae	21	0,52	0,49	0,48
Potamogalinae	22	0,40	0,50	0,50
malagasy tenrecs	23	0,42	0,44	0,43
Tenrecinae	24	0,28	0,36	0,36
Oryzoricinae	25	0,45	0,45	0,45

Table 3. Character states reconstruction at nodes (see fig.3A). EQ1 is the encephalization quotient reconstructed after the analysis performed on the full dataset and EQ2 is that excluding Elephantimorpha and extant Sirenia.

Olfactory bulbs are pedunculated in *Sagatherium* (Fig. 2D). It is impossible to say whether the midbrain was dorsally exposed or not on either specimen. The telencephalon, even though it is microsmatic, displays a less laterally expanded neopallium than in extant forms (Table 1). On the neopallium of *Sagatherium* (the best preserved), the praesylyvia is not clearly present, but this situation could be due to the poor quality of the specimen. Thus there are only two visible sulci on the neopallium in *Sagatherium* (Fig. 2C, D). The more lateral sulcus is ventrally arched as do the suprasylvia of procavids and tethytheres. The most dorsomedial one is longer and rectilinear. It does not correspond to the splenial sulcus of extant Procaviidae,

because it runs parallel to the sagittal sinus, while the splenial sulcus runs obliquely (Fig. 2C, D).

The brain of Tethytheria is strongly flexed anteroposteriorly, resulting in a non-linear organisation of its components (Friant, 1957). However, Edinger (1933) has established that the endocranial casts of Paleogene sirenians were not strongly curved (see Fig. 4D), which testifies that the brain of stem Tethytheria (and probably Paenungulata) could have been primitively more linearly arranged. The midbrain is never exposed. The olfactory bulbs are very small in extant sirenians, which reflect the reduction of the sense of smell through their adaptation to life underwater (Pirlot and Kamiya, 1985; Reep et al., 2007). In *Prorastomus*, a stem sea-cow, the olfactory bulbs are still large (Table 1) but the trigeminal nerves are large too (Fig. 4D) as in extant *Dugong* and most aquatic mammals, suggesting intensive snout sensory perception (Bauchot and Heinz, 1968; Pirlot and Kamiya, 1985). The EQ tends to decrease in Sirenia (Fig. 3A, table 3), but it can exceed the value of 1 in *Arsinoitherium* (EQ=1.17) and Elephantimorpha (reconstructed ancestral EQ=1.31, table 3). In mammals the brain is covered by a thin layer of veinous sinuses and white mater called the meninx. The layer of meninx is usually so thin that it does not introduce a significant bias between the true morphology of the neopallium and that observed on its endocast (Bauchot and Stephan, 1967; Dechaseaux, 1962). However, in Tethytheria the meninges are very thick and form a rete mirabile (Dechaseaux, 1958a; Shoshani et al., 2006; Manger, 2009). This layer of meninx is so thick in extant tethytheres that it obliterates the sulcal pattern of the neopallium which results in a lissencephalic aspect of the endocranial cast (Edinger, 1933; Dechaseaux, 1958a, 1962). The only sulcus observable on the endocast of the neopallium in extant Tethytheria is the deep pseudosylvia, which defines a hypertrophied temporal lobe (Edinger, 1933; Dechaseaux, 1958a). This pattern is also observable on the endocranial cast of fossil tethytheres (e.g. *Mammuthus*, *Moeritherium*, *Arsinoitherium*, *Eotheroides* and *Desmostylus*)

suggesting that a comparably thick layer of meninx was already present at the root of the tethytherian clade (Andrews, 1906; Edinger, 1933, 1975; Dechaseaux, 1958a, 1962; Thewissen and Domming, 1992).

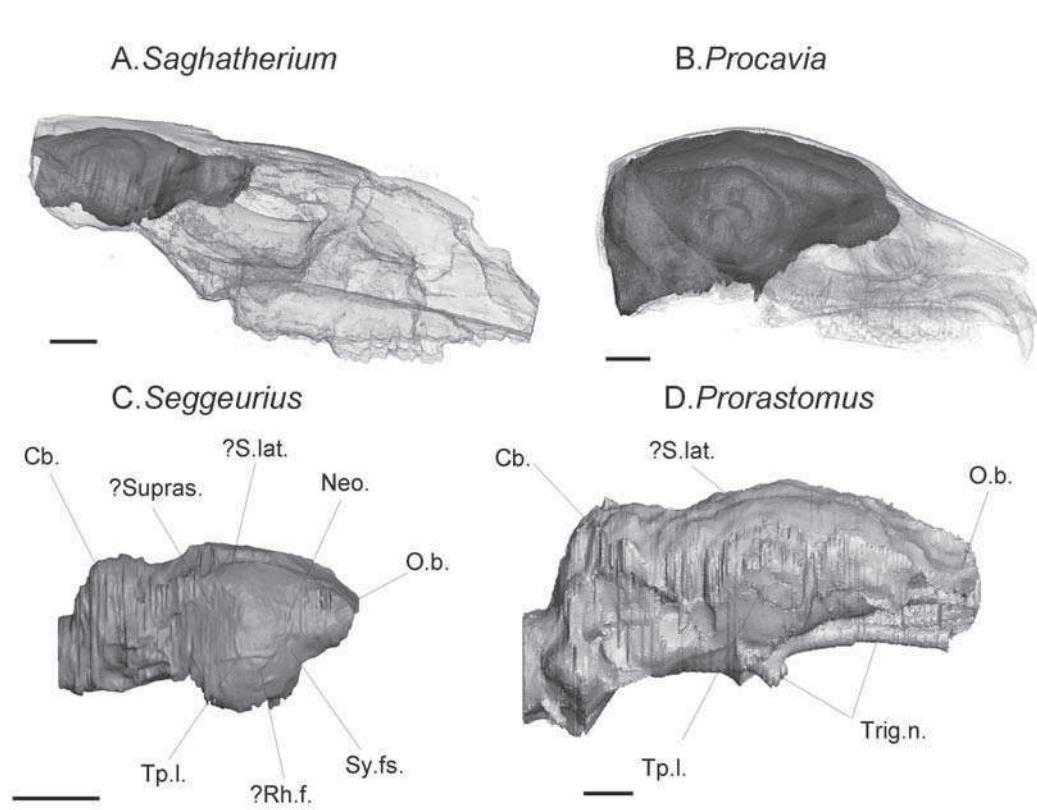


Figure 4. Ct reconstruction of the endocranial cast of various Paenungulata. A, B: Endocranium of *Sagatherium* and *Procavia* (Hyracoidea) within the skull in transparent. C, D: Annotated endocranium of the Eocene genera *Seggeurius* (Hyracoidea) and *Prorastomus* (Sirenia), showing the serial organisation of the brain with comparison to *Heterohyrax* (D). Scale bar=10mm. Legend: Cb.: cerebellum; Neo.: neopallium; O.b.: olfactory bulb; Rh.f.: rhinal fissure; Sy.fs.: sylvian fossa; S.lat: sulcus lateralis; S.spl.: splenial sulcus; Supra.: suprasylvia; Tp.l.: temporal lobe; Trig.n.: trigeminal nerve.

Under the layer of meninx, the neopallium of extant elephants (*Elephas* and *Loxodonta*) is densely sulcated. Past workers have recognized a deep sylvian fossa, an arched suprasylvia and a coronolateral (or lateral) sulcus, just as in Hyracoidea, but failed to

identified a splenial sulcus in most cases (see Elliot Smith, 1902; Friant, 1954a, b, 1957; Anthony, 1972; Cozzi et al, 2001; Shoshani et al, 2006). In addition they found a sylvian fossa prolonged dorsally by a deep pseudosylvia, a praesylvian sulcus starting from the anterior rhinale fissure and bearing three ramifications, a transverse sulcus called the scissure of Rolando, an antero-temporal sulcus called the postsylvia and a postero-temporal sulcus called the sulcus postlateral. In sirenians, the brain seems lissencephalic at first sight (e.g. Elliot Smith, 1902; Friant, 1954b; Pirlot and Kamiya, 1985), but according to Anthony (1972), Ronald et al. (1978) and Welker (1990), shallow sulci are observable on the brain. These three last studies recognized the same ramified praesylvia, a scissure of Rolando, two dorsal sulci (sulcus lateralis and suprasylvia), a putative splenial sulcus and two posterior sulci (postsylvia and postlateral) than in elephants, which suggests a secondary loss of the sulcal pattern.

5. Discussion

5.1. The ancestral brain morphology of afrotherians. The new data provided here shows that the endocrania of many afrotherian mammals display advanced characters. *Rhynchocyon* displays a complex sulcal pattern of the neopallium with two sulci that are absent in all other macroscelids (suprasylvia and sulcus lateralis) and one more, which is also present in *Petrodromus* (praesylvia) (Fig. 2E). Such a fissured neopallium evokes the morphology of *Orycteropus* and *Plesiorycteropus* (Fig. 2A, B). Given the basal branching of Macroscelididae, Tubulidentata and Bibymalagasia in the phylogenetic tree of Afroinsectiphilia (e.g. Asher et al., 2003; Springer et al., 2004; Beck et al., 2006; Poulakakis and Stamatakis, 2010; Kuntner et al., 2011) the complex sulcal pattern encountered in *Rhynchocyon*, *Orycteropus* and *Plesiorycteropus* is reconstructed as plesiomorphic for Afrotheria in our analysis (Fig. 3B). Moreover, the brain of Macroscelididae resembles those

of *Orycteropus* and *Plesiorycteropus* in having a Neo/Rhin ratio which equals or exceeds 1 (Table 1). The Neo/Rhin ratio is reconstructed as having a value of 2.96 which means the neopallium was more expanded than the rhinencephalon on the lateral face of the brain in the LCA of afrotherians (Table 3). This implies that the endocranial cast of stem-afroinsectiphilans was probably more microsmatic and more convoluted (including three sulci) than in extant Tenrecoidea and Macroscelidinae, and was probably morphologically closer to that of early Paenungulata.

Consequently, we have re-evaluated the ancestral morphology of the LCA of afrotherians using Mesquite 6.4 software (Fig. 3A, B, table 3). The following characters have been unambiguously reconstructed as plesiomorphic character for afrotherians: the straight arrangement of the brain (character 1, also present in Rhynchocyoninae, Tubulidentata, Bibymalagasia and Paenungulata), the absence of midbrain exposure (character 2, though the polarity of this character could not be ascertain with confidence in stem hyracoids), the presence of the three neopalleale sulci encountered in the genera described above (praesylyvia (character 4), suprasylvia (character 7) and sulcus lateralis (character 8)), the absence of an intercalary (or splenial) sulcus (character 9, the pronation of the hemisphere occurs in Procaviidae and Macroscelidinae only), a ventrally expanded neopallium that cover more than 50% of the lateral face of the brain (character 14) and the absence of prominent floccular lobes. Interestingly, the sulcus lateralis and the suprasylvia may have defined an almond-shaped gyrus, as encountered in *Rhynchocyon* and *Plesiorycteropus* (character 12, ambiguous). States of the characters 5, 8, 13, 15, 16 and 17 are also ambiguous at the root of the tree, but their presence in the LCA of afrotherians seems unlikely because they are derived in Paenungulata or Afroinsectiphilia only and must be synapomorphic for these clades. The value of the reconstructed EQ is comprised between 0.54 and 0.60 (Table 3).

5.2. An ungulate-like ancestor. Before the discovery of the afrotherian clade, nearly all afrotherian orders had been more-or-less assimilated into one or another group of hoofed mammals. The paenungulates were the first (Gregory, 1910), and they were followed by some afroinsectiphilians such as the tubulidentates (Sonntag and Woollard, 1925; Shoshani and McKenna, 1998), the bibymalagasian (MacPhee, 1994) and the macroscelids (Frechkop, 1931; Hartenberger, 1986; Simons et al, 1991). The hypothesis nesting Macroscelidea within condylarthrans (archaic ungulates) retains support within the literature (Tabuce et al, 2007; Holroyd and Mussell, 2005; Zack et al, 2005; Penkrot et al., 2008). Moreover, since the discovery of the afrotherian clade, some authors argued in favour of an ungulate-like afrotherian LCA because typical ungulate features are shared between Paenungulata, Macroscelidea and Tubulidentata (e.g. squared cheek teeth, cursoriality, presence of a cotylar fossa of the astragalus) (Seiffert, 2002, 2003; Robinson and Seiffert, 2004; Tabuce et al., 2007; Asher and Seiffert, 2010). These elements strongly suggest that the body-plan of the LCA of afrotherians could have been ungulate-like, whereas most lineages of Placentalia are consensually thought to descend from insectivore-like mammals (Asher, 2005: p.66).

As stated above, the endocranial morphology of hoofed mammals is distinctly more advanced than the ancestral morphotype for Eutheria. The ventrolaterally expanded neopallium, the folded neopallium, the absence of voluminous floccular lobe and the absence of midbrain exposure which are here reconstructed in the LCA of afrotherians are typically present in modern ungulates (Ferungulata and Paenungulata) (Elliot Smith, 1902; Edinger, 1948; Dechaseaux, 1962; Nieuwenhuys et al., 1998). Regardless to the homology of the neopalleale sulci, the endocranial morphology of the LCA of afrotherians equals or exceeds in complexity that of many early Tertiary hoofed mammals such as condylarthrans (e.g. *Phenacodus*) (Edinger, 1948, 1956; Dechaseaux, 1958b; Radinsky, 1976a; Orliac et al., 2012b), *Diacodexis* and most Eocene Artiodactyla (Sigogneau-Russell and Russell, 1983;

Dechaseaux, 1970, 1974b⁴), the stem Perissodactyla *Hyracotherium* (Radinsky, 1976b) and the stem Notungulata *Notostylops* (Dechaseaux, 1958c; Radinsky, 1981) (Fig. 5). In addition, the EQ of the LCA of afrotherians is greater than that of the most encephalized Paleogene ungulates (Jerison, 1973) which underlines its advanced morphology. Finally, the almond-shaped suprasylvian gyrus defined by the two dorsal sulci observed in *Rhynchocyon* and *Plesiorycteropus*, and ambiguously reconstructed in the LCA of afrotherians, strikingly resembles what can be observed in Eocene artiodactyls (Sigogneau-Russell and Russell, 1983; Dechaseaux, 1970, 1974b⁴) (Fig. 5). To conclude, despite showing some ‘primitive’ traits (e.g. serial brain, praesylvia extending from the posterior rhinal fissure, absence of splenial sulcus), the LCA of afrotherians shares noticeable endocranial similarities with hoofed mammals which argues in the favour of an ungulate-like ancestral body plan for afrotherians.

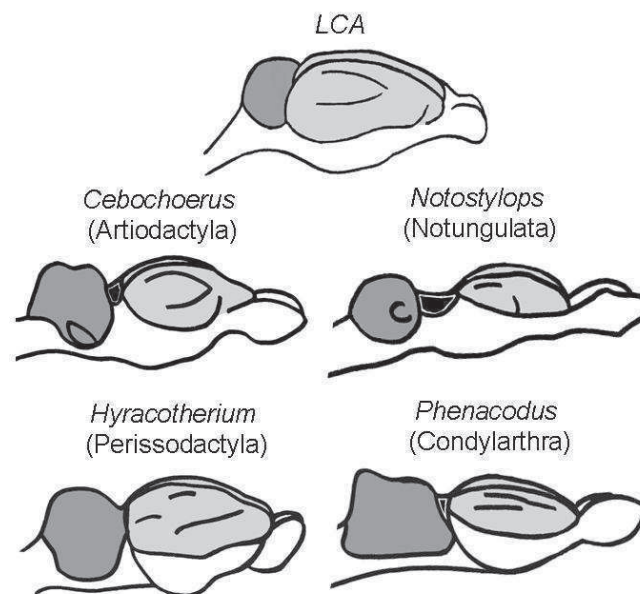


Figure 5. Reconstructed endocranial cast of the LCA of afrotherians in dorsolateral view, compared to that of various primitive ‘ungulates’ (redrawn after Edinger, 1956; Dechaseaux, 1958b, c, 1974b; Radinsky, 1976b; Orliac et al., 2012b). The neopallium is light grey, the midbrain is black and the cerebellum is dark grey. Drawings are not to scale to emphasize morphological comparison.

⁴ See also Orliac and Gilisen (2012)

5.3. The evolution of the brain in Afroinsectivora. It was long thought that the linear arrangement of the brain, the smooth aspect of the neopallium and the huge midbrain exposure encountered in the brains of Tenrecoidea and Macroscelidinae were plesiomorphic features of the mammalian brain retained from the ancestral eutherian condition (more specifically, the brain of *Tenrec* with its reduced neocortex has long been considered as the most archaic mammalian brain) (Le Gros Clark, 1932; Edinger, 1948, 1956; Jerison, 1973; Kielan-Jaworowska, 1986; Nieuwenhuys et al., 1998). Nonetheless, following the new scenario of an advanced brain in the LCA of afrotherians, the a priori ‘primitive’ morphology of the brain of some Afroinsectivora would have been acquired secondarily and convergently in Tenrecoidea and Macroscelidinae.

If the brain of Afroinsectivora evolved from a primitively folded and gyred brain, what kind of mechanism could trigger the loss of this neopalleale complexity? Some authors found a correlation between absolute brain size and the overall brain morphology: as the brain gets bigger, the telencephalon expands causing the cortex to fold, the midbrain being covered resulting in it looking consequently curved rather than straight (Finlay et al., 2001; Reep et al., 2007). More specifically, a correlation between the complexity of the neopalleal sulcal pattern and the absolute brain size has long been observed across closely related mammals (e.g. Edinger, 1956; Radinsky, 1976a; Welker, 1990). Though not perfect (see Radinsky, 1976a; Welker, 1990), this correlation implies that within a clade, animals with bigger brains tend to have more convoluted neocortex than those with smaller ones because the expansion of the cortical sheet outpaces the endocranial volume, generating an intracranial mechanical tension and resulting in the folding of the cortical sheet (Van Essen, 1997). In this regard, if the complexity of the sulcal pattern and the size of the telencephalon are inversely correlated to brain size, one could expect the reduction of brain and probably body sizes during the afroinsectivoran evolution. The fossil record of early Afroinsectivora is so far relatively poor,

but to date no paleontological clues argue in the favour of a reduction of brain or body sizes in Afroinsectivora (Seiffert et al., 2007; Tabuce et al., 2007, 2008) However, evidence for a reduction of the absolute body size during afroinsectivoran's evolution has been provided indirectly through the discovery of an increase of the third codon position GC-content during *Tenrec* evolution (Romiguier et al., 2013b). Moreover, in tenrecs, developmental studies have shown that the cerebral hemispheres were not primitively reduced, but that their small size was acquired secondarily (Elliot Smith, 1902). If such a decrease in the size of the brain and body mass really occurred, it could have triggered the relaxation of the endocranial constraint and led to the loss of the neopalleale folding and other advanced brain traits, at least in Tenrecoidea.

In addition to the simple neopalleal sulcal pattern, the midbrain exposure is another 'primitive' feature shared by Tenrecoidea and the subfamily Macroscelidinae. Indeed, afroinsectivorans display a huge exposure of the corpora quadrigemini (midbrain), though this is not homologous between the orders Chrysochloridae, Tenrecidae and Macroscelididae. While in Macroscelididae the anterior corpus quadrigemina is the greater, in Tenrecoidea the posterior one is the greater (Le Gros Clark, 1932; Stephan and Bauchot, 1960; Bauchot and Stephan, 1967). In Chrysochloridae the posterior (auditive) corpus quadrigemina is the greater because of the reduction of the anterior (visual). This pattern is surely linked to the atrophy of eyes in golden-moles (Stephan and Bauchot, 1960). In Tenrecidae the anterior corpus quadrigemina is normal but the posterior one is hypertrophied, potentially for echolocation (Gould, 1965; Dechaseaux, in Bauchot and Stephan, 1967), as it occurs in bats (Edinger, 1964; Dechaseaux, 1967). Finally, in Macroscelididae, the midbrain exposure is made by the hypertrophied anterior corpus quadrigemina, a morphology that could be link to their peculiar visual capacities (Dengler-Crish et al, 2006). The scenario of a convergent acquisition of the midbrain exposure constrained by functional and adaptive requirements, fits more

parsimoniously with these observations than that involving the retention of the ‘primitive’ midbrain exposure.

5.4. Implications on divergence time estimation. The time of origin of Afrotheria is likely to be Late Cretaceous in age according to molecular clocks (Douady and Douzery, 2003; Bininda-Emonds et al., 2007; Poulakakis and Stamatakis, 2010), but no fossil afrotherian is known until the late Paleocene which argue in the favour of an origin after the Cretaceous/Paleogene boundary (Gheerbrant et al., 2005a; Gheerbrant, 2009). The ‘poor fossil record’ of basal afrotherians is often cited as an argument by molecular biologists to validate the Cretaceous age of divergence of Afrotheria they estimate (e.g. Poulakakis and Stamatakis, 2010). However, although the Cretaceous mammalian record in Africa is admittedly poor, data for this time and place do exist, documenting, e.g. the absence of eutherians in the ‘middle’ Cretaceous of Morocco (Sigogneau-Russell et al., 1988).

The reconstructed ancestral morphology of afrotherian brain looks clearly more advanced than that of some Early Paleogene species (Fig. 5). So, on one hand, one could argue that this advanced condition strengthens a post-Cretaceous origin for Afrotheria contrary to what molecular estimates suggest (e.g. Douady and Douzery, 2003; Bininda-Emonds et al., 2007; Poulakakis and Stamatakis, 2010). On the other hand, given our admittedly poor knowledge of mammalian evolution during the Cretaceous in Africa, the hypothesis of the occurrence in that continent of a Cretaceous ungulate-like LCA of afrotherians could not be rejected. Nevertheless, the worldwide earliest known putative archaic ungulates may have occurred as late as the latest Cretaceous, only ~300,000 years before the K/P boundary, and their belonging to Placentalia is not ascertain (Prasad et al., 2007; Archibald et al., 2011). As a consequence, a post-Cretaceous origin for Afrotheria fits more parsimoniously with the current fossil record and our data.

Finally, our reconstruction of ancestral brain traits emphasizes many changes in brain size across afrotherian phylogeny (Fig. 3A). The EQ tend to decrease across Sirenia, the (Tubulidentata, Bibymalagasia) clade and Tenrecoidea, especially in the (*Tenrec*, *Hemicentetes*, *Setifer*, *Echinops*) clade, and tend to increase in Macroscelididae, Proboscidea and Hyracoidea (Table 3). Recent work has suggested that molecular ages of divergence in Primates may have been over-estimated because modern rates of mutations are not representative of ancient mutation rates (Steiper and Seiffert, 2012). These authors propose to re-calibrate molecular clocks using life-history traits such as brain size, which are tightly correlated to mutation rates. They found that taking such life-history traits into account, the estimations of divergence ages in Primates evolution move forward from the late Cretaceous to the early Paleogene, primarily because early representatives of Primates were less encephalized than their modern counterparts. Given the huge changes in brain size and EQ across afrotherians phylogeny as reconstructed here, one could expect the divergence age of Afrotheria to look very different when taking brain size into account.

6. Concluding remarks

According to Robinson and Seiffert (2004) the long evolution of Afrotheria ‘erased’ their morphological synapomorphies and removes many morphological clues that could be useful to reconstruct the morphology of their last common ancestor. Our observations reveal that despite some plesiomorphic traits, the morphology of the endocranial cast of the LCA of afrotherians was more advanced than that of any Cretaceous mammal known to date. Its endocranial morphology is even reminiscent to that of some Early Cenozoic ungulates. To determine if the progressive aspect of the brain of the LCA of afrotherians (and especially its sulcal pattern) constitute a shared derived trait of Afrotheria is to date impossible in the absence of a clear phylogenetic background. Indeed, both molecular and morphological

characters fail in determining the sister-group of Afrotheria, even though close relationships to xenarthrans and/or some condylarths are consensually reported (Springer et al., 2004; Tabuce et al., 2008). Many authors argued for a close relationship between two families of hyposodontid condylarths Louisinidae and Apheliscidae, and some afrotherian orders such as the proboscideans (Gheerbrant, 2009), hyracoids (Godinot, 1996) and macroscelids (Hartenberger, 1986; Zack et al., 2005; Tabuce et al. 2007; Penkrot et al., 2008). These assertions are mainly based on dental and pedal morphology, especially the shared presence of a cotylar fossa of the astragalus (Zack et al., 2005; Tabuce et al., 2007). To date no endocrania of either Louisinidae or Apheliscidae have been described. Otherwise, there exists a great variety of neopalleal sulcal pattern among xenarthrans ranging from lissencephalic to gyrencephalic brain anatomy (Elliot Smith, 1899, 1902; Anthony, 1972). Future studies of the endocranial casts of the early representatives of these taxa will allow workers to test their apparent affinities to Afrotheria and to determine if the advanced morphology of the LCA endocast is a synapomorphy of Afrotheria.

Partie III

Evolution des caractères de la région
auditive, de l'oreille interne et de
l'endocrâne chez les Afrotheria

Chapitre 6

Evolution des caractères de la région
auditive, de l'oreille interne et de
l'endocrâne chez les Afrotheria

A. L'évolution des caractères de la région auditive, de l'oreille interne et de l'endocrâne chez les Afrotheria vue à l'échelle des Placentalia

1. Introduction

Tout au long des chapitres de ce volume, de nombreuses hypothèses ont été formulées quand à l'évolution des caractères de la région auditive et de l'endocrâne chez les Afrotheria. Il a notamment été proposé e.g. que l'artère carotide interne pourrait avoir eu une course intrabullaire chez les proboscidiens (Chapitre 4.C) et les hyracoïdes (Chapitre 3.B) basaux, que la crure commune secondaire pourrait avoir été présente de façon primitive chez les afrothères (étant donné sa présence chez les formes les plus anciennes de paenungulés et d'afroinsectiphiliens, chapitres 2 et 4), que le cerveau de l'ancêtre commun des afrothères devait être gyrencéphalique et qu'il est secondairement devenu fortement macrosmatique et lissencéphalique chez les afroinsectiphiliens (Chapitre 5), ou encore que le lobe flocculaire du cervelet pourrait avoir été réduit (comme la fossa subarcuata dans lequel il se loge) déjà chez l'ancêtre commun des afrothères (Chapitre 5). Des caractères soutenant des branchements entre groupes d'afrothères et taxons éteints ont été discutés (Bibymalagasia dans les chapitres 1 et 5, Notungulata dans le chapitre 3 ; 'Condylarthra' dans les chapitres 2 et 3), et de nombreux autres soutenant morphologiquement des clades moléculaires ont été proposés, e.g. pour le clade des Afroinsectivora (Chapitre 2.B), pour le clade regroupant Sirenia et Hyracoidea, ou encore pour le clade des Afrotheria (Chapitres 3.B). Il s'agit, pour ce dernier point, de caractères tels que la présence partagée par de nombreux afrothères basaux et parfois actuels d'un sinus épitympanique du squamosal, d'une participation du basisphénoïde à la bulle ou encore d'une fissuration importante du neopallium (Chapitres 3 et 5).

Une analyse cladistique à une échelle taxonomique plus large, incluant un échantillonnage représentatif des taxons de Placentalia du Paléogène et incorporant ces caractères, pourrait permettre i) de faire la lumière sur la polarité et l'évolution des caractères de la région auditive et de l'endocrâne au sein des Afrotheria, et en particulier à leur 'racine', ii) de tester si ces caractères soutiennent certains clades moléculaires, en particulier la monophylie des Afrotheria et iii) de discuter à quel point ces caractères étayent l'inclusion de certains taxons au sein de ce clade ou en tant que groupe-frère des afrothères. Cette analyse devrait donc permettre de mieux comprendre l'origine, la biogéographie et la diversification morphologique des Afrotheria lors du Cénozoïque.

2. Matériel et méthodes

2.1. Échantillonnage taxonomique de l'analyse (Tableau 1). Afin de minimiser l'homoplasie et les données manquantes dans la matrice de caractères (Annexe 6.1), les taxons qui ont été sélectionnés pour l'analyse cladistique sont les représentants les plus anciens, les plus basaux et les mieux documentés possibles (en terme de morphologie du basicrâne, du pétreux, du moulage endocrânien et de l'oreille interne osseuse) de chaque grand groupe de mammifères actuels (Afrotheria, Xenarthra, Euarchontoglires et Laurasiatheria) et fossiles (Notoungulata, 'Condylarthra') (voir tableau 1). Afin de tester si les caractères de la région auditive et de l'endocrâne appuient leur appartenance aux Afrotheria, certains taxons éteints régulièrement rapprochés des Afrotheria (Desmostylia, Embrithopoda, Bibymalagasia, certains 'Condylarthra' et *Leptictis*, voir Asher et al., 2003 ; Asher, 2007 ; Seiffert, 2007 ; O'Leary et al., 2013) ont été inclus dans l'analyse. Etant donné que les 'Condylarthra' ne forment certainement pas un groupe monophylétique (voir Tabuce et al., 2007 ; Asher et al., 2003; Ladevèze et al., 2010 ; O'Leary et al., 2013) les genres de 'condylarthres' suffisamment connus ont été codés séparément. L'analyse a été enracinée

avec les Marsupialia (Horovitz et al., 2009; Sánchez-Villagra et al., 2007) et *Zalambdalestes*, un euthérien basal du Crétacé supérieur (Kielan-Jaworowska, 1984; Wible et al., 2004; Ekdale et Rowe, 2011).

Taxon codé	Espèces	Endocrâne	Basicrâne	Oreille interne	Pétreux	Référence(s) ou specimen(s)
Marsupialia						
	<i>Didelphis sp.</i>	X	X	X	X	UM2 N-320; UM2 N-321 Ekdale, 2013
	<i>Mimoperadectes houdei</i>	X	X	X	X	Horovitz et al., 2009
	<i>Herpetotherium fugax</i>	X	X	X	X	Sánchez-Villagra et al., 2007
<i>Zalambdalestes</i>	<i>Zalambdalestes lechei</i>	X	X	X	X	Kielan-Jaworowska, 1984; Wible et al., 2004; Ekdale et Rowe, 2011
Hyracoidea						
	<i>Seggeurius amourensis</i>	X	X	X	X	K210
	<i>Helioseus insolitus</i>	X	X	X	X	HGL51-16; HGL51-33; HGL51-56; HGL51-67
	<i>Saghattherium antiquum</i>	X				SMNS 12621
Embrithopoda	<i>Arsinoitherium zitteli</i>	X	X	X	X	Andrews, 1906; Court, 1990, 1992b
Proboscidea						
	<i>Phosphatherium escuilliei</i>		X		X	Gheerbrant et al., 2005b
	<i>Numidothierium koholense</i>		X	X	X	Court et Jaeger, 1991; Court, 1992a; Benoit et al., sous presse
	<i>Moeritherium lyonsi</i>	X	X			Andrews, 1906
	<i>Moeritherium trigodon</i>		X	X	X	Tassy, 1981; Court, 1992a, 1994a
Sirenia						
	<i>Prorastomus sirenoides</i>	X	X	X	X	Savage et al., 1994; Benoit et al., 2013c
	Sp. Indet.			X	X	Benoit et al., 2013c
Desmostylia						
	<i>Desmostylus hesperus</i>	X	X		X	Hay, 1915; Edinger, 1975; Novacek et Wyss, 1987; Uno et Kimura, 2004
	<i>Cornwallius sookensis</i>		X			Beatty, 2009
Tubulidentata						
	<i>Orycteropus afer</i>	X	X	X	X	Wible, 2012; Benoit et al., 2013e; MNHN 1951-435; MHN-aix VE-2012-22-2,1; SMF 35350; SMF 92228; SMF 15605
	<i>Amphiorysteropus depereti</i>	X	X	X		Benoit et al., in prep; NMB Rss55
	<i>Amphiorysteropus gaudryi</i>	X	X	X	X	Benoit et al., in prep; BMNH 5690
Bibymalagasia	<i>Plesiorycteropus</i>	X	X	X	X	MacPhee, 1994;

Evolution des caractères

	<i>germainpetterae</i> <i>Plesiorycteropus</i> <i>madagascariensis</i>	X	X	X	X	Benoit et al., in prep MacPhee, 1994; Benoit et al., in prep
Macroscelidea	<i>Rhynchocyon</i> <i>cirnei</i>	X	X	X	X	Benoit et al., 2013a,b
	<i>Chambius</i> <i>kasserinensis</i>			X	X	Benoit et al., 2013a
Tenrecoidea	Cf. <i>Erythrozootes</i> <i>chamerpes</i>		X			Butler, 1969 N-439; N-80; ZMB Tenrec1880a; ZMB Tenrec4A; UMZC Tenrec6
	<i>Tenrec</i> <i>eucaudatus</i>	X	X	X	X	MNHN 1898-1576; MNHN 1947-866; MNHN 1947-864
	<i>Potamogale</i> <i>velox</i>	X	X	X	X	
Xenarthra	<i>Dasybus</i> <i>novemcinctus</i>	X		X		Elliot Smith, 1902; Jerison, 2007; Billet et al., 2012a ; Ekdale, 2013
	<i>Kuntinaru</i> <i>boliviensis</i>		X			Billet et al., 2012b
	<i>Hapalops</i> <i>elongatus</i>	X	X			Dechaseaux, 1958d; Gaudin, 1995
	<i>Hapalops</i> <i>indifferens</i>	X				Dozo, 1987
	Sp. Indet.				X	Babot et al., 2012
<i>Leptictis</i>	<i>Leptictis</i> <i>dakotensis</i>	X	X	X	X	Novacek, 1986
Eulipotyphla	<i>Solenodon</i> <i>paradoxus</i>		X			Wible, 2008
	<i>Pholidocercus</i> <i>hassiacus</i>		X			MacPhee et al., 1988
	<i>Macrocranion</i> <i>nitens</i>				X	MacPhee et al., 1988
	<i>Erinaceus</i> <i>europaeus</i>	X		X		UM2 N-483; UM2 N-395
Cetartiodactyla	<i>Diacodexis</i> <i>ilicis</i>	X		X	X	Orliac et Gilisen, 2012 ; Orliac et al., 2012a
	<i>Diacodexis</i> sp.		X		X	Coombs et Coombs, 1982
	<i>Homacodon</i> <i>vagans</i>		X		X	Coombs et Coombs, 1982; Orliac et al., 2012a
Perissodactyla	<i>Heptodon</i> <i>posticus</i>		X			Radinsky, 1965; Cifelli, 1982
	<i>Hyracotherium</i> <i>angustidens</i>		X			Kitts, 1956
	<i>Hyracotherium</i> sp.	X				Radinsky, 1976b
	<i>Equus</i> <i>caballus</i>			X		Hyrthl 1845; Gray 1907, 1908
Glires	<i>Rhombomylus</i> sp.	X	X	X	X	Meng et al., 2003
	<i>Paramys</i> <i>copei</i>		X			Wahlert, 2000
Archonta	<i>Ignacius</i> <i>graybullianus</i>	X	X		X	Kay et al., 1992; Bloch et Silcox, 2001; Silcox, 2003; Silcox et al., 2009b

	<i>Carpolestes simpsoni</i>		X	X	X	Bloch et Silcox, 2006; Silcox et al., 2009a
Notoungulata	<i>Notoglylops aspectans</i>		X			Patterson, 1932
	<i>Notostylops sp.</i>	X				Simpson, 1933; Radinsky, 1981
	Sp. Indet.			X	X	Billet et Muizion, 2013
	<i>Hyopsodus</i>					
	<i>Hyopsodus lepidus</i>	X		X	X	Orliac et al., 2012b; Benoit et al., 2013a
	<i>Hyopsodus sp.</i>	X	X		X	Gazin, 1968; Cifelli, 1982
<i>Meniscotherium</i>	<i>Meniscotherium chamense</i>	X	X		X	Gazin, 1965; Cifelli, 1982; Williamson et Lucas, 1992
<i>Phenacodus</i>	<i>Phenacodus primaevus</i>	X	X		X	Cope, 1883; Simpson, 1933; Cifelli, 1982; Thewissen, 1990
<i>Pleuraspidotherium</i>	<i>Pleuraspidotherium aumonieri</i>	X	X	X	X	Russell, 1964; Russell et Sigogneau, 1965; Ladevèze et al., 2010
<i>Arctocyon</i>	<i>Arctocyon primaevus</i>	X	X	X	X	Russell, 1964; Russell et Sigogneau, 1965

Tableau 1. Liste des taxons utilisés dans l'analyse cladistique et des références du matériel et de la bibliographie utilisés pour les coder.

2.2. Analyse cladistique. L'analyse cladistique (24 taxons, 53 caractères) a été réalisée sous PAUP4b10 (Swofford, 2002) en maximum de parcimonie (recherche heuristique, 1000 réplifications). Les caractères ont été considérés comme non-pondérés et non-ordonnés. En plus d'une première analyse non-contrainte, deux autres inférences ont été réalisées à l'aide de contraintes sur la topologie afin d'obtenir des résultats plus en accord avec ceux des phylogénies moléculaires. Ces topologies contraintes correspondent à celles retrouvées par les phylogénies moléculaires récentes (Poulakakis et Stamatakis, 2010 ; Kuntner et al., 2011 ; Meredith et al., 2011). Dans la première analyse contrainte (AC1), seule la monophylie des principaux clades de placentaires (Afrotheria, Xenarthra, Euarchontoglires et Laurasiatheria) a été contrainte (Fig. 1A). La monophylie des clades plus inclusifs (Boreoeutheria et Atlantogenata) n'a pas été contrainte étant donnée l'irrésolution des relations phylogénétiques à la racine des placentaires (Waddell et al., 2001 ; Delsuc et al., 2002 ; Springer et al., 2004; Reyes et al., 2004 ; Meredith et al., 2011). De même, ni la

monophylie des Paenungulata, ni celle des Afroinsectiphilia n'ont été contraintes (Fig. 1A), car la position phylogénétique des Hyracoidea et celle des Tubulidentata varient beaucoup dans la littérature (Stanhope et al., 1998 ; Waddel et al., 2001 ; Springer et al., 2004; Poulakakis et Stamatakis, 2010 ; Kuntner et al., 2011 ; Meredith et al., 2011). Dans la seconde analyse contrainte (AC2), la monophylie des Afroinsectiphilia et des Paenungulata a été contrainte en plus de celle des nœuds de l'analyse AC1 (Fig. 1B).

Les contraintes ont été imposées en utilisant la fonction 'Asbackbone' de PAUP4b10 (Swofford, 2002) sur les taxons comptant des représentants encore vivants actuellement (Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, Tubulidentata, Macroscelidea, Tenrecoidea, Xenarthra, Archonta, Glires, Cetartiodactyla, Perissodactyla et Eulipotyphla). La commande 'Asbackbone' permet aux taxons fossiles de se placer librement à l'intérieur des clades ainsi

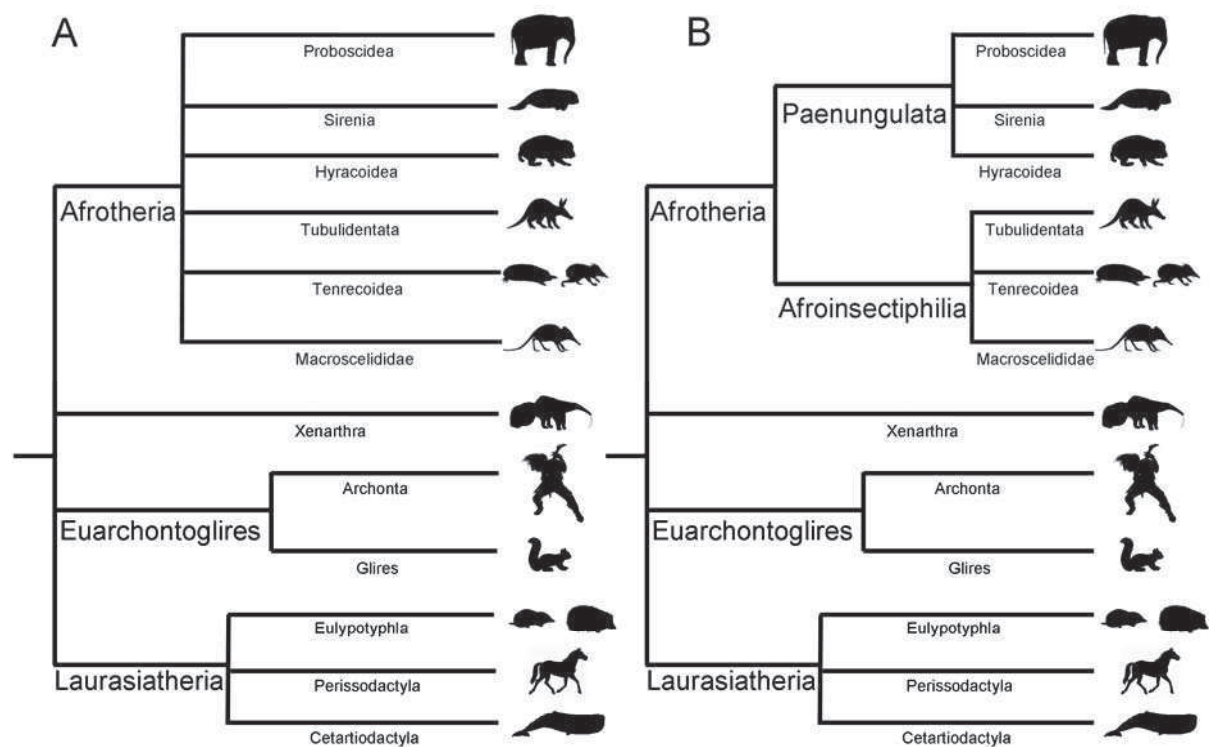


Figure 1. Présentation des nœuds dont la monophylie a été contrainte dans les analyses cladistiques AC1 (A) et AC2 (B).

contraints, contrairement à la commande ‘Monophyly’. Cela permet donc d’économiser des hypothèses quand au placement de certains taxons fossiles au sein des afrothères.

3. Résultats

3.1. Analyse non-contrainte (Fig. 2 ; tableau 2). Cette analyse a conduit à la découverte de 17 arbres équi-parcimonieux de 168 pas chacun (indice de consistance (CI) : 0.32 ; indice d’homoplasie (HI) : 0.68 ; indice de rétention (RI) : 0.54 ; indice de consistance rééchelonnés (RC) : 0.17). Le consensus strict de ces arbres est visible en figure 2. Cette analyse ne soutient ni la monophylie des Afrotheria, ni celle des Paenungulata, mais soutient presque tous les grands regroupements qui sont généralement identifiés par les phylogénies morphologiques (e.g. McKenna et Shoshani, 1998 ; O’Leary et al., 2013 : supp. fig. S2A) :

- les placentaires (nœud Placentalia), soutenus par deux caractères non-homoplasiques (l’absence de sinus prootique (18(0)) et la séparation nette des conduits du canal périlymphatique et de la fenêtre cochléaire (40(0))) et deux caractères homoplasiques (carotide interne intrabullaire (19(0)) et en position latérale (20(0))).

- un grade-insectivore (sensu Asher, 2005) compris entre le nœud Placentalia et le nœud 1 et qui met en multifurcation les Macroscelidea, les Tenrecoidea, les Eulipotyphla, les Archonta et *Leptictis*. Ce grade correspond aux mammifères placentaires ne possédant pas les caractères dérivés suivants : absence de foramen carotidien individualisé (12(0)), absence de processus entoglénoïdien (15(0)), présence d’une bulle tympanique ossifiée (17(1)), absence d’un processus tympanique rostral du pétreux (26(0)) et absence de praesylyvia sur le neopallium (46(0)).

- un grade-ongulé, comprenant tous les taxons de mammifères qui se branchent entre le nœud ‘Ungulata’ et le nœud Edentata. Le seul caractère dérivé partagé par ces taxons est la présence d’un processus préglénoïdien (1(1)).

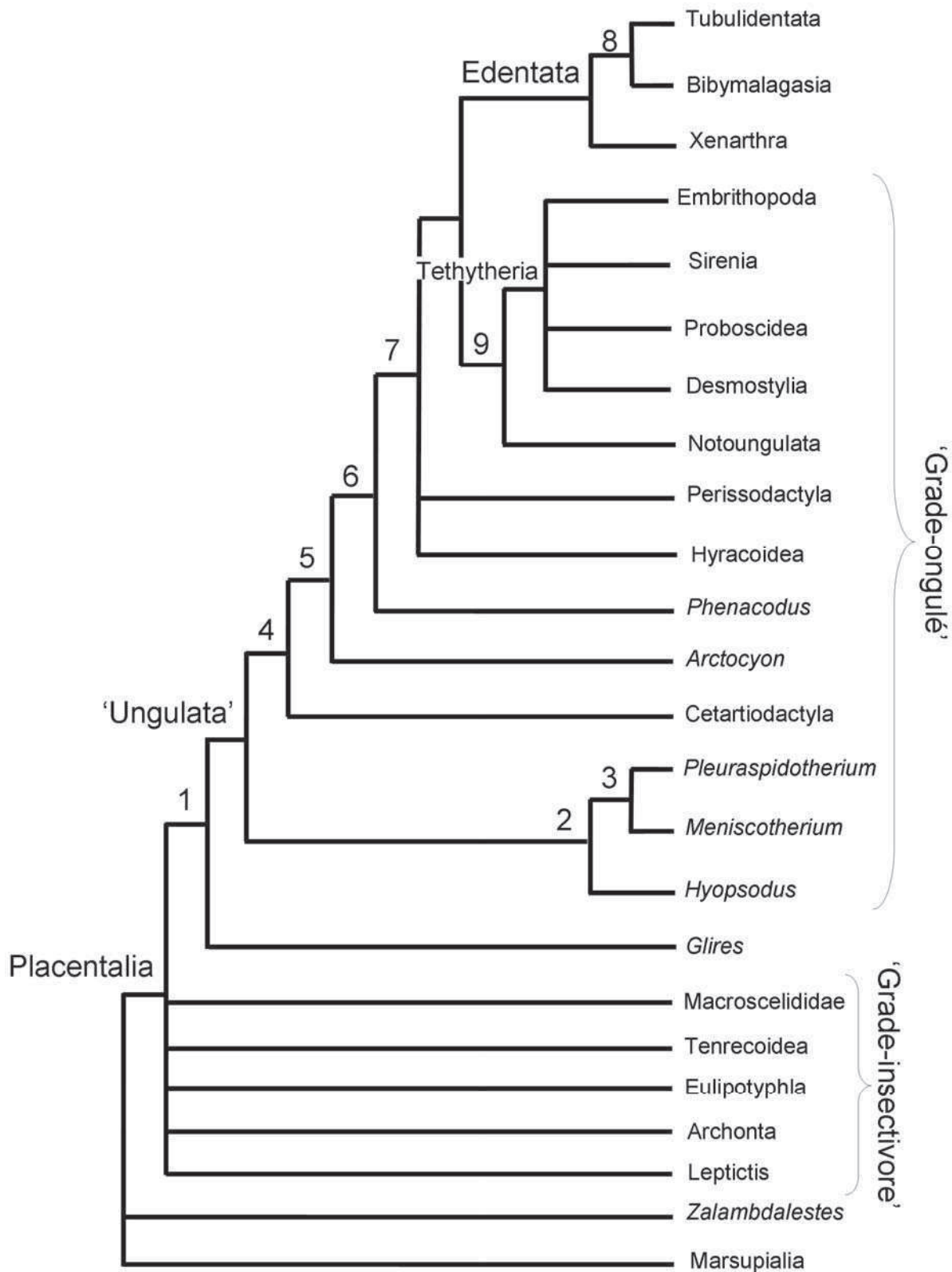


Figure 2. Consensus-strict des 17 arbres les plus parcimonieux découverts par l'analyse effectuée sans contrainte. Les valeurs et mentions au-dessus de chaque nœud correspondent à l'intitulé du nœud dans le tableau 2.

Nœud	Caractères	Intitulé du caractère
Placentalia	18(0)NH	Sinus prootique absent
	19(0)H	Carotide interne intrabullaire
	20(0)H	Carotide interne latérale
	40(0)NH	Conduits périlymphatique et cochléaire distincts
Nœud 1	12(0)NH	Foramen carotidien absent
	15(0)NH	Processus entoglénoïdien absent
	17(1)H	Bulle tympanique ossifiée
	26(0)H	Processus tympanique rostral absent
	46(0)H	Praesylvia absente
'Ungulata'	1(1)H	Processus préglénoïdien présent
Nœud 2	8(1)H	Crête médiane du basioccipital présente
Nœud 3	14(1)H	Foramen stylomastoïdien situé au-dessus du niveau de la rangée dentaire
	23(0)H	Foramen mastoïdien absent
Nœud 4	11(0)H	Processus ectoptérydoïdien absent
	37(0)H	Cochlée planispirale
	48(1)H	Suprasylvia présente
	50(1)H	Sulcus lateralis présent
Nœud 5	20(1)H	Carotide interne médiale
	52(0)NH	Gyrus suprasylvien droit
Nœud 6	8(1)H	Crête médiane du basioccipital présente
	14(1)H	Foramen stylomastoïdien situé au-dessus du niveau de la rangée dentaire
	23(0)H	Foramen mastoïdien absent
Nœud 7	5(1)H	Sinus épitympanique élargi
	13(0)H	Foramen stylomastoïdien forme une simple encoche
	31(0)NH	Fossa subarcuata peu profonde
	44(0)NH	Exposition mésencéphalique absente
Edentata	1(0)H	Processus préglénoïdien absent
	6(0)H	Processus paroccipital réduit à absent
	15(1)H	Processus entoglénoïdien présent
	17(0)H	Bulle tympanique non-ossifiée
	24(1)H	Foramen percranien présent
	46(1)H	Praesylvia présente
Nœud 8	19(0)H	Carotide interne intrabullaire
	20(0)H	Carotide interne latérale
	47(1)NH	Contact praesylvia-sulcus lateralis présent
Nœud 9	1(0)H	Processus préglénoïdien présent
	10(1)NH	Méat auditif profond dans le squamosal
	50(0)H	Sulcus lateralis absent
Tethytheria	21(0)H	Sulcus stapédien absent
	30(1)NH	Tegmen process présent
	33(0)H	Amastoïdie
	36(1)NH	Crête falciforme fine
	40(1)H	Conduits périlymphatique et cochléaire proches ou confondus
	48(0)H	Suprasylvia absente
	51(1)NH	Pseudosylvia profonde

Tableau 2. Liste des caractères aux nœuds dans l'arbre de consensus strict résultant de l'analyse non-contrainte du jeu de données présenté en figure 2. H : homoplasique ; NH : non-homoplasique .

- les édentés (Nœud Edentata), qui rassemblent les Xenarthra avec les Tubulidentata et les Bibymalagasia. Six caractères tous homoplasiques soutiennent ce clade : absence du processus préglénoïdien (1(0)), processus paroccipital réduit à absent (6(0)), processus entoglénoïdien présent (15(1)), bulle tympanique non-ossifiée (17(0)), foramen percranien présent (24(1)) et présence d'une praesylvia sur l'endocrâne (46(1)).

3.2. Analyse contrainte AC1 (Figs. 3 et 4 ; tableaux 3 et 4). Cette analyse a généré deux arbres équi-parcimonieux (183 pas ; CI : 0.29 ; HI : 0.71 ; RI : 0.48 ; RC ; 0.14) mais de topologies très différentes (Figs. 3 et 4). Dans le premier arbre (Fig. 3 ; tableau 3), le clade des Placentalia est à nouveau soutenu, mais cette fois par trois caractères non-homoplasiques (absence de foramen carotidien (12(0)), absence de sinus prootique (18(0)) et large séparation du conduit périlymphatique et de la fenêtre cochléaire (40(0))). Les Xenarthra et les Notoungulata forment un clade qui est lui-même le groupe-frère des Epitheria. Ce clade de mammifères sud-américains est soutenu par quatre caractères homoplasiques : présence d'un grand et profond sinus épitympanique (5(1)), processus ectoptérygoïdien absent (11(0)), le foramen stylomastoïdien forme une simple encoche (13(0)) et la suprasylvia est présente sur l'endocrâne (48(1)). Les autres mammifères sont réunis au sein du clade des Epitheria qui est soutenu par deux caractères non-homoplasiques : la carotide interne est en position intrabullaire (19(0)) et chemine latéralement par rapport au promontoire (20(0)). Aucun caractère ne soutient la monophylie des Laurasiatheria. Les Afrotheria apparaissent groupe-frère des Euarchontoglires, formant ainsi un clade inédit jusqu'à présent dans la littérature. Cette relation est soutenue par deux caractères homoplasiques : l'absence de sinus épitympanique du squamosal (4(0)) et la présence d'une bulle tympanique ossifiée (17(1), avec réversion chez les Tenrecoidea, les Sirenia et les Tubulidentata). Aucun caractère ne soutient la monophylie ni des Euarchontoglires, ni des Afrotheria (nœuds contraints). Trois caractères homoplasiques soutiennent l'association des Tenrecoidea avec les Macroscelidea :

la présence d'un foramen carotidien indépendant (12(1)), la présence d'un bassin basisphénoïde et donc d'une participation du basisphénoïde à la bulle tympanique (16(1)) et la forme globuleuse de la pars cochlearis du pétreux (25(1)). Les 'Condylarthra' apparaissent dispersés dans la phylogénie. Trois 'condylarthres' (*Hyopsodus*, *Pleuraspidotherium* et *Meniscotherium*) viennent se brancher successivement au clade des Paenungulata, tandis que deux autres (*Arctocyon* et *Phenacodus*) forment un clade avec les Perissodactyla. Le clade des Pseudoungulata inclus les Tubulidentata, les Bibymalagasia et les Paenungulata (ces derniers étant paraphylétiques). Il est soutenu par trois caractères homoplasiques : la présence d'un sinus épitympanique du squamosal élargi et profond (5(1)), la réduction de la fossa subarcuata (31(0)) et la disparition de l'exposition dorsale du mésencéphale sur l'endocrâne (44(0)). Tubulidentata et Bibymalagasia forment un clade soutenu par quatre caractères dont un (47(1), présence d'un contact entre la preasylvia et le sulcus lateralis) est non-homoplasiques et trois (1(0), processus préglénoïdien absent ; 6(0), processus paroccipital réduit à absent ; 24(1), foramen percranien présent) sont homoplasiques. Ce même clade est groupe-frère des Hyracoidea, une association une fois de plus, inédite dans la littérature, mais qui est ici soutenue par trois caractères homoplasiques : la présence d'un tegmen tympani de petite taille (29(0)) et la présence de la suprasylvia et du sulcus lateralis sur l'endocrâne (48(1) et 50(1)). Enfin le clade des Tethytheria est soutenus par trois caractères : le méat auditif externe est situé dans le squamosal (10(1)H), la crista falciformis est fine (36(1)NH) et la pseudosylvia est présente et profonde (51(1)NH). Au sein des Tethytheria, la relation entre les Embrithopoda et les Sirenia (Nœud 12) est soutenue par le déplacement médial de l'artère carotide interne (20(1)) et l'absence de lamina secundaria sur le canal cochléaire (39(0)), ce dernier caractère étant non-homoplasiques (Tableau 3).

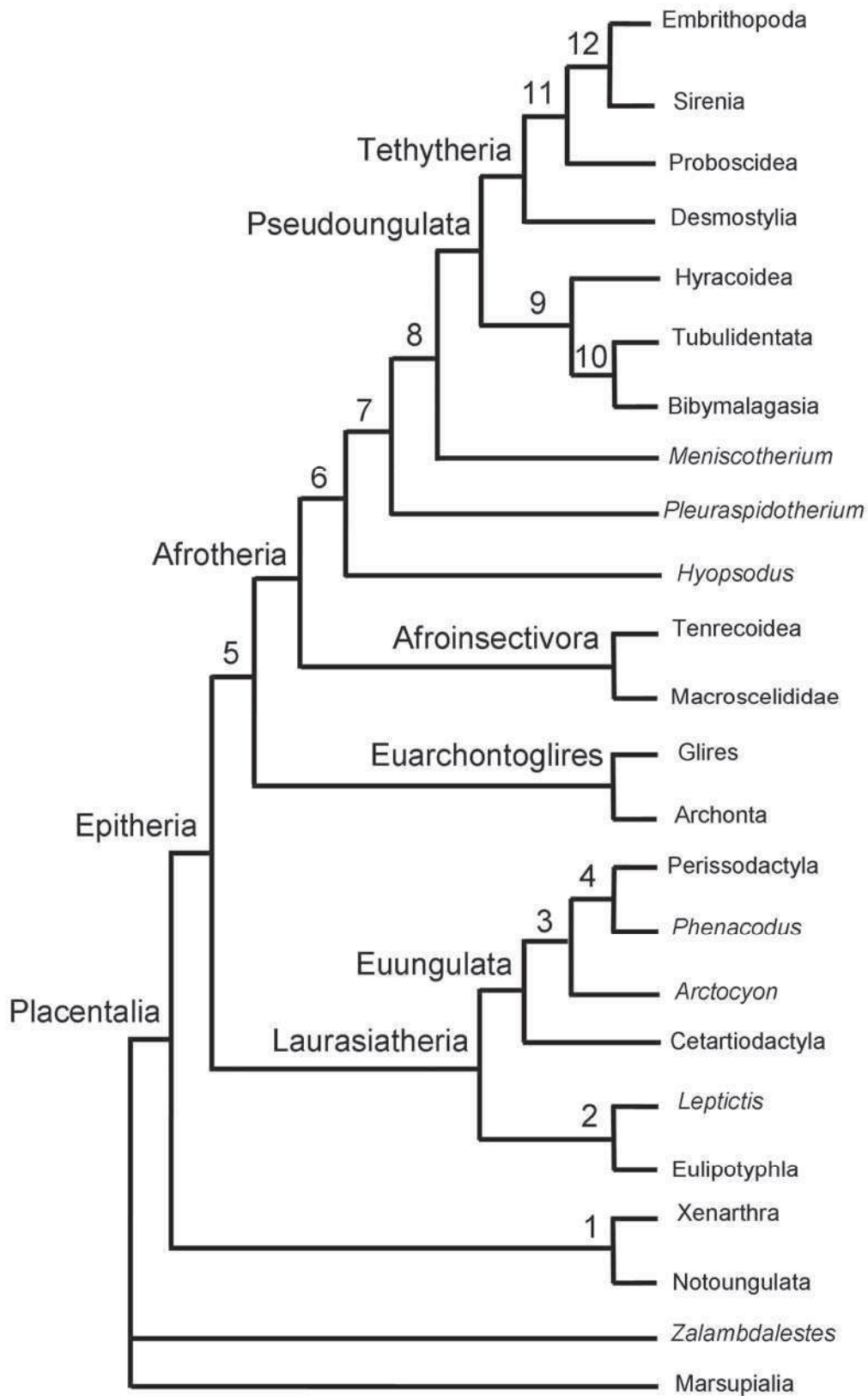


Figure 3. Arbres 1/2 le plus parcimonieux découverts par l'analyse contrainte AC1. Les valeurs et mentions au-dessus de chaque nœud correspondent à l'intitulé du nœud dans le tableau 3.

Nœud	Caractères	Intitulé du caractère
Placentalia	12(0)NH	Foramen carotidien absent
	18(0)NH	Sinus prootique absent
	40(0)NH	Conduits périlymphatique et cochléaire distincts
Nœud 1	5(1)H	Sinus épitympanique élargi
	11(0)H	Processus ectoptérygoïdien absent
	13(0)H	Foramen stylomastoïdien forme une simple encoche
	48(1)H	Suprasylvia présente
Epitheria	19(0)NH	Carotide interne intrabullaire
	20(0)NH	Carotide interne latérale
Laurasiatheria	NA	
Nœud 2	5(1)H	Sinus épitympanique élargis
	12(1)H	Foramen carotidien présent
Euungulata	1(1)H	Processus préglénoïdien présent
	11(0)H	Processus ectoptérydoïdien absent
	22(0)H	Ramus stapedius inferius absent
	37(0)H	Cochlée planispirale
	48(1)H	Suprasylvia présente
Nœud 3	50(1)H	Sulcus lateralis présent
	7(0)H	Processus paroccipital du pétreux absent
	15(0)H	Processus entoglénoïdien absent
Nœud 4	20(1)H	Carotide interne médiale
	8(1)H	Crête médiane du basioccipital présente
Nœud 5	14(1)H	Foramen stylomastoïdien situé au-dessus du niveau de la rangée dentaire
	4(0)H	Sinus épitympanique du squamosal absent
Euarchontoglires	17(1)H	Bulle tympanique ossifiée
	NA	
Afrotheria	NA	
Afroinsectivora	12(1)H	Foramen carotidien présent
	16(1)H	Bassin basisphénoïde présent
	25(1)H	Pars cochlearis globuleuse
Nœud 6	1(1)H	Processus préglénoïdien présent
	7(0)H	Processus paroccipital du pétreux absent
	8(1)H	Crête médiane du basioccipital présente
	15(0)H	Processus entoglénoïdien absent
Nœud 7	14(1)H	Foramen stylomastoïdien situé au-dessus du niveau de la rangée dentaire
	23(0)H	Foramen mastoïdien absent
Nœud 8	4(1)H	Sinus épitympanique du squamosal présent
	13(0)H	Foramen stylomastoïdien forme une simple encoche
Pseudoungulata	5(1)H	Sinus épitympanique élargis
	31(0)H	Fossa subarcuata peu profonde
	44(0)H	Exposition mésencéphalique absente
Nœud 9	29(0)H	Tegmen tympani réduit
	48(1)H	Suprasylvia présente
	50(1)H	Sulcus lateralis présent
Nœud 10	1(0)H	Processus préglénoïdien absent
	6(0)H	Processus paroccipital réduit à absent
	24(1)H	Foramen percranien présent
	47(1)NH	Contact praesylvia-sulcus lateralis présent
Tethytheria	10(1)H	Méat auditif profond dans le squamosal
	36(1)NH	Crête falciforme fine
	51(1)NH	Pseudosylvia profonde
Nœud 11	1(0)H	Processus préglénoïdien présent
Nœud 12	20(1)H	Carotide interne médiale

Tableau 3. Liste des caractères aux nœuds dans le premier des deux arbres les plus parcimonieux découverts par l'analyse contrainte AC1, présentés en figure 3. H : homoplasiques; NH : non-homoplasiques.

Le deuxième arbre découvert par l'analyse AC1 (Fig. 4 ; tableau 4) soutient lui-aussi le clade des Placentalia (18(0)NH, absence de sinus prootique ; 40(0)H, large séparation du conduit périlymphatique et de la fenêtre cochléaire). Le clade soutenu par le nœud 1 rassemble les Archonta, les Glires, les Xenarthra et les Notoungulata (Fig. 4). Ce clade est soutenu par deux caractères homoplasiques : la présence d'un sinus épitympanique large et profond (5(1)) et l'absence de foramen stylomastoideum primitivum (13(0)). Ce regroupement ne porte pas de nom car il n'a jamais été proposé dans la littérature. Les Afrotheria forment un clade avec les Laurasiatheria (Nœud 4). Ce branchement est soutenu par les deux mêmes caractères (19 (0) et 20 (0)) qui soutenaient le clade des Epitheria dans le premier arbre, mais cette fois ils apparaissent homoplasiques. Les Laurasiatheria rassemblent les Eulipotyphla, les Perissodactyla, les Cetartiodactyla et tous les 'Condylarthra'. Les représentants de ce clade partagent un seul caractère dérivé et homoplasiques : la présence d'une crête médiane du basioccipital (8(1)). Aucun caractère ne soutient les Afrotheria (nœud contraint). La première branche divergente de ce clade est celle menant aux Tenrecoidea, puis se branchent successivement *Leptictis* (Nœud 11), les Macroscelidea (Nœud 12) et les Tubulidentata (Nœud Pseudoungulata) (Fig. 4). Par conséquent, ni les Afroinsectivora, ni les Afroinsectiphilia n'apparaissent monophylétiques ici. L'inclusion de *Leptictis* parmi les Afrotheria (Nœud 11) est soutenue par la présence d'un processus paroccipital réduit (6(0)H). Le branchement des Macroscelidea en groupe-frère des Pseudoungulata (Nœud 12) est surtout soutenu par des caractères de l'encéphale, tous homoplasiques : suprasylvia (48(1)) et sulcus

lateralis (50(1)) présents sur l'endocrâne et neopallium élargi (53(1)). L'absence de foramen postglénoïdien (3(0)H) soutient aussi ce nœud. Les Pseudoungulata incluent les Tubulidentata, les Bibymalagasia et les Paenungulata. Ce nœud est soutenu par de nombreux caractères, tous homoplasiques : processus ectoptérygoïdien absent (11(0)), foramen carotidien fondu au foramen lacerum medium (12(0)), foramen stylomastoïdien situé au-dessus de la rangée dentaire (14(1)), fossa subarcuata peu profonde (31(0)), et sur l'endocrâne, exposition du mésencéphale absente (44(0)) et lobe temporal saillant (45(1)). Contrairement au premier arbre, les Tubulidentata et les Bibymalagasia ne forment pas un clade. Les Bibymalagasia apparaissent ici plus proches des Paenungulata (Nœud 13) par la présence d'une crête médiane du basioccipital (8(1)), l'absence de foramen stylomastoïdeum primitivum dans le pétreux (13(0)) et l'absence d'un foramen mastoïdien (23(0)). Ces trois caractères sont homoplasiques. Les Paenungulata sont cette fois monophylétiques. Ce clade est soutenu par la présence d'un processus paroccipital développé (6(1)) et l'absence de processus entoglénoïdien (15(0)) et d'exposition de l'apophyse mastoïde sur le crâne (33(0)). De ces trois caractères, seul le dernier est non-homoplasiques. Le clade des Tethytheria est soutenu cette fois-ci par six caractères dont un non-homoplasiques : la présence sur l'endocrâne d'une profonde pseudosylvia (51(1)). Les cinq autres caractères sont l'absence de sulcus stapédien (21(0)), la présence d'un tegmen tympani développé (29(1)), la proximité des conduits périlymphatique et cochléaire sur le labyrinthe osseux (40(1)) et l'absence sur l'endocrâne des sulci suprasylvien (48(0)) et lateralis (50(0)). Cette fois, les Embrithopoda ne s'associent pas directement avec les Sirenia, mais avec les Desmostylia (Nœud 15). Ce nœud est soutenu par un seul caractère, homoplasiques, l'absence de distinction entre les foramens lacerum medium et posterius (9(0)). Ce clade est lui-même groupe-frère des Sirenia (Nœud 14). Les caractères soutenant ce nœud sont l'absence (non-homoplasiques) de lamina

secundaria sur le canal cochléaire (39(0)) et l'absence (homoplasiques) d'un lobe temporal bien différencié.

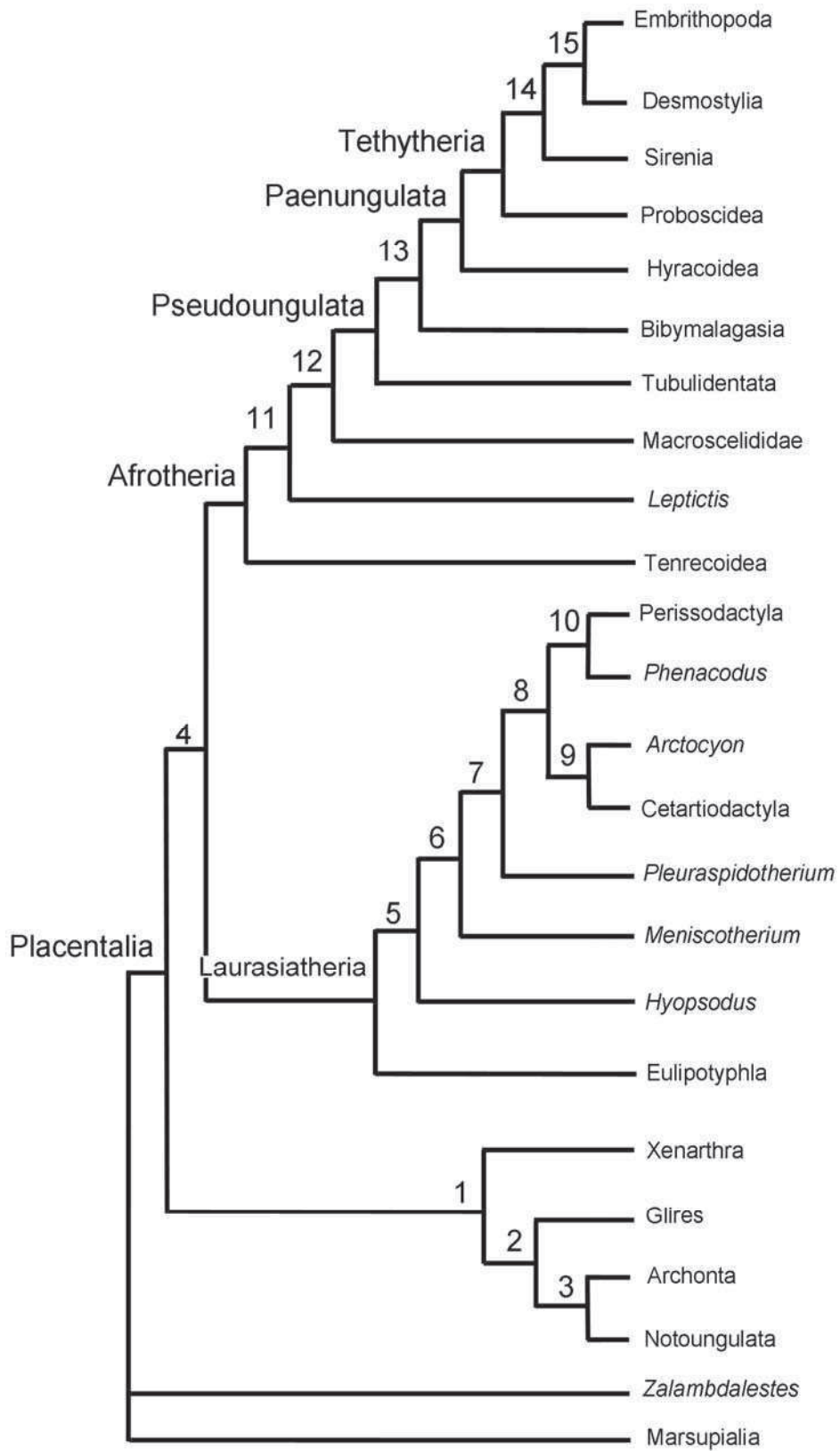


Figure 4. Arbre 2/2 le plus parcimonieux découvert par l'analyse contrainte AC1. Les valeurs et mentions au-dessus de chaque nœud correspondent à l'intitulé du nœud dans le tableau 4.

Nœud	Caractères	Intitulé du caractère
Placentalia	18(0)NH	Sinus prootique absent
	40(0)H	Conduits périlymphatique et cochléaire distincts
Nœud 1	5(1)H	Sinus épitympanique élargi
	13(0)H	Foramen stylomastoïdien forme une simple encoche
Nœud 2	17(1)H	Bulle tympanique ossifiée
	46(0)H	Praesylva absente
Nœud 3	25(1)H	Pars cochlearis globuleuse
	37(0)H	Cochlée planispirale
Nœud 4	19(0)H	Carotide interne intrabullaire
	20(0)H	Carotide interne latérale
Laurasiatheria	8(1)H	Crête médiane du basioccipital présente
Nœud 5	1(1)H	Processus préglénoïdien présent
	7(0)H	Processus paroccipital du pétreux absent
	12(0)H	Foramen carotidien absent
	22(0)H	Ramus stapedius inferius absent
	46(0)H	Praesylva absente
Nœud 6	14(1)H	Foramen stylomastoïdien situé au-dessus du niveau de la rangée dentaire
	23(0)H	Foramen mastoïdien absent
Nœud 7	11(0)H	Processus ectoptérygoïdien absent
Nœud 8	48(1)H	Suprasylva présente
	50(1)H	Sulcus lateralis présent
Nœud 9	8(0)H	Crête médiane du basioccipital absente
	14(0)H	Foramen stylomastoïdien situé au-dessous de la rangée dentaire
	23(1)H	Foramen mastoïdien present
Nœud 10	19(1)H	Carotide interne extrabullaire (ou perbullaire)
Afrotheria	NA	
Nœud 11	6(0)H	Processus paroccipital réduit à absent
Nœud 12	3(0)H	Foramen postglénoïdien absent
	48(1)H	Suprasylva présente
	50(1)H	Sulcus lateralis présent
	53(1)H	Neopallium dominant
Pseudungulata	11(0)H	Processus ectoptérygoïdien absent
	12(0)H	Foramen carotidien absent
	14(1)H	Foramen stylomastoïdien situé au-dessus du niveau de la rangée dentaire
	31(0)H	Fossa subarcuata peu profonde
	37(0)H	Cochlée planispirale
	44(0)H	Exposition mésencéphalique absente
45(1)H	Lobe temporal du neopallium saillant	
Nœud 13	8(1)H	Crête médiane du basioccipital présente
	13(0)H	Foramen stylomastoïdien forme une simple encoche
	23(0)H	Foramen mastoïdien absent
Paenungulata	6(1)H	Processus paroccipital présent
	15(0)H	Processus entoglénoïdien absent
	33(0)NH	Amastoïdie
Tethytheria	21(0)H	Sulcus stapédien absent
	29(1)H	Tegmen tympani développé
	40(1)H	Conduits périlymphatique et cochléaire proches ou confondus
	48(0)H	Suprasylva absente

	50(0)H	Sulcus lateralis absent
	51(1)NH	Pseudosylvia profonde
Nœud 14	39(0)NH	Lamina secundaria absente
	45(0)H	Lobe temporal indifférencié
Nœud 15	9(0)NH	Foramen lacerum medium et posterius indifférenciés

Tableau 4. Liste des caractères aux nœuds dans le deuxième arbre découvert par l'analyse contrainte AC1, présentée en figure 4. H : homoplasique ; NH : non-homoplasique.

3.3. Analyse contrainte AC2 (Fig. 5 ; tableau 5). Les résultats de cette analyse sont cinq arbres equi-parcimonieux de 187 pas chacun (CI : 0.28 ; HI : 0.72 ; RI : 0.46 ; RC : 0.13). Par rapport aux résultats à l'analyse précédente (AC1), le fait d'avoir contraint la monophylie des Afroinsectiphilia et des Paenungulata a profondément changé la topologie de l'arbre de consensus strict (Fig. 5). Les Placentalia sont toujours soutenus, mais cette fois, Laurasiatheria et Archontoglires forment un clade. Ce clade correspond à celui des Boreoeutheria. Il est soutenu par la position latérale et transpromontoire de l'artère carotide interne dans l'oreille moyenne (19(0)H, 20(0)H). Aucun 'condylarthre' ne fait partie des Afrotheria, mais ils sont répartis parmi les Euarchontoglires (*Hyopsodus*, *Meniscotherium*, *Pleurospidotherium*) et les Laurasiatheria (*Arctocyon*, *Phenacodus*). Les Notoungulata, les Xenarthra et les Afrotheria forment ensemble un clade soutenu par cinq caractères tous homoplasiques (nœud 7) : sinus épitympanique du squamosal élargi (5(1)), processus ectoptérygoïdien absent (11(0)), foramen stylomastoïdeum primitivum absent (13(0)), lobe temporal du neopallium saillant latéralement (45(1)) et suprasylvia présente sur l'endocrâne (48(1)). Le clade des Atlantogenata (qui réunit Afrotheria et Xenarthra) est lui aussi soutenu par cinq caractères homoplasiques : réduction du processus paroccipital de l'exoccipital (6(0)), crête médiane du basioccipital présente (8(1)), absence de foramen mastoïdien (23(0)), absence d'exposition du mésencéphale (44(0)) et sulcus lateralis présent sur l'endocrâne (50(1)). Cette fois, l'analyse cladistique permet l'identification de caractères non-ambigus soutenant la monophylie des Afrotheria. Il s'agit : du passage intrabullaire de la carotide

interne (19(0)), de la réduction du tegmen tympani (29(0)), du faible nombre de tours de la cochlée (38(0), moins de deux tours), de l'absence de crus commune secondaire (43(0)) et de l'expansion ventrale du neopallium qui recouvre plus de la moitié de la surface de l'endocrâne en vue latérale (53(1)). Dans l'arbre de consensus strict, les Bibymalagasia sont en multifurcation à la racine des Afrotheria, mais ils apparaissent groupe-frère du clade (Tubulidentata, (Tenrecoidea, Macroscelidea)) dans quatre des cinq topologies retenues. Cette position à la base des Afroinsectiphilia est soutenue par la position latérale de l'artère carotide dans l'oreille (20(0)). Dans le cinquième arbre, les Bibymalagasia apparaissent groupe-frère des autres Afrotheria. Les Afroinsectiphilia (à l'exclusion des Bibymalagasia) sont soutenus par l'absence de crête basioccipitale (8(0)), la présence d'un foramen stylo-mastoïdeum primitivum (13(1)) et la présence d'un foramen mastoïdien (23(1)). Les Afroinsectivora sont soutenus par la présence d'un processus ectoptérygoïdien (11(1)H), la présence d'un foramen carotidien (12(1)H), la présence d'un bassin basisphénoïde (bulle basisphénoïde, 16(1)H), la forme globuleuse de la pars cochlearis (25(1)H), la présence d'une fossa subarcuata profonde (31(1)H), la forme conique de la cochlée (37(1)H) et l'indifférenciation du lobe temporal du neopallium (45(0)H). Trois caractères homoplasiques soutiennent les Paenungulata : le développement du processus paroccipital de l'exoccipital (6(1)), l'absence de processus entoglénoïdien (15(0)) et la présence d'une bulle tympanique ossifiée (17(1)). Un quatrième caractère, non-homoplasique, s'ajoute à cette liste : l'absence d'exposition de l'apophyse mastoïde sur le crâne (33(0), amastoïdie). La monophylie des Tethytheria est soutenue par huit caractères dont deux (crista falciformis fine (36(1)), pseudosylvia profonde (51(1))) sont non-homoplasiques. Les autres (méat auditif externe situé profondément dans le squamosal (10(1)), sulcus stapédien absent (21(0)), tegmen process présent (29(1)), conduits périlymphatique et cochléaire confondus au niveau de leur entrée dans le canal cochléaire (40(1)) et suprasylvia et sulcus lateralis absents (48(0), 50(0))) sont tous homoplasiques.

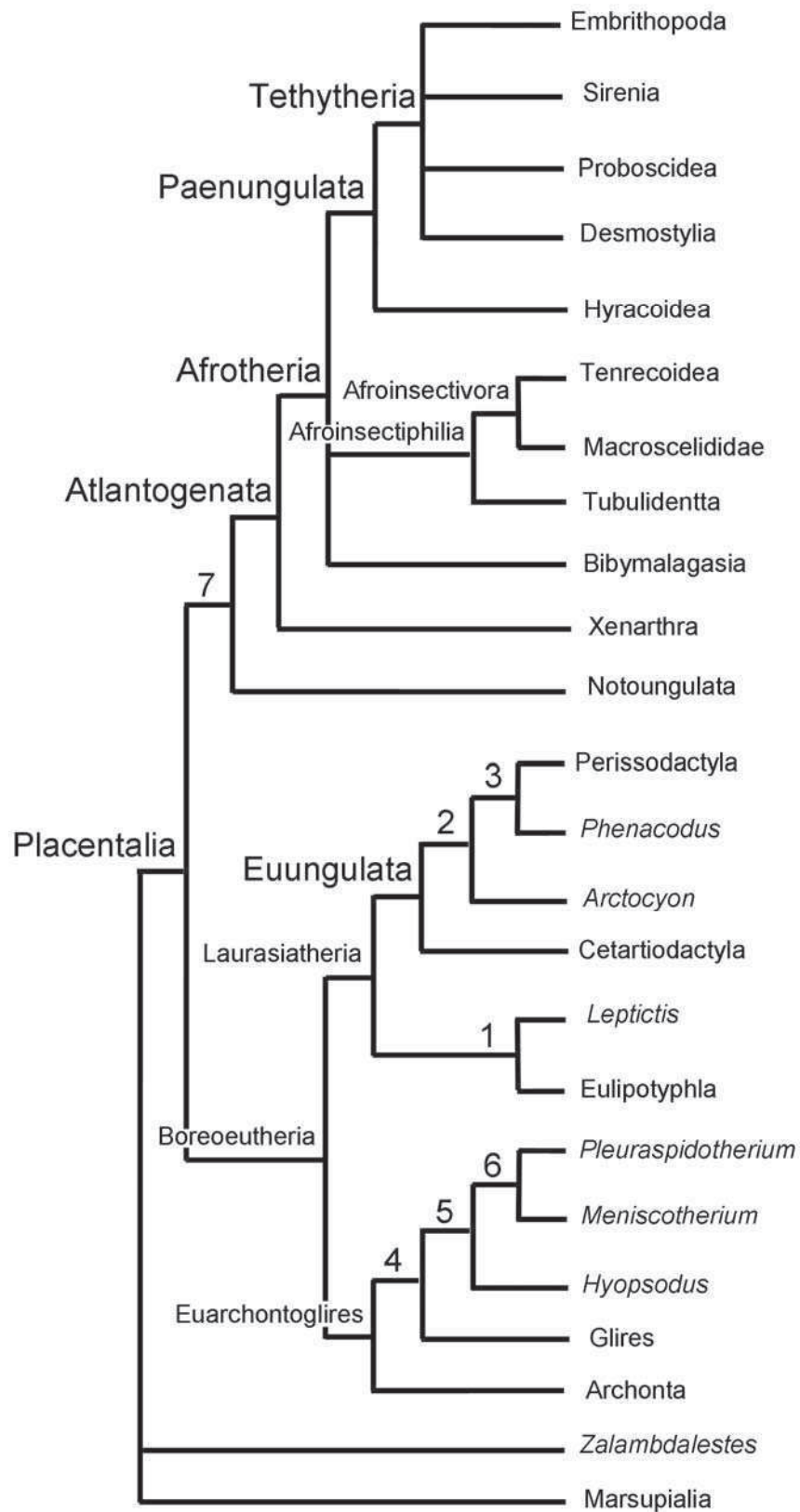


Figure 5. Arbre de consensus-strict des cinq arbres les plus parcimonieux découverts par l'analyse AC2. Les valeurs et mentions au-dessus de chaque nœud correspondent à l'intitulé du nœud dans le tableau 5.

Nœud	Caractères	Intitulé du caractère
Placentalia	12(0)NH	Foramen carotidien absent
	18(0)NH	Sinus prootique absent
	40(0)NH	Conduits périlymphatique et cochléaire distincts
Boreoeutheria	19(0)H	Carotide interne intrabullaire
	20(0)H	Carotide interne latérale
Laurasiatheria	NA	
Nœud 1	5(1)H	Sinus épitympanique élargi
	12(1)H	Foramen carotidien présent
	37(1)H	Cochlée conique
Euungulata	1(1)H	Processus préglénoïdien présent
	11(0)H	Processus ectoptérygoïdien absent
	48(1)H	Suprasylvia présente
	50(1)H	Sulcus lateralis présent
Nœud 2	7(0)H	Processus paroccipital du pétreux absent
	15(0)H	Processus entoglénoïdien absent
	20(1)H	Carotide interne médiale
Nœud 3	8(1)H	Crête médiane du basioccipital présente
	14(1)H	Foramen stylomastoïdien situé au-dessus du niveau de la rangée dentaire
Euarchontoglires	4(0)H	Sinus épitympanique du squamosal absent
	17(1)H	Bulle tympanique ossifiée
Nœud 4	15(0)H	Processus entoglénoïdien absent
	37(1)H	Cochlée conique
Nœud 5	1(1)H	Processus préglénoïdien présent
	7(0)H	Processus paroccipital du pétreux absent
Nœud 6	14(1)H	Foramen stylomastoïdien situé au-dessus du niveau de la rangée dentaire
	23(0)H	Foramen mastoïdien absent
Nœud 7	5(1)H	Sinus épitympanique élargi
	11(0)H	Processus ectoptérygoïdien absent
	13(0)H	Foramen stylomastoïdien forme une simple encoche
	45(1)H	Lobe temporal du neopallium saillant latéralement
	48(1)H	Suprasylvia présente
Atlantogenata	6(0)H	Processus paroccipital réduit
	8(1)H	Crête médiane du basioccipital présente
	23(0)H	Foramen mastoïdien absent
	44(0)H	Exposition mésencéphalique absente
	50(1)H	Sulcus lateralis présent
Afrotheria	19(0)H	Carotide interne intrabullaire
	29(0)H	Tegmen tympani réduit
	38(0)H	Cochlée enroulée sur moins de deux tours
	43(0)H	Crus commune II absente
	53(1)H	Neopallium dominant
Afroinsectiphilia	8(0)H	Basioccipital plat
	13(1)H	Foramen stylomastoïdeum primitivum
	23(1)H	Foramen mastoïdien présent
Afroinsectivora	11(1)H	Processus ectoptérygoïdien présent
	12(1)H	Foramen carotidien présent
	16(1)H	Bassin basisphénoïde présent
	25(1)H	Pars cochlearis globuleuse
	31(1)H	Fossa subarcuata profonde
	37(1)H	Cochlée conique
Paenungulata	45(0)H	Lobe temporal du neopallium indifférencié
	6(1)H	Processus paroccipital présent
	15(0)H	Processus entoglénoïdien absent

	17(1)H	Bulle tympanique ossifiée
	33(0)NH	Amastoïdie
	10(1)H	Méat auditif profond dans le squamosal
	21(0)H	Sulcus stapédien absent
	29(1)H	Tegmen tympani développé
Tethytheria	36(1)NH	Crête falciforme fine
	40(1)H	Conduits périlymphatique et cochléaire confondus
	48(0)H	Suprasylvia absente
	50(0)H	Sulcus lateralis absent
	51(1)NH	Pseudosylvia profonde

Tableau 5. Liste des caractères dans l'arbre de consensus strict résultant de l'analyse AC2, présenté en figure 5. H : homoplasique ; NH : non-homoplasique.

4. Discussion

4.1. Homoplasie dans la région auditive. L'analyse cladistique non-contrainte (Fig. 2) menée sur les caractères de la région auditive et de l'endocrâne ne soutient aucun des grands clades de mammifères reconnus aujourd'hui (e.g. Laurasiatheria, Euarchontoglires, Afrotheria). Au contraire, elle soutient des unités taxonomiques qui étaient celles reconnues bien avant l'avènement des phylogénies moléculaires (i.e. les Edentata, le grade-insectivore, le grade-ongulé) (e.g. Novacek, 1986 ; Prothero et al., 1988 ; Shoshani et McKenna, 1998). Pourtant, comme il a été expliqué dans l'Introduction Générale de ce volume, les caractères de la région auditive (qui représentent ici 43 caractères sur 53) sont réputés pour leur stabilité évolutive. Comme il a été montré dans certains chapitres de cette étude (Chapitres 1, 2, 3 et 5), quelques-uns parmi ces caractères semblaient fournir chez les afrothères un signal phylogénétique allant dans le même sens que les données moléculaires. Toutefois, à une échelle taxonomique plus large le signal phylogénétique fourni par ces quelques rares caractères semble être contrebalancé par l'homoplasie induite par tous les autres. En effet, cette première analyse montre que la majeure partie des caractères de la région auditive et de l'endocrâne ne semblent pas moins homoplasiques que les caractères crâniens, dentaires ou postcrâniens utilisés historiquement en phylogénie. Mieux encore, les convergences qui

touchent la région auditive et l'endocrâne semblent aller dans le même sens que celles qui touchent les autres caractères. En effet, le développement de la région auditive reste intimement liée à celle des autres éléments du crâne, même si elle y est moins sensible du fait de son ossification plus précoce durant l'embryogenèse (Cardini et al., 2008). Par exemple, la région auditive et la mandibule sont des ossifications enchondrales formées à partir des arcs branchiaux et leurs développements sont donc intimement liés, bien que leurs fonctions soient très différentes (Lieberman et al., 2000 ; Luo, 2011). La région auditive est aussi liée physiquement à la mandibule et à son fonctionnement via l'articulation du condyle mandibulaire avec la fosse glénoïde et les nombreux muscles impliqués dans la mastication qui s'attachent dans cette région (Barone, 1999). Par conséquent, l'évolution de la région auditive n'est pas exempte des contraintes imposées par le régime alimentaire, par exemple, sur les dents (dont la morphologie est très utilisée en phylogénie). La morphologie des canaux semicirculaires, qui influence elle-même la morphologie du pétreux (Sanchez-Villagra et al., 2002), évolue avec le mode de locomotion, donc avec la morphologie du squelette postcrânien (Spoor et al., 2002 ; Yang et Hullar, 2007 ; Malinzak et al., 2012). Pouvoir se déplacer efficacement dans un milieu donné implique aussi des adaptations morphologiques du squelette tout entier, tandis qu'en parallèle les propriétés acoustiques de ces milieux influencent l'évolution de la région auditive. Par exemple, l'adaptation à l'audition des basses fréquences induit des transformations de la morphologie de la région auditive (Chapitres 2.B et 4.C ; Mason, 2004) qui constituent des réponses morphologiques à un environnement propice à la propagation de ces ondes, comme les milieux xériques (Lay, 1972) ou au contraire saturé d'humidité (O'Connell-Rodwell, 2007), ou encore le milieu sous-terrain (Mason, 2004). Finalement, si par rapport aux autres régions du crâne et du squelette en général, le basicrâne et la région auditive sont plus à même de fournir un meilleur signal phylogénétique (Cardini et al., 2008 ; Scalici et Panchetti, 2011), il n'en demeure pas moins

qu'elles sont toutes sujettes à des contraintes environnementales et développementales comparables, et que par conséquent, même les caractères de la région auditive peuvent être fortement homoplasiques. C'est pourquoi les analyses AC1 et AC2 ont été réalisées, dans le but de contraindre les caractères du jeu de données à suivre des hypothèses évolutives moins influencées par l'homoplasie, car calquées sur les phylogénies moléculaires.

4.2. De nouvelles synapomorphies morphologiques des Afrotheria ? Finalement, puisque l'analyse non-contrainte ne retrouve pas la monophylie des afrothères, c'est vers les deux analyses ou celle-ci est contrainte qu'il faut se tourner pour répondre à cette question. L'analyse AC1 ne révèle aucun caractère non-ambigu au nœud Afrotheria (Tableaux 3 et 4). Seule l'analyse AC2 fournit des caractères à ce nœud, tous homoplasiques (Tableau 5). Il s'agit des caractères suivant : carotide interne intrabullaire (19(0)), tegmen tympani réduit (29(0)), canal cochléaire enroulé sur moins de deux tours (38(0)), crus commune secondaire absente (43(0)) et neopallium étendu ventrolatéralement sur l'endocrâne (53(1)). Parmi ces caractères, le second (caractère 29) n'apparaît comme une synapomorphie non-ambiguë que dans certains arbres et dans le consensus strict. Il convient donc de n'accorder à ce caractère qu'une confiance limitée.

Le premier caractère (caractère 19) est au contraire très intéressant car Asher et al., (2003) avaient déjà proposé que la présence d'un sulcus transpromontoire (la preuve du passage intrabullaire de la carotide interne), puisse constituer une synapomorphie des afrothères. Le fait que les xénarthres, les marsupiaux et les monotrèmes possèdent une carotide interne extrabullaire (Wible, 1986) renforce l'idée que son acquisition puisse constituer une réelle synapomorphie des afrothères. D'après notre analyse, la course intrabullaire de la carotide interne a persisté chez les Paenungulata basaux (plus ou moins longtemps selon l'optimisation) puis a été perdue de façon convergente chez les Hyracoidea et les Tethytheria. En effet, *Numidothierium* possède un sulcus transpromontoire (Benoit et al.,

sous presse ; Chapitre 4.C) et *Seggeurius* possède un sulcus pour la carotide interne qui, bien qu'il soit médial, est situé à l'intérieur des limites de la bulle tympanique (Chapitre 3.B). De même, l'artère stapédienne (caractère 21) a été perdue de façon convergente chez les Hyracoidea et les Tethytheria, puisque les hyracoïdes basaux *Seggeurius* et *Helioseus* en possédaient une (Chapitre 3). Comme il a été proposé par Fischer et Tassy (1993), la transformation depuis une artère carotide interne passant à l'intérieur des limites de la bulle tympanique à une artère extrabullaire (Hyracoidea) ou perbullaire (Proboscidea) pourrait être à l'origine de la perte convergente de la ramification stapédienne de la carotide interne chez les Paenungulata dérivés.

Le fait que le nombre limité de tours de la spirale cochléaire (caractère 38) constitue une synapomorphie des Afrotheria dans cette analyse mérite d'être discuté. En effet, d'après notre analyse, la cochlée de l'ancêtre commun des Afrotheria devait s'enrouler sur deux tours ou moins (38(0)). Ce résultat est similaire à celui obtenu par Ekdale (2013) qui a estimé que l'enroulement du canal cochléaire chez l'ancêtre commun des afrothères devait être de 751° , soit 2,01 tours. Toutefois, *Zalambdalestes*, les Zhelestidae ainsi que d'autres mammifères euthériens du Crétacé (Meng and Cox, 1995 ; Ekdale, 2009, 2013 ; Ekdale and Rowe, 2011) et le marsupial *Herpetotherium* (Sánchez-Villagra et al., 2007) possèdent tous un canal cochléaire très peu enroulé, en moyenne sur 1,50 tours, ce qui a permis à Ekdale (2013) d'estimer que l'enroulement du canal cochléaire chez l'ancêtre commun des Eutheria et des Placentalia devait être de 1,61 et 2,05 tours respectivement. Ainsi, selon Ekdale (2013) le faible nombre de tour accomplis par le canal cochléaire des Afrotheria est primitif et non-pas dérivé. Dans l'arbre résultant de l'analyse AC2, les afrothères se branchent avec des groupes de mammifères dont la cochlée est enroulée sur plus de deux tours : les Xenarthra (2,25 tours en moyenne, d'après Billet et al. (2012a) et Ekdale (2013)) et les Notoungulata (2,75 tours pour le Notoungulata indéterminé MNHN F-BRD-23 (Billet et Muizon, 2013) et 2,25 tours

chez *Notostylops* (Macrini et al., 2010)), ces derniers n'ayant pas été pris en compte dans l'étude de Ekdale (2013). Un doute subsiste donc quand à la validité de ce caractère en tant que synapomorphie des Afrotheria. Ce doute pourrait être levé par une connaissance plus approfondie de la morphologie du labyrinthe osseux chez les xénarthres fossiles –le labyrinthe osseux n'a été en effet décrit que chez des espèces actuelles (Billet et al., 2012a ; Ekdale, 2013)- et chez un plus grand nombre de notongulés -le labyrinthe osseux n'ayant été décrit que chez deux espèces pour l'instant (Macrini et al., 2010 ; Billet et Muizon, 2013)-.

Dans l'analyse AC2, l'absence de crus commune secondaire sur le labyrinthe osseux (caractère 43) constitue elle aussi une synapomorphie des Afrotheria. La présence d'une crus commune secondaire est généralement vue comme un caractère plésiomorphe chez les mammifères placentaires car elle est présente chez de nombreux Marsupialia (Sánchez-Villagra et al., 2007 ; Schmelzle et al., 2007 ; Horovitz et al., 2008 ; Ekdale, 2013), tous les Eutheria du Crétacé (Meng and Cox, 1995 ; Ekdale, 2009, 2013 ; Ekdale and Rowe, 2011) ainsi que chez la plupart des mammifères paléogènes dont l'oreille interne osseuse est connue, tel que e.g. les archéocètes (Spoor et al., 2002), l'artiodactyle basal *Diacodexis* (Orliac et al., 2012a), les primates et plésiadapiformes du Paléocène et de l'Eocène (Silcox et al., 2009a ; Lebrun et al., 2010 ; Benoit et al., 2013d), le glire *Rhombomylus* (Meng et al., 2003), les chiroptères de l'Eocène de Chambli (Pers. Obs.), les notongulés basaux (Billet et Muizon, 2013), ou encore les 'condylarthres' (Russell, 1964 ; Benoit et al., 2013a) (voir Annexe 6.1). Parmi les afrothères éocènes, l'existence d'une crus commune secondaire a aussi été mentionnée chez le proboscidiien basal *Numidothierium* (Benoit et al., sous presse ; Chapitre 4.C), le sirénien éocène de Chambli (Benoit et al., 2013c ; Chapitre 4.B) ainsi que chez le Macroscelididae basal *Chambius* (Benoit et al., 2013a ; Chapitre 2.B). Ceci laisse supposer que la crus commune secondaire était primitivement présente chez l'ancêtre commun des Afrotheria (Chapitres 1, 2, 4), ce qui n'est pas en accord avec le résultat d'AC2. En effet, la

crus commune secondaire est absente chez les hyracoïdes basaux, bien que la faible distance séparant le bras postérieur du canal latéral et le bras ampullaire du canal postérieur chez *Seggeurius* (le plus basal et le plus ancien hyracoïde connu (Rasmussen et Gutierrez, 2010)), laisse envisager la possibilité que la crus commune secondaire ait pu exister chez des espèces d'hyracoïdes plus anciennes et plus basales encore (Chapitre 3). Elle est aussi absente chez *Plesiorycteropus*, l'unique Bibymalagasia connu, *Arsinoitherium*, ainsi que chez les Tenrecidae actuels et sa présence est variable chez les Chrysochloridae actuels (Chapitres 1 et 4 ; Benoit et al., sous presse). De manière intéressante et par une méthode différente, la reconstitution de l'ancêtre commun des afrothères proposée par Ekdale (2013) suggère aussi que la crus commune secondaire était absente à la racine des Afrotheria. Toutefois, l'échantillonnage taxonomique utilisé par Ekdale (2013) pour sa reconstruction n'inclut que trois taxons fossiles relativement récents : un artiodactyle de l'Oligocène (*Bathygenys reevesi*) un cétacé balaenoptéridé indéterminé du Pliocène et un Elephantimorpha indéterminé du Pléistocène. Il y a donc peut être dans l'analyse d'Ekdale un biais induit par l'utilisation de taxons trop dérivés. De même, dans notre analyse AC2, l'utilisation de taxons représentés uniquement par des espèces actuelles ou Quaternaire (Tenrecoidea et Bibymalagasia) pourrait avoir créé un biais dans la répartition et la polarisation des caractères. Afin de tester cette hypothèse, les Tenrecoidea et les Bibymalagasia ont été retirés de l'analyse AC2. L'unique arbre obtenu est similaire à l'arbre de consensus strict obtenu par l'analyse AC2 originale auquel on aurait simplement retiré les deux taxons cités ci-dessus. La topologie de cet arbre est aussi différente de par la résolution des relations phylogénétiques entre Tethytheria et par l'ordre de branchement des Notoungulata et des Xenarthra par rapport aux Afrotheria qui est inversé. Selon cette analyse, la monophylie des Afrotheria n'est plus soutenue que par quatre caractères homoplasiques : l'absence de foramen postglénoïdien (3(0)), le passage intrabullaire de la carotide interne (19(0)), l'enroulement du canal cochléaire sur moins de

deux tours (38(0)) et l'extension ventrolatéralement du neopallium sur l'endocrâne (53(1)). L'absence de crus commune secondaire (caractère 43) n'est donc plus une synapomorphie des afrothères dans cette nouvelle analyse, ce qui appuie l'hypothèse que l'optimisation de ce caractère à la racine des afrothères était certainement due à un biais d'échantillonnage.

Il a été souligné dans le chapitre 5 (Benoit et al., 2013e) que la morphologie de l'encéphale de l'ancêtre commun des Afrotheria devait avoir été caractérisé par la présence de nombreux traits morphologiques dérivés. Parmi ces caractères figuraient notamment la réduction du lobe flocculaire du cervelet (caractère 31 de cette analyse), la présence de quelques sillons néocorticaux (caractères 47-52 de cette analyse) ainsi que le déplacement ventral de la scissure rhinale sous l'effet de l'expansion ventrolatérale du neopallium (caractère 53 de cette analyse). Toutefois, la valeur de ces caractères en tant que synapomorphie potentielle du clade restait à tester. Parmi tous ces caractères, l'analyse AC2 n'en a retenu qu'un seul comme synapomorphie non-ambigüe des Afrotheria : l'expansion ventrolatérale du neopallium (53(1)), qui traduit le degré relativement important de néocorticalisation de l'encéphale chez l'ancêtre commun des afrothères. L'apparition des autres caractères endocrâniens présents à l'état dérivé à la racine des afrothères, et notamment ceux concernant la fissuration du neopallium, soutiennent en fait des nœuds plus profonds : celui des Atlantogenata (exposition mésencéphalique absente (44(0)) et sulcus lateralis du neopallium présent (50(1)) et celui unissant Atlantogenata et Notoungulata (lobe temporal développé et saillant (45(1)) et suprasylvia présente (48(1))) (Tableau 5). La réduction du lobe flocculaire du cervelet (fossa subarcuata peu profonde, 31(0)) apparaît comme ambiguë entre le nœud 7 et celui des Afrotheria car la fossa subarcuata est peu profonde chez les Notoungulata, de nombreux Afrotheria, dont les Paenungulata, les Bibymalagasias et les Tubulidentata, ainsi que chez certains Xenarthra, mais pas sur le pétrolien du Dasypodinae de l'Eocène décrit par Babot et al. (2012). De la même manière, l'examen du crâne de

Seggeurius et sa comparaison avec le crâne d'autres espèces d'afrothères avait permis de proposer que la présence d'un large sinus épitympanique du squamosal (caractère 5 de cette analyse) pouvait constituer une synapomorphie des Afrotheria (Chapitre 3.B). Toutefois, ce caractère ne soutient pas la monophylie des afrothères. A l'image des caractères de l'endocrâne cités ci-dessus, il appuie au contraire le nœud réunissant les Atlantogenata avec les Notoungulata (Tableau 5). Les résultats de l'analyse AC2 suggèrent donc qu'un certain nombre des caractères de la région auditive et de l'endocrâne proposés au cours des chapitres précédents comme pouvant constituer de possibles synapomorphies des Afrotheria aient pu en fait apparaître avant leur radiation. D'après ces résultats, ce serait en particulier le cas si ces derniers sont effectivement proches des mammifères d'Amérique du Sud (Notoungulata et Xenarthra) comme cela a été proposé par ailleurs sur la base de caractères dentaires, crâniens et postcrâniens (Agnolin et Chimento, 2011 ; O'Leary et al., 2013).

La participation du basisphénoïde à la bulle tympanique (caractère 16 de cette analyse) a d'abord été considéré comme une caractéristique des 'insectivores' puisque ce caractère est présent chez certains Erinaceidae, Talpidae, ainsi que chez les Tenrecoidea et les Macroscelididae (MacPhee, 1981 ; MacPhee et Novacek, 1993). Dans le chapitre 3.B il a été proposé que la participation du basisphénoïde à la bulle tympanique puisse en fait constituer une synapomorphie des Afrotheria. Cette proposition était basée sur le partage de ce caractère chez des paenongulés basaux (*Seggeurius*, *Numidotherium* et *Moeritherium*), ainsi que chez certains Afroinsectiphilia (Tenrecoidea et Macroscelididae). Ce caractère aurait alors été convergent chez les Afrotheria, les Erinaceidae, les Talpidae, mais aussi les Cetacea chez qui il est aussi présent (Asher, 2005). Toutefois, dans l'analyse AC2 (Tableau 5) ainsi que dans le premier arbre de l'analyse AC1 (Tableau 3), la participation du basisphénoïde à la bulle tympanique n'apparaît pas comme une synapomorphie des Afrotheria, mais constitue plutôt une synapomorphie des Afroinsectivora. Ce résultat est lui-même différent de celui de

l'analyse d'Asher (2005) qui avait proposé que la participation du basisphénoïde à la bulle (basisphenod bulla) était une synapomorphie des Tenrecoidea. Les modalités exactes de l'évolution de ce caractère au sein des afrothères restent donc encore nébuleuses et de nouvelles données fossiles seront nécessaires pour les clarifier.

4.3. Relations phylogénétiques et taxonomie des Afrotheria. Déterminer si une espèce fossile appartient ou non aux afrothères n'est pas un exercice facile, ou anodin, car il n'existe que peu de caractères ostéologiques propres aux afrothères qui peuvent permettre de rapprocher un fossile de ce clade (voir Asher et Seiffert, 2010, tableau 46.2, p. 911). Toutefois, sont généralement considérés comme des Afrotheria les espèces fossiles ayant plus d'affinités morphologiques avec l'un des représentants actuels de ce groupe qu'avec n'importe quel autre groupe de mammifères. Par exemple, un proboscidiien fossile, étant par définition plus proche parent des éléphants actuels que de tout autre mammifère, sera par extension considéré comme appartenant au clade Afrotheria. L'utilisation en cladistique de base de données combinant caractères morphologiques et moléculaires (Asher et al., 2003, 2005 ; Asher, 2007 ; Seiffert, 2007), les techniques de super-arbres (Beck et al., 2006), et plus exceptionnellement, le séquençage du collagène retrouvé préservé dans les os fossiles (Buckley, 2013), permettent de valider ou non ces attributions. C'est ainsi que de nombreux ordres aujourd'hui éteints ont été rapprochés des Afrotheria, un clade pourtant défini par des caractères moléculaires sur des taxons actuels. Il s'agit des Desmostylia, des Embrithopoda, des Bibymalagasia, et quelque fois, de certains 'Condylarthra', ainsi que de *Leptictis* (Asher et al., 2003, 2005 ; Beck et al., 2006 ; Asher, 2007 ; Seiffert, 2007 ; Buckley, 2013). Etant donné que la position phylogénétique des taxons éteints n'a pas été contrainte ni dans AC1, ni dans AC2, il est intéressant de comparer la position phylogénétique de ces derniers dans notre analyse avec celles obtenues par ailleurs dans les analyses citées ci-dessus.

4.3.1. Tethytheria. L'examen de formes basales de Tethytheria telles que *Phosphatherium*, *Numidotherium*, *Arsinoitherium*, *Prorastomus* et le sirénien éocène de Chambi a permis l'identification d'un grand nombre de convergences dans la région auditive des tethythères (e.g. fusion secondaire du foramen périlymphatique et de la fenestra cochleae, tegmen process, position du méat auditif interne à l'intérieur du squamosal) (Court et Jaeger, 1991 ; Savage et al., 1994 ; Court, 1994a ; Gheerbrant et al., 2005b ; Benoit et al., 2013c, sous presse ; Chapitre 4). L'existence de ces convergences, notamment entre Proboscidea et Sirenia, appuie l'hypothèse moléculaire récente qui place les Hyracoidea plus proches des Sirenia que ne le sont les Proboscidea, faisant des Tethytheria un groupe paraphylétique (e.g. Springer et al., 2004 ; Nishira et al., 2005 ; Pardini et al., 2007). Dans toutes nos analyses, qu'elles soient contraintes ou non, les Tethytheria apparaissent monophylétiques (Figs. 2, 3, 4, 5) et ce malgré le fait que les caractères déjà connus pour être très convergents aient été écartés, et que seules les espèces basales aient servi au codage de la matrice de caractère (Annexe 6.1). Parmi les caractères qui soutiennent ce clade dans nos analyses il y a donc des caractères non-homoplasiques : la présence d'une crête falciforme très fine et située profondément dans le méat auditif interne (36(1)) et la présence d'une profonde pseudosylvia sur l'endocrâne (51(1)) (Tableaux 2, 3, 4, 5). Les caractères de la région auditive proposés dans le chapitre 3.B comme pouvant soutenir le clade unissant Sirenia et Hyracoidea, i.e. processus postglénoïdien arrondi (caractère 2 de cette analyse), présence d'un renflement important du septum metacochleare (caractère 28 de cette analyse) et apophyse mastoïde large et quadrangulaire (caractère 35 de cette analyse), apparaissent ici convergents. Notre échantillonnage de caractères de la région auditive et de l'endocrâne ne soutient donc pas ici la paraphylie des Tethytheria. Ils argumentent en revanche en faveur de l'inclusion des Embrithopoda et des Desmostylia au sein du clade des Tethytheria (Figs. 2, 3, 4, 5). Ce résultat, basé sur les caractères de la région auditive et de l'endocrâne, est similaire à ceux qui

ont été obtenus en utilisant des caractères provenant d'autres régions du squelette, ainsi que de la denture (e.g. Domning et al., 1986 ; Court, 1992b ; Asher et al., 2003; Asher, 2007 ; Seiffert, 2007 ; Gheerbrant et al., 2005b). Toutefois, contrairement aux résultats obtenus dans le chapitre 4.C (Benoit et al., sous presse), les Embrithopoda forment, dans tous les arbres de toutes nos analyses, un clade avec les Sirenia et/ou les Desmostylia excluant les Proboscidea. Parmi les multiples hypothèses de relations phylogénétiques interordinales à l'intérieur des Tethytheria, un tel branchement avec les siréniens n'a été retrouvé que dans l'analyse de Seiffert (2007). Les caractères qui soutiennent le clade (Sirenia, Embrithopoda) sont l'absence de foramen postglénoïdien (3(0)H), la position médiale de l'artère carotide (20(1)H), et l'absence de lamina secundaria osseuse sur le canal cochléaire (39(0)NH). Ceux soutenant le clade (Embrithopoda, (Desmostylia, Sirenia)) sont l'absence de lamina secundaria osseuse sur le canal cochléaire (39(0)NH) et l'absence d'un lobe temporal indifférencié sur l'endocrâne (45(0)H). Enfin, le clade (Desmostylia, Embrithopoda), quand il apparaît, n'est soutenu que par un seul caractère (9(0)H, absence de séparation entre le foramen lacerum posterius et medium). La question de la position systématique et phylogénétique des embrithopodes est depuis longtemps problématique (Andrews, 1906 ; Simpson, 1945). En effet, la morphologie très dérivée d'*Arsinoitherium*, le seul embrithopode dont l'oreille moyenne et interne est documenté (Court, 1990 ; Benoit et al., sous presse), et les nombreuses convergences morphologiques qu'il a développé en parallèle avec les proboscidiens (e.g. Court, 1990, 1992b, voir chapitre 4.C) rendent l'usage de cette espèce très problématique en phylogénie (Tabuce et al., 2007 ; Seiffert, 2007). Les embrithopodes illustrent parfaitement les problèmes de convergence qui peuvent être rencontrés en phylogénie quand pas ou peu de taxons basaux sont suffisamment bien documentés. Des données fossiles supplémentaires seront nécessaires pour mieux comprendre l'évolution de ces convergences et ainsi mieux cerner la position phylogénétique et l'origine des embrithopodes.

4.3.2. Les Bibymalagasia. La place des Bibymalagasia dans la phylogénie des mammifères est très controversée (voir chapitre 1). Ces derniers ne sont connus que par deux espèces, appartenant au genre *Plesiorcyteropus*, chacune représentée par du matériel postcrânien et un arrière-crâne comprenant le basicrâne ; aucune n'est représentée par des restes dentaires (MacPhee, 1994). Bien que de nombreuses analyses cladistiques récentes les aient retrouvées comme groupe-frère des Tubulidentata (e.g. Asher et al., 2003 ; Holroyd et al., 2005 ; Asher, 2007; Horovitz et al., 2009), plusieurs auteurs préfèrent rester prudents quand à leur position phylogénétique (e.g. Lehmann, 2009) notamment suite au travail de MacPhee (1994). En effet, ce dernier avait conclu que les ressemblances entre tubulidentés et bibymalagasiens étaient principalement dues à l'adaptation convergente au fouissage et à l'entomophagie, et qu'aucun caractère non-ambigu ne soutenait un clade unissant ces deux ordres. Ce scepticisme quand à la position phylogénétique des Bibymalagasia comme groupe-frère des Tubulidentata s'est récemment vu renforcé par une analyse phylogénétique basée sur les séquences de collagène récoltées dans les os de *Plesiorcyteropus* (Buckley, 2013). Cette analyse place *Plesiorcyteropus* parmi les Tenrecoidea, en tant que groupe-frère des Tenrecidae, réfutant ainsi une relation étroite avec l'oryctérope (Buckley, 2013). Ce résultat n'est toutefois pas indiscutable puisque, dans la même analyse, les Tubulidentata apparaissent groupe-frère des Hyracoidea et les Macroscelidea groupe-frère du clade réunissant les autres Afrotheria, deux branchements qui ne sont appuyés par aucune autre phylogénie moléculaire. Quoiqu'il en soit, dans le travail de Buckley (2013), *Plesiorcyteropus* est profondément enraciné dans l'arbre des Afrotheria ce qui soutient l'inclusion des Bibymalagasia parmi ces derniers (cette possibilité étant déjà consensuellement admise depuis quelques années e.g. par Kemp (2005), Beck et al. (2006) et Werdelin et Sanders (2010)).

Nos analyses réalisées sur un large échantillonnage de placentaires et à partir des caractères basicrâniens et endocrâniens (les seuls caractères crâniens codables sur les deux

crânes de *Plesiorycteropus* connus) permettent ici de discuter de leur position phylogénétique. Dans les deux analyses où la monophylie des Afrotheria est contrainte (AC1 et AC2, (Figs. 3, 4, 5)), les Bibymalagasia apparaissent comme des membres à part entière des Afrotheria (sauf dans l'un des cinq arbres de AC2 où ils sont groupe-frère des afrothères). L'inclusion des Bibymalagasia parmi les Afrotheria semble donc bien soutenue par les caractères de la région auditive et de l'endocrâne. Elle est aussi soutenue par la présence d'une fosse cotyloïde sur l'astragale (MacPhee, 1994), un caractère dérivé supposé des Afrotheria (Tabuce et al., 2007).

Le signal fourni par les caractères de la région auditive et de l'endocrâne quand à la position phylogénétique des Bibymalagasia au sein des afrothères est plus nuancé. Dans l'analyse non-contrainte et dans le premier arbre résultant de l'AC1, les Bibymalagasia et les Tubulidentata forment un clade soutenu respectivement par trois et quatre caractères dérivés (Tableaux 2 et 3). Un seul de ces caractères soutient ce clade dans les deux cas : la présence d'un contact *praesylvia-sulcus lateralis* sur le *neopallium* (47(1)). Contrairement aux autres caractères, il est non-homoplasique car il est unique aux Tubulidentata et aux Bibymalagasia. En effet, il est absent chez tous les autres mammifères actuels ainsi que chez les mammifères fossiles dont la morphologie du moulage endocrânien et/ou du cerveau est connue (Chapitre 5; Benoit et al., 2013e). Etant donné qu'aucun mammifère fouisseur ne possède ce caractère (Gervais, 1869 ; Elliot Smith, 1899, 1902; Nieuwenhuys et al., 1998), il semble qu'il ne soit pas apparu sous l'effet de la convergence de leur mode de vie et soutient donc le clade (Tubulidentata, Bibymalagasia) sans ambiguïté. Toutefois, ni AC2, ni le deuxième arbre de AC1 ne soutiennent ce clade (Figs. 4, 5). En fait, la position phylogénétique des Bibymalagasia apparaît très variable d'un résultat à l'autre, tantôt plus proche des Paenungulata que ne le sont les Tubulidentata (AC1, arbre 2, fig. 4), tantôt groupe-frère des Afroinsectiphilia ou des Afrotheria (AC2). Quel que soit le résultat obtenu, aucun arbre ne confirme le branchement des Bibymalagasia avec les Tenrecoidea tel qu'il a été proposé par

Buckley (2013). La seule analyse cladistique ayant fourni un soutien morphologique à un tel regroupement est celle d'Asher et al. (2005: fig. 9B). Trois caractères, tous homoplasiques, soutenaient alors le clade (Tenrecoidea, Bibymalagasia) : la taille réduite du foramen optique par rapport à la fissure sphénoorbitaire, la position postérieure de la tête de l'humérus par rapport à la grande tubérosité et la réduction de la symphyse pubienne. Il a été aussi proposé dans le chapitre 1 que l'absence de crus commune secondaire pourrait être une synapomorphie de ce clade, mais nos analyses cladistiques discutées ici ne soutiennent pas cette hypothèse. Rappelons que ce caractère pourrait être affecté par un biais d'échantillonnage (voir plus haut) dû au fait que Bibymalagasia et Tenrecoidea sont essentiellement documentés par des espèces existantes ou récemment disparues. L'étude approfondie de représentants plus anciens et basaux de ces taxons devrait constituer une étape importante dans la compréhension de leurs relations phylogénétiques l'un par rapport à l'autre.

4.3.3. Les 'Condylarthra'. De nombreuses études ont proposé que certains 'Condylarthres' pourraient faire partie des afrothères. C'est le cas des analyses de Asher et al. (2003) ou encore de Asher (2007), qui branchent *Hyopsodus*, *Phenacodus* et *Meniscotherium* parmi les afrothères. C'est aussi le cas des analyses de Tabuce et al. (2007) et de Zack et al. (2005 : fig.3b) qui intègrent les Louisininae parmi les afrothères, et de celles de Zack et al. (2005) et de Penkrot et al. (2008), qui y incluent *Apheliscus* et *Haplomytus*. Toutefois, la position phylogénétique des 'condylarthres' parmi les placentaires est extrêmement variable dans la littérature (e.g. Asher et al., 2003 ; Tabuce et al., 2007 ; Ladevèze et al., 2010 ; O'Leary et al., 2013). La grande variabilité dans le branchement des divers taxons de 'condylarthres' dans nos analyses cladistiques illustre bien cette instabilité phylogénétique récurrente (Figs. 2, 3, 4, 5). Seuls *Hyopsodus*, *Pleurospidotherium* et *Meniscotherium* viennent ici se brancher parmi les afrothères, et ce uniquement dans le premier arbre de l'analyse AC1 (Fig. 3). Bien que

Phenacodus soit le seul ‘condylarthre’ de notre analyse dont le tarse soit taxéopode comme chez les Paenungulata (Lavocat, 1958 ; Thewissen et Domning, 1992), ce dernier reste invariablement groupe-frère des Perissodactyla, comme l’est *Arctocyon* avec les Cetartiodactyla, dans AC1 et AC2. Dans l’état des connaissances actuelles, les caractères de la région auditive et de l’endocrâne fournissent donc un signal plutôt défavorable à l’intégration de tout ou partie des ‘condylarthres’ parmi les afrothères. Toutefois, il est à noter que les régions anatomiques concernées par notre analyse sont inconnues chez les Louisininae et les Apheliscinae, alors même que ces deux taxons sont les ‘condylarthres’ les plus régulièrement rapprochés des afrothères (Hartenberger, 1986; Zack et al., 2005; Tabuce et al., 2001b, 2007, 2008; Penkrot et al., 2008 ; Gheerbrant, 2009), ce qui limite beaucoup la portée de cette conclusion.

4.3.4. *Leptictis*. *Leptictis* est un petit mammifère insectivore de l’Oligocène d’Amérique du Nord de la famille des Leptictidae (Novacek, 1986). Les analyses cladistiques le rapprochent généralement des mammifères qui formaient autrefois le groupe des Lipotyphla (e.g. Novacek, 1986 ; Holroyd et Mussell, 2005) ou en font un euthérien non placentaire (e.g. Wible et al., 2009), mais certaines analyses récentes le branchent parmi les Afrotheria (e.g. Asher et al., 2003; O’Leary et al., 2013). A l’image des ‘condylarthres’, *Leptictis* ne se branche parmi les Afrotheria que dans un seul des deux arbres de l’analyse AC1 (le deuxième, fig. 4). Sa position parmi les Afrotheria est soutenue par l’absence ou la réduction du processus paroccipital (6(0)H). Dans les analyses AC1 (premier arbre) et AC2, il forme un clade avec les Eulipotyphla soutenu respectivement par deux et trois caractères homoplasiques : présence d’un sinus épitympanique du squamosal large (5(1)), présence d’un foramen carotidien (12(1)) et forme conique du canal cochléaire (37(1), seulement dans AC2) (Tableaux 3 et 5). Le branchement de *Leptictis* parmi les Afrotheria est donc assez peu soutenu ici par rapport à celui avec les Eulipotyphla.

4.3.4. Les Notoungulata. Deux publications récentes (Agnolin et Chimento, 2010 ; O’Leary et al., 2013) ont proposé de rapprocher les Notoungulata et d’autres ongulés sud-américains des Afrotheria. Cette hypothèse est basée essentiellement sur des caractères dentaires et postcrâniens (e.g. présence d’une fosse cotyloïde, éruption dentaire retardée) mais pas basicrâniens. Bien que vivement critiquée (voir Billet et al., 2011), cette hypothèse peut être ici discutée, au moins pour les Notoungulata, dont la région auditive est la mieux connue des ‘ongulés’ d’Amérique du Sud. Aucune de nos analyses ne soutient l’inclusion des Notoungulata parmi les Afrotheria. Par contre, l’analyse non-contrainte soutient le clade Pan-Tethytheria qui associe Notoungulata et Tethytheria (O’Leary et al., 2013) (Fig. 2, nœud 9). Dans ce clade, les Notoungulata partagent avec les Tethytheria : la présence d’un processus préglénoïdien (1(0)H), la position du méat auditif externe situé profondément dans le squamosal (10(1)NH, quoique pas totalement entouré par le squamosal comme cela peut être le cas chez les Desmostylia, les Proboscidea et les Embrithopoda (Court, 1992b)) et la disparition du sulcus lateralis sur l’endocrâne (50(0)H). Toutefois, une fois la monophylie des Afrotheria contrainte (AC1 et AC2), les Notoungulata sont distants des afrothères et ces caractères apparaissent comme des convergences.

4.4. L’origine biogéographique des Afrotheria. Discuter de l’origine biogéographique des Afrotheria est presque inévitable, puisque Afrotheria signifie ‘bêtes d’Afrique’ en référence à la possible origine et/ou l’endémisme africain de ses représentants. Cette question est plus complexe qu’il n’y paraît puisque de nombreux groupes d’afrothères éteints, tels que l’ordre des Embrithopoda, celui des Desmostylia ou encore la famille des Anthracobunidae, sont originaire d’un autre continent que l’Afrique (Gheerbrant et al., 2005a), et que de nombreux autres groupes de mammifères qui pourraient être proches des afrothères (e.g. *Leptictis* et les ‘condylarthres’ cités ci-dessus) ont une répartition strictement extra-africaine (Asher et al., 2003 ; Tabuce et al., 2007, 2008 ; O’Leary et al., 2013). En l’occurrence, certaines

phylogénies pointent une origine laurasiatique des afrothères (e.g. Tabuce et al., 2007), tandis que d'autres pointent une origine plutôt américaine de ces derniers (Zack et al. 2005 ; O'Leary et al., 2013). Etant donné que la position phylogénétique des grand clades de mammifères (Laurasiatheria, Euarchontoglires, Afrotheria et Xenarthra) les uns par rapport aux autres n'a pas été contrainte dans les analyses AC1 et AC2, il nous est permis de discuter ici de l'apport des caractères de la région auditive et de l'endocrâne à ces différentes hypothèses.

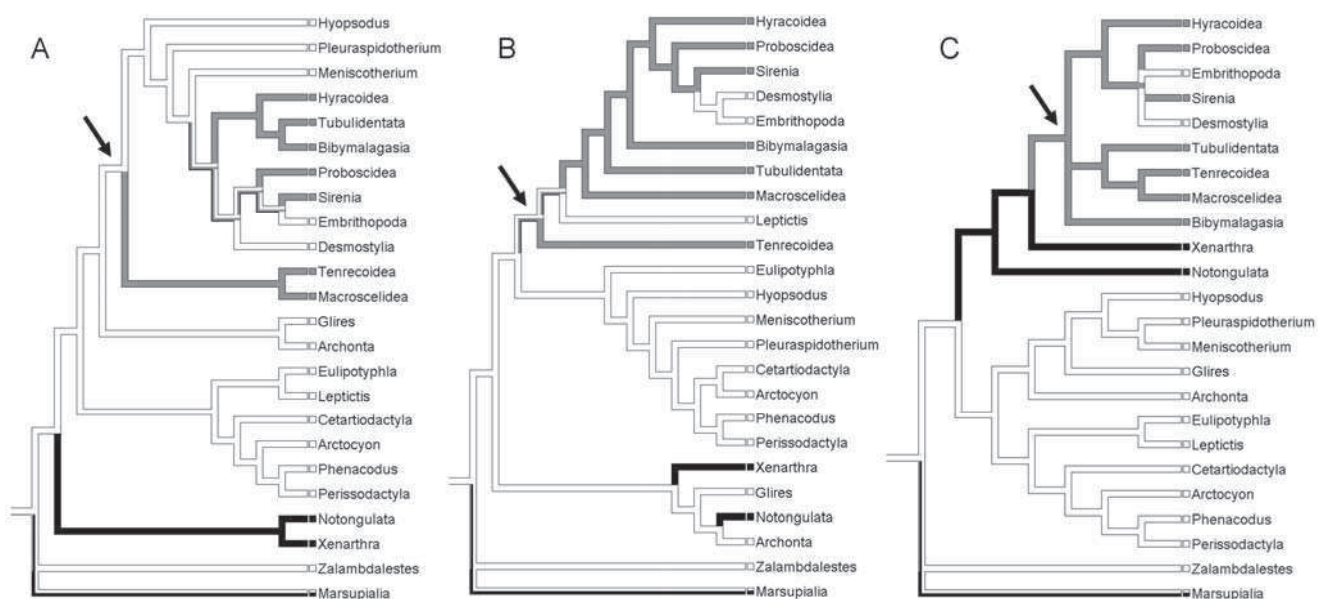


Figure 6. Reconstructions de l'histoire biogéographique des Placentalia par maximum de parcimonie sous Mesquite 2.6 (Maddissson and Maddissson, 2009). A : premier arbre de AC1 ; B : deuxième arbre de AC1 ; C : arbre de consensus strict de AC2. La flèche indique la racine les Afrotheria. Blanc : taxons de Laurasie ; Gris : taxons d'Afrique ; Noir : taxons d'Amérique du Sud. Voir annexe 6.2.

Dans les deux arbres résultant de l'analyse AC1, de nombreux taxons d'origine extra-africaine se branchent au sein même du clade Afrotheria : les *Desmostylia*, les *Embrithopoda*, *Hyopsodus*, *Pleuraspidotherium* et *Meniscotherium* dans le premier arbre (Fig. 6A) et les *Desmostylia*, les *Embrithopoda* et *Leptictis* dans le deuxième (Fig. 6B). De plus, dans ces

deux arbres, les Afrotheria se branchent comme groupe-frère d'autres taxons laurasiatiques (Fig. 6A, B). C'est pourquoi les reconstructions par maximum de parcimonie indiquent que la localisation biogéographique de l'ancêtre commun des afrothères est soit laurasiatique (Fig. 6A) soit ambiguë (Fig. 6B). Toutefois les arbres obtenus par l'analyse AC1 reflètent mal les résultats obtenus par les phylogénies moléculaires. En effet, dans ces arbres apparaissent des clades qui n'ont jamais été soutenus par d'autres analyses phylogéniques, tel que le clade (Afrotheria, Euarchontoglires) (Fig. 3, nœud 5) ou le clade réunissant Xenarthra et Euarchontoglires (Fig. 4, nœud 1). De plus, très peu de phylogénies moléculaires récentes soutiennent le clade des Epitheria (Romiguier et al., 2013a), ici soutenu dans le premier arbre de l'analyse AC1 (Fig. 3). Finalement, l'analyse ici la plus à même de refléter l'histoire évolutive des mammifères placentaires telle que les caractères moléculaires l'argumentent est AC2 (Fig. 5). En effet, les résultats de cette analyse soutiennent (sans l'aide de contrainte) les clades des Boreoeutheria et des Atlantogenata (Fig. 5), comme dans de très nombreuses analyses moléculaires (e.g. Meredith et al., 2011 ; Song et al., 2012 ; voir Romiguier et al., 2013a).

Dans AC2, tous les 'condylarthres' sont exclus des afrothères. Dès lors, hormis les embrithropodes et les desmostyliens, les afrothères ne comportent plus que des taxons d'origine africaine et/ou endémiques d'Afrique (les siréniens ayant désormais une origine africaine avérée (Chapitre 4.B ; Benoit et al., 2013c)). De plus, les xénarthres et les notongulés, tous deux d'origine sud-américaine, se branchent successivement comme groupe-frère des afrothères (Fig. 5). Cette analyse conforte donc une origine plutôt gondwanienne des Afrotheria (Fig. 6C), comme cela a été proposé par de nombreux biologistes moléculaires (e.g. Wildman et al., 2007).

Finalement, en contraignant la monophylie des Afrotheria ainsi que celle des Paenungulata et des Afroinsectiphilia, les caractères de la région auditive et de l'endocrâne

soutiennent spontanément le clade des Atlantogenata, ainsi qu'un clade unissant ces derniers aux Notoungulata (Fig. 5). Ils forment tous ensemble un clade dont l'origine est très probablement gondwanienne et éventuellement sud-américaine d'après les résultats présentés dans la figure 6. Cette analyse soutient donc l'hypothèse selon laquelle l'apparition des Afrotheria serait intimement liée à la séparation de la plaque africaine de la plaque sud-américaine et à l'interruption des échanges fauniques terrestres entre Afrique et Amérique du Sud au Cénomanién (-100 à -93 Ma) (Gheerbrant et Rage, 2006 ; Wildman et al., 2007). Cette date correspond d'ailleurs d'assez près à la celle de la divergence entre afrothères et xénarthres telle qu'elle a été estimée par horloge moléculaire (entre -70 et -97 Ma, Poulakakis et Stamatakis, 2010 ; Meredith et al., 2011 ; Dos Reis et al., 2012). L'hypothèse d'une grande proximité entre les Afrotheria et les mammifères endémiques (éteints ou actuels) d'Amérique du Sud est continuellement discutée et fait l'objet d'un grand nombre de publications autant en sa faveur que sa défaveur (e.g. Hallstrom et al., 2007 ; Agnolin et Chimento, 2011 ; Billet et al., 2011 ; O'Leary et al., 2013 ; Billet et Muizon, 2013 ; Romiguier et al., 2013a ; Hautier et al., 2013). La question de l'origine des Afrotheria est donc intimement liée à celle de la position phylogénétique des taxons endémiques d'Amérique du Sud, qu'il s'agisse des Xenarthra ou des nombreux 'ongulés' sud-américain (Litopterna, Xenungulata, Notoungulata, Astrapotheria et Pyrotheria). Il s'agit finalement d'une des problématiques illustrant le mieux l'importance des données paléontologiques et morphologiques pour la compréhension de l'origine et de l'évolution des mammifères placentaires.

5. Conclusion

Même si les caractères de la région auditive (et de l'endocrâne) sont potentiellement moins sujets à l'homoplasie que les autres caractères (Cardini et al., 2008), cette étude montre que leur évolution n'en demeure pas moins complexe et que des convergences ont pu avoir

lieu dès le Paléogène (voir aussi Chapitre 4.C). Les caractères du basicrâne des placentaires anciens ne sont donc pas complètement dépourvus d'homoplasie. Notre analyse a permis toutefois de mieux préciser et comprendre leur évolution et d'apporter de nouveaux éléments de discussion quand au contenu taxonomique et à l'origine géographique des Afrotheria.

Plusieurs caractères de la région auditive et du cerveau ont été proposés comme des caractères dérivés potentiels des Afrotheria dans ce volume. Parmi ces caractères, trois ont été retenus par nos analyses comme pouvant constituer des synapomorphies potentielles du clade Afrotheria : la course intrabullaire de l'artère carotide interne, le faible enroulement de la cochlée (deux tours ou moins) et la grande extension du neopallium sur l'endocrâne. La cruse commune secondaire doit avoir été primitivement présente chez l'ancêtre commun des Afrotheria et des Paenungulata, ainsi que l'artère carotide interne et sa branche stapédienne. D'après l'analyse AC2 (la mieux soutenue par les données moléculaires), l'endocrâne devait avoir une morphologie dérivée déjà chez l'ancêtre commun des Afrotheria (mésencéphale non-exposé dorsalement (44(0)), lobe temporal développé (45(1)), sillons présylvien (46(1)), suprasylvien (48(1)) et latérale (50(1)) présents sur le neopallium et ratio Néo/rhin supérieur à 1 (53(1))).

Certains de ces caractères dérivés de l'endocrâne, ainsi que d'autres de la région auditive semblent être apparus avant la radiation des afrothères et soutiennent ici le clade des Atlantogenata, ainsi que leur rapprochement avec les Notoungulata (au moins dans l'analyse AC2). Tous ces groupes forment un clade dont la racine est certainement gondwanienne et remonte vraisemblablement à la fin du Mésozoïque. Toutefois, les analyses réalisées ici n'excluent pas toutes l'inclusion de taxons laurasiatiques parmi les Afrotheria ('condylarthres', *Leptictis*).

Finalement, la documentation apportée au cours des chapitres précédents sur les caractères de la région auditive et de l'endocrâne chez les Afrotheria basaux et leur codage

dans une matrice de caractère montrent qu'ils sont susceptibles de fournir un signal phylogénétique soutenant des hypothèses phylogénétiques originales ou proposées par ailleurs. Des travaux futurs associant les caractères codés dans cette matrice avec des caractères dentaires, crâniens et postcrâniens, combinés ou non avec des données moléculaires, devraient permettre d'obtenir une vision globalement plus représentative et mieux documentée de la phylogénie et de l'évolution des mammifères placentaires, fossiles y compris, comme ça a été le cas pour de nombreuses démarches similaires (Asher et al., 2003 ; Seiffert, 2007 ; Asher, 2007 ; O'Leary et al., 2013).

Conclusion générale

Conclusion générale

Les Afrotheria forment un clade découvert très récemment (Stanhope et al., 1998) et que les caractères dentaires, crâniens et postcrâniens n'avaient pas permis de soutenir. Comprendre l'origine et l'évolution de ce clade passe donc par la recherche et la découverte de nouveaux caractères permettant de le décrire et de le caractériser. Rechercher ces nouveaux caractères dans l'anatomie de la région auditive et de l'endocrâne s'avère être intéressant à plus d'un titre : i) ces régions sont considérées comme phylogénétiquement stables et informatives, surtout la région auditive, ii) ce sont des régions complexes, où les caractères sont extrêmement nombreux, iii) au même titre que les dents, un biais de fossilisation naturel permet à ces régions, en particulier à l'os pétreux, de se conserver facilement dans le registre fossile, iv) la généralisation des techniques d'investigation par CT-scan permet un accès facilité à ces structures internes, v) ces régions anatomiques demeuraient jusqu'à présent assez peu documentées chez les afrothères, en particulier chez les formes fossiles (voir Introduction Générale).

Ainsi cette étude est la première à documenter la morphologie de l'oreille moyenne et interne et de l'endocrâne chez de nombreux taxons d'Afrotheria actuels et fossiles, et plus spécifiquement celles des formes les plus basales telles que *Chambius* (Chapitre 2.B), *Seggeurius* (Chapitre 3.B), le sirénien de Chambi (Chapitre 4.B) ou encore *Numidothorium* (Chapitre 4.C). Par ailleurs, l'étude de plusieurs pétreux isolés a permis de mettre en lumière une diversité insoupçonnée d'afrothères paléogènes, dont les dents nous sont encore inconnues. Ces taxons uniquement représentés par leur pétreux comprennent notamment le sirénien de Chambi qui constitue le représentant le plus basal de cet ordre et supporte ainsi une origine africaine des Sirenia (Chapitre 4.C) ; une espèce d'hyracoïde de Chambi encore inconnue par ses dents (Chapitre 3.C) ; et enfin un taxon d'hyracoïde du Glib Zegdou (possiblement *Microhyrax*) qui serait très proche des Procaviidae actuels (Chapitre 3.C). Cette

étude a aussi montré que conformément à leur réputation, les caractères de la région auditive peuvent fournir un signal phylogénétique capable de soutenir des clades morphologiques tels que les Tethytheria ou les Paenungulata (Chapitres 4, 5 et 6), mais aussi des clades moléculaires tels que les Afroinsectivora ou encore le clade 'Panelephantulus' (Chapitre 2).

Peu de synapomorphies ostéologiques des afrothères sont connues, ce qui rend difficile l'attribution de taxons fossiles à ce groupe, notamment parmi les plus anciens. Parvenir à reconstituer quelles étaient les caractéristiques ancestrales des afrothères est donc une étape clé pour comprendre l'origine et la radiation des afrothères durant le Cénozoïque. De ce point de vue, l'étude du moulage endocrânien (Chapitre 5) s'est avérée révélatrice. En effet, la découverte chez certains Afroinsectiphilia (*Rhynchocyon*, les Tubulidentata et *Plesiorycteropus*), d'une morphologie cérébrale, et surtout du néocortex, évoquant celle des Paenungulata (mais aussi celle des Ferungulata et des Primates) supporte l'hypothèse que la morphologie cérébrale de l'ancêtre commun des Afrotheria devait déjà être très dérivée pour un mammifère du Paléocène, voire du Crétacé si l'on se base sur les datations moléculaires (Meredith et al., 2011 ; Dos Reis et al., 2012). Cette morphologie cérébrale est en particulier très semblable à celle des artiodactyles de l'Eocène (Orliac et Gilissen, 2012), ce qui soutient l'hypothèse que l'ancêtre commun des Afrotheria ne devait pas ressembler à un petit 'insectivore', mais plutôt à un mammifère du grade ongulé. Cette hypothèse avait été proposée lorsque certains auteurs (Seiffert, 2002, 2003 ; Asher et Seiffert, 2010) se sont rendu compte que les Macroscelidea possédaient de nombreux caractères typiques des 'ongulés', comme la présence d'un cœcum intestinal, de dents quadrangulaires et de membres adaptés à la course et que les Tubulidentata possédaient de nombreuses caractéristiques squelettiques de 'condylarthres', eux-mêmes considérés comme des 'ongulés archaïques' (Archibald et al., 2011). Cette hypothèse d'un ancêtre commun 'ongulé' est aussi soutenue par de multiples études ayant rapproché les Macroscelidea basaux ainsi que les Hyracoidea et les Proboscidea

des ‘condylarthres’ Louisininae (Hartenberger, 1986 ; Godinot et al., 1996 ; Tabuce et al., 2001a, 2007 ; Gheerbrant, 2009). D’autres études rapprochent aussi les Macroscelidea des Apheliscinae (Zack et al., 2005 ; Penkrot et al., 2008) ou encore enracinent les Afrotheria parmi les ‘ongulés’ sud-américains (Agnolin et Chimento, 2011).

Les détails anatomiques du crâne, du basicrâne et de l’endocrâne des Louisininae, des Apheliscinae et des ongulés sud-américains sont encore relativement peu documentés. Aucun crâne de Louisininae n’est connu pour l’instant, mais des crânes et fragments de crânes d’*Apheliscus* (Matthew, 1918) pourraient faire l’objet d’études futures. Des études portant sur l’anatomie du crâne de nombreux ‘ongulés’ sud-américain, notamment par CT-scan, sont d’ores et déjà en cours (Billet et Muizon, 2013). La comparaison de ce matériel avec des afrothères permettra de tester si ces derniers s’enracinent réellement dans l’un des groupes cités plus haut.

De manière générale, les nombreuses études paléontologiques assistées par CT-scan et visant à étudier le crâne des afrothères basaux – comme les études en cours ou en préparation de *Metoldobotes*, d’*Erythrozootes*, de *Phosphatherium* et de *Desmostylus* (Seiffert et al., 2010 ; Gheerbrant, Beatty, Pers. Comm.)- sont en pleine explosion et permettront dans un futur proche de répondre aux nombreuses questions posées dans ce travail. C’est le cas notamment de la présence de la crus commune secondaire chez l’ancêtre commun des Afrotheria, de la présence d’une artère stapédienne chez l’ancêtre commun des Paenungulata, de la convergence de l’audition des basses fréquences chez les Tethytheria, de l’évolution vers une morphologie cérébrale secondairement lissencéphalique et macrosmatique chez les Afroinsectiphilia ou encore du soutien morphologique apporté par les caractères de la région auditive et de l’endocrâne aux clades des Afrotheria et des Atlantogenata.

Bibliographie

- Abel O (1913) Die eocänen Sirenen der Mittelmeerregion. Erster Teil: Der Schädel von *Eotherium aegyptiacum*. *Palaeontographica*, 59: 289-360.
- Adaci M, Tabuce R, Mebrouk F, Bensalah M, Fabre P-H, Hautier L, Jaeger J-J, Lazzari V, Mahboubi M, Marivaux L, Otero O, Peigné S, Tong H (2007) Nouveaux sites à vertébrés paléogènes dans la région des Gour Lazib (Sahara Nord-occidental, Algérie). *Comptes Rendus Palevol*, 6: 535-544.
- Agnolin FL, Chimento NR (2011) Afrotherian affinities for endemic South American “ungulates”. *Mammalian Biology*, 76: 101-108.
- Alloing-Séguier T, Sanchez-Villagra MR, Lee MSY, Lebrun R (2013) The bony labyrinth in Diprotodontian marsupial mammals: diversity in extant and extinct forms and relationships with size, and phylogeny. *Journal of Mammalian Evolution*, DOI: 10.1007/s10914-013-9228-3.
- Andrews CW (1906) A Descriptive Catalogue of the Tertiary Vertebrata of Fayum, Egypt. British Museum (Natural History), London, p324.
- Anthony J (1972) Le nevrax des mammifères. In Grasse PP (ed). *Mammifères. Anatomie, systématique, biologie*, vol 16(4). Masson, Paris, pp 1-275.
- Archibald JD, Zhang Y, Harper T, Cifelli RL (2011) *Protungulatum*, confirmed Cretaceous occurrence of an otherwise Paleocene eutherian (placental?) mammal. *Journal of Mammalian Evolution*, 18: 153-161.
- Asher RJ (2001) Cranial anatomy in tenrecid insectivorans: Character evolution across competing phylogenies. *American Museum Novitates*, 3352: 1-54.
- Asher RJ (2005) Insectivoran-grade Placentals. In Rose KD, Archibald JD (eds), *The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 50-70.
- Asher RJ (2007) A database of morphological characters and a combined-data reanalysis of placental mammal phylogeny. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 108.
- Asher RJ, Emry RJ, McKenna MC (2005) New Material of *Centetodon* (Mammalia, Lipotyphla) and the Importance of (Missing) DNA Sequences in Systematic Paleontology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 911-923.
- Asher RJ, Geisler JH, Sanchez-Villagra MR (2008) Morphology, Paleontology, and Placental Mammal Phylogeny. *Systematic Biology*, 57: 311-317.
- Asher RJ, Helgen KM (2010) Nomenclature and placental mammal phylogeny. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 102.
- Asher RJ, Maree S, Bronner G, Bennett NC, Bloomer P, Czechowski P, Meyer M, Hofreiter M (2010) A phylogenetic estimate for golden moles (Mammalia, Afrotheria, Chrysochloridae). *BMC Evolutionary Biology*, 10: 69-72.
- Asher RJ, Novacek MJ, Geisler JG (2003) Relationships of endemic African mammals and their fossil relatives based on morphological and molecular evidence. *Journal of Mammalian Evolution*, 10: 131-194.
- Asher RJ, Seiffert ER (2010) Systematics of endemic African mammals. In Werdelin L, Sanders WJ (eds) *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, pp 903-920.

- Babot J, García-López DA, Gaudin TJ (2012) The most ancient xenarthran petrosal: morphology and evolutionary significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32: 1186-1197.
- Badiola A, Pereda-Suberbiola X, Bardet N, Astibia H, Berreteaga A, Canudo JI, Cuenca-Bescos G (2011) Eocene mammalian fossil record and biodiversity from Iberia: New primate and sirenian discoveries and palaeobiogeographic implications. The 22nd International Senckenberg Conference, The World at the time of Messel, 15th-19th November 2011. Senckenberg Research Institute and Natural History Museum, Frankfurt, Germany, pp 27-28.
- Barone R (1999) Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome 1 : Ostéologie. 3^{ème} édition. Vigot, Paris.
- Barrow EC, Seiffert ER, Simons EL (2010) A primitive hyracoid (Mammalia, Paenungulata) from the early Priabonian (Late Eocene) of Egypt. *Journal of Systematic Palaeontology*, 8: 213-244.
- Barrow EC, Seiffert ER, Simons EL (2012) Cranial Morphology of *Thyrohyrax domorictus* (Mammalia, Hyracoidea) from the Early Oligocene of Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32: 166-179.
- Bauchot R, Stephan H (1967) Encéphales et moulages endocrâniens de quelques insectivores et primates actuels. Colloque International du CNRS, 163: 575-587.
- Bauchot R, Heinz S (1968) Étude des modifications encéphaliques observées chez les insectivores adaptés à la recherche de nourriture en milieu aquatique. *Mammalia*, 32:228-275.
- Bauchot R, Stephan H (1970) Morphologie comparée de l'encéphale des insectivores tenrecidae. *Mammalia*, 34: 514-541.
- Beatty BL (2009) New Material *Cornwallius sookensis* (Mammalia: Desmostylia) from the Yaquina Formation of Oregon. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 894-909.
- Beatty BL, Geisler JH (2010) A stratigraphically precise record of *Protosiren* (Protosirenidae, Sirenia) from North America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 258: 185-194.
- Beck RMD, Bininda-Emonds O, Cardillo M, Liu FGR, Purvis A (2006) A higher-level MRP supertree of placental mammals. *BMC Evolutionary Biology*, 6(93): 1-14.
- Benoit J, Ben Haj Ali M, Adnet S, El Mabrouk E, Hayet K, Marivaux L, Merzeraud G, Merigeaud S, Vianey-Liaud M, Tabuce R (2013c) Cranial remain from Tunisia provides new clues for the origin and evolution of Sirenia (Mammalia, Afrotheria) in Africa. *Plos One*, 8: e54307.
- Benoit J, Crumpton N, Merigeaud S, Tabuce R (2013b) Petrosal and bony labyrinth morphology supports paraphyly of *Elephantulus* within Macroscelididae (Mammalia, Afrotheria). *Journal of Mammalian Evolution*, DOI:10.1007/s10914-013-9234-5.
- Benoit J, Crumpton N, Merigeaud S, Tabuce R (2013e) A memory already like an elephant? The advanced brain morphology of the last common ancestor of Afrotheria (Mammalia). *Brain Behaviour and Evolution*, 81(3): 154-169..
- Benoit J, Mabrouk EE, Lebrun R, Tabuce R, Marivaux L (2013d) New insights into the ear region anatomy and cranial blood supply of stem Strepsirhini: evidence from three primate petrosals from the Eocene of Chambi, Tunisia. *Journal of Human Evolution*, 65(5): 551-572.
- Benoit J, Merigeaud S, Tabuce R (in press) Homoplasy in the ear region of Tethytheria and the systematic position of Embrithopoda (Mammalia, Afrotheria). *Geobios*, 46(5): 357-370.

- Benoit J, Orliac M, Tabuce R (2012) The petrosal anatomy of *Chambius*, a primitive elephant-shrew (Macroscelidea, Afrotheria) from the Eocene of Djebel Chambi (Tunisia). 10th meeting of the European Society of Vertebrate Paleontology, 19-24 June, Teruel, Espana. *Fundamental*, 20: 19-20A.
- Benoit J, Orliac M, Tabuce R (2013a) The petrosal of *Chambius* (Macroscelidea, Afrotheria) from the Eocene of Djebel Chambi (Tunisia) and the evolution of the ear region in elephant-shrews. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(8): 907-923.
- Billet G. (2010) New Observations on the Skull of *Pyrotherium* (Pyrotheria, Mammalia) and New Phylogenetic Hypotheses on South American Ungulates. *Journal of Mammalian Evolution*, 17: 21-59.
- Billet G, Hautier L, Asher R, Schwarz C, Crumpton N, Martin T, Ruf I (2012a) High morphological variation of vestibular system accompanies slow and infrequent locomotion in three-toed sloths. *Proceedings of the Royal Society B*, 279: 3932-3939.
- Billet G, Hautier L, Muizon C, Valentin X (2012b) Oldest cingulate skulls provide congruence between morphological and molecular scenarios of armadillo evolution. *Proceedings of the Royal Society B*, 278: 2791-2797.
- Billet G, Martin T (2011) No evidence for an afrotherian-like delayed dental eruption in South American notoungulates. *Naturwissenschaften*, 98(6): 509-517.
- Billet G, Muizon C (2013) External and Internal Anatomy of a Petrosal from the Late Paleocene of Itaboraí, Brazil, Referred to Notoungulata (Placentalia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33:455-469.
- Bininda-Emonds ORP, Cardillo M, Jones KE, MacPhee RDE, Beck R, Grenyer R, Price SA, Vos RA, Gittleman JL, Purvis A (2007) The delayed rise of present-day mammals. *Nature*, 446: 507-511.
- Bloch JJ, Silcox MT (2001) New basicrania of Paleocene-Eocene *Ignacius*: re-evaluation of the plesiadapiform-dermopteran link. *American Journal of Physical Anthropology*, 116: 184-198.
- Bloch JJ, Silcox MT (2006) Cranial anatomy of the Paleocene plesiadapiform *Carpolestes simpsoni* (Mammalia, Primates) using ultra high-resolution X-ray computed tomography, and the relationships of plesiadapiforms to Euprimates. *Journal of Human Evolution*, 50: 1-35.
- Boddy AM, McGowen MR, Sherwood CC, Grossman LI, Goodman M., Wilman DE (2012) Comparative analysis of encephalization in mammals reveals relaxed constraints on anthropoid primate and cetacean brain scaling. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 981-994.
- Bremer K (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- Buckley M (2013) A Molecular Phylogeny of *Plesiorcycteropus* Reassigns the Extinct Mammalian Order 'Bibymalagasia'. *PLoS ONE*, 8(3), e59614.
- Bugge J (1972) The cephalic arterial system in the insectivores and the primates with special reference to the macroscelidoidea and tupaioidea and the insectivore-primate boundary. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 135(3): 279-300
- Bugge J (1974) The cephalic arterial system in insectivores, primates, rodents and lagomorphs with special reference to the systematic classification. *Acta Anatomica*, 87: 1-60
- Burney DA, Burney LP, Godfrey LR, Jungers WL, Goodman SM, Wright HT, AJT Jull (2004) A Chronology for Late Prehistoric Madagascar. *Journal of Human Evolution*, 47: 25-36.

- Butler PM (1969) Insectivores and bats from the Miocene of East Africa: new material. In Leakey LSB (ed), Fossil Vertebrates of Africa, Vol 1. Academic Press, New York, pp 1-38.
- Butler PM (1995) Fossil Macroscelidea. *Mammal Review*, 25: 3-14.
- Cardini A, Elton S (2008) Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the guenons. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93: 813-834.
- Churakov G, Kriegs JO, Baertsch R, Zemann A, Brosius J, Schmitz J (2009) Mosaic retroposon insertion patterns in placental mammals. *Genome Research*, 19: 868-875.
- Cifelli RL (1982) The petrosal structure of *Hyopsodus* with respect to that of some other ungulates, and its phylogenetic implications. *Journal of Paleontology*, 56: 795-805.
- Clementz MT, Goswami A, Gingerich PD, Koch PL (2006) Isotopic Records From Early Whales and Sea Cows: Contrasting Patterns of Ecological Transition. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 355-370.
- Clementz MT, Holroyd PA, Koch PL (2008) Identifying aquatic habits of herbivorous mammals through stable isotope analysis. *Palaios*, 23(9): 574-585.
- Clementz MT, Hoppe KA, Koch PL (2003) A paleoecological paradox: the habitat and dietary preferences of the extinct tethythere, *Desmostylus*, inferred from stable isotope analysis. *Paleobiology*, 29: 506-519.
- Coombs MC, Coombs WPJr (1982) Anatomy of the ear region of four Eocene artiodactyls: *Gobiohyus*, ? *Helohyus*, *Diacodexis* and *Homacodon*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2: 219-236.
- Cope ED (1883) On the Brains of the Eocene Mammalia *Phenacodus* and *Periptychus*. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 20(113): 563-565.
- Corbet GB (1995) A cladistic look at classification within the subfamily Macroscelidinae based upon morphology. *Mammal Review*, 25: 15-17.
- Corbet GB, Hanks J (1968) A revision of the elephant-shrews, family Macroscelididae. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology Series*, 16: 47-111.
- Coster P, Benammi M, Mahboubi M, Tabuce R, Adaci M, Marivaux L, Bensalah M, Mahboubi S, Mahboubi A, Maameri C, Jaeger J-J (2012) Chronology of the Eocene continental deposits of Africa : magnetostratigraphy and biostratigraphy of the El Kohol and Glib Zegdou Formations, Algeria. *Geological Society of America Bulletin*, DOI: 10.1130/B30565.1.
- Court N (1990) Periotic anatomy of *Arsinoitherium* (Mammalia, Embrithopoda) and its phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10: 170-182.
- Court N (1992a) Cochlea anatomy of *Numidotherium koholense*: auditory acuity in the oldest known proboscidean. *Lethaia*, 25: 211-215.
- Court N (1992b) The skull of *Arsinoitherium* (Mammalia, Embrithopoda) and the higher order interrelationships of ungulates. *Palaeovertebrata*, 22: 1-43.
- Court N (1993) Morphology and functional anatomy of the postcranial skeleton in *Arsinoitherium* (Mammalia, Embrithopoda). *Palaeontographica Abteilung A*, 4-6: 125-169.
- Court N (1994a) The periotic of *Moeritherium* (Mammalia, Proboscidea): homology or homoplasy in the ear region of Tethytheria McKenna, 1975? *Zoological Journal of the Linnean Society*, 112: 13-28.

- Court N (1994b) Limb posture and gait in *Numidotherium koholense*, a primitive proboscidean from the Eocene of Algeria. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 111: 297-338.
- Court N, Hartenberger J-L (1992) A new species of the hyracoid mammal *Titanohyrax* from the Eocene of Tunisia. *Palaeontology*, 35: 309-317.
- Court N, Jaeger J-J (1991) Anatomy of the periotic bone in *Numidotherium koholense*, an example of parallel evolution in the inner ear of tethytheres. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Série II*, 312: 559-565.
- Court N, Mahboubi M (1993) Reassessment of Lower Eocene *Seggeurius amourensis* - aspects of primitive dental morphology in the mammalian order Hyracoidea. *Journal of Paleontology*, 67: 889-893.
- Cox PG, Jeffery N (2010) Semicircular canals and agility: the influence of size and shape measures. *Journal of Anatomy*, 216: 37-47.
- Cozzi B, Spagnoli S, Bruno L (2001) An overview of the central nervous system of the elephant through a critical appraisal of the literature published in the XIX and XX centuries. *Brain Research Bulletin*, 54: 219-227.
- D**avies KT, Bates PJ, Maryanto I, Cotton JA, Rossiter SJ (2013) The evolution of bat vestibular systems in the face of potential antagonistic selection pressures for flight and echolocation. *PLoS One*, 8(4): e0061998
- DeBlieux DD, Simons EL (2002) Cranial and dental anatomy of *Antilohyrax pectidens*: a late Eocene hyracoid (Mammalia) from the Fayum, Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 122-136.
- DeBlieux DD, Baumrind MR, Simons EL, Chatrath PS, Meyer GE, Attia YS (2006) Sexual dimorphism of the internal mandibular chamber in Fayum Pliohyracidae (Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 160-169.
- Dechaseaux C (1958a) L'encéphale d'*Elephas meridionalis*. *Annales de Paléontologie*, 54: 269-278.
- Dechaseaux C (1958b) Encéphales de Notongulés. In Piveteau J (ed), *Traité de Paléontologie* vol 6(2). Masson et Cie., Paris, pp 121-129.
- Dechaseaux C (1958c) Encéphales de Condylarthres. In Piveteau J (ed), *Traité de Paléontologie* vol 6(2). Masson et Cie., Paris, pp 28-30.
- Dechaseaux C (1958d) Encéphales de Xénarthres fossiles. In Piveteau J (ed), *Traité de Paléontologie* vol 6(2). Masson et Cie., Paris, pp 637-640.
- Dechaseaux C (1962) *Cerveaux d'Animaux Disparus*. Masson, Paris.
- Dechaseaux C (1967) Localisation cérébrales et Paléoneurologie. *Colloque International du CNRS*, 163: 569-573.
- Dechaseaux C (1970) Récents Résultats en Paléoneurologie. *Bulletin Académie et Société Lorraines des Sciences*, 9: 223-232.
- Dechaseaux C (1974a) Artiodactyles primitifs des Phosphorites du Quercy. *Annales de Paléontologie*, 60: 59-100.
- Dechaseaux C (1974b) Moulages endocraniens d'artiodactyles primitifs-essai sur l'histoire du néopallium. *Annales de Paléontologie*, 55: 195-248.

- Delsuc F, Scally M, Madsen O, Stanhope MJ, de Jong WW, Catzeflis FM, Springer MS, Douzery EJP (2002) Molecular phylogeny of living xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. *Molecular Biology and Evolution*, 19: 1656-1671.
- Dengler-Crish CM, Crish SD, O'Riain MJ, Catania KC (2006) Organization of the somatosensory cortex in elephant shrews (*E. edwardii*). The anatomical record. Part A, Discoveries in molecular, cellular, and evolutionary biology, 288: 859-866.
- Diamond MK (1989) Coarctation of the stapedia artery: an unusual adaptive response to competing functional demands in the middle ear of some eutherians. *Journal of Morphology*, 200: 71-86.
- Domning DP (1994) A phylogenetic analysis of the Sirenia. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, 29: 177-189.
- Domning DP (2001) The earliest known fully quadrupedal sirenian. *Nature*, 413: 625-
- Domning DP (2012) Sirenia (Dugongs and Manatees). *Encyclopedia of Life Sciences*, DOI: 10.1002/9780470015902a0001576pub3.
- Domning DP, Morgan GS, Ray CE (1982) North American Eocene sea cows (Mammalia Sirenia). *Smithsonian Contribution to Paleobiology*, 52: 1-69.
- Domning DP, Ray CE, McKenna MC (1986) Two new Oligocene desmostylians and a discussion of tethytherian systematics. *Smithsonian Contribution to Paleobiology*, 59: 1-56.
- Domning DP, Zalmout IS, Gingerich PD (2010) Sirenia. In Werdelin L, Sanders WJ (eds), *Cenozoic Mammals of Africa*. The University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, pp 147-160.
- Dos Reis M, Inoue J, Hasegawa M, Asher RJ, Donoghue PCJ, Yang Z-H (2012) Phylogenomic datasets provide both precision and accuracy in estimating the timescale of placental mammal phylogeny. *Proceedings of the Royal Society B*, 279: 3491-3500.
- Douady CJ, Catzeflis F, Raman J, Springer MS, Stanhope MJ (2003) The Sahara as a vicariant agent, and the role of Miocene climatic events, in the diversification of the mammalian order Macroscelidea (elephant shrews)?. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 100: 8325-8330.
- Douady CJ, Douzery, EJP (2003) Molecular estimation of eulipotyphlan divergence times and the evolution of "Insectivora". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 285-296.
- Dozo MT (1987) The endocranial cast of an early Miocene edentate, *Hapalops indifferens* Ameghino (Mammalia, Edentata Tardigrada, Megatheriidae). Comparative study with brains of recent sloths. *Journal für Hirnforschung*, 28: 397-406.
- Dryden IL, Mardia KV (1998) *Statistical shape analysis*. Chichester, John Wiley and Sons.
- Edinger T (1933) Über Gehirne tertiärer Sirenia Ägyptens und Mitteleuropas sowie der rezenten Seekühe. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung (N. F.)*, 20: 5-36.
- Edinger T (1948) Evolution of the Horse Brain. *Geological Society of America Memoirs*, 25: 1-177.
- Edinger T (1956) Objets et Résultats de la Paléoneurologie. *Annales de Paléontologies*, 62: 97-116.
- Edinger T (1964) Midbrain exposure and overlap in mammals. *American zoologist*, 4: 5-19.

- Edinger T (1975) Paleoneurology 1804-1966: an annotated bibliography. *Advances in Anatomy Embryology and Cell Biology*, 49: 1-258.
- Elliot Smith G (1899) The Brain in the Edentata. *Transactions of the Linnean Society of London, 2nd Series, Zoology*, 7: 277-394.
- Elliot Smith G (1902) The brains of the Mammalia. *Descriptive and Illustrated Catalogue of the Physiological Series of Comparative Anatomy contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England*, 2: 138-481.
- Ekdale EG (2009) Variation within the bony labyrinth of mammals. PhD thesis, The University of Texas, Austin, USA.
- Ekdale EG (2013) Comparative Anatomy of the Bony Labyrinth (Inner Ear) of Placental Mammals. *Plos One*, 8(6):e66624.
- Ekdale EG (2011) Morphological variation in the ear region of pleistocene elephantimorpha (Mammalia, Proboscidea) from central Texas. *Journal of Morphology*, 272: 452-464.
- Ekdale EG, Archibald JD, Averianov AO (2004) Petrosal bones of placental mammals from the Late Cretaceous of Uzbekistan. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49: 161-176.
- Ekdale EG, Rowe T (2011) Morphology and variation within the bony labyrinth of zhelestids (Mammalia, Eutheria) and other therian mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31: 658-675.
- Endo H, Manglai, Fujisawa M, Kurohmaru M, Hayashi Y (1998) The guttural pouch is not present in the white rhinoceros (*Ceratotherium simum*); morphology of the Eustachian tube and nasopharynx. *Anatomy Histology Embryology*, 27: 327-330.
- Endo H, Taru H, Hayashida A, Kimura J, Itou T, Koie H, Sakai T (2009) Absence of the guttural pouch in a newborn Indian rhinoceros demonstrated by three-dimensional image observations. *Mammal Study*, 34: 7-11.
- Evans FG (1942) The osteology and relationships of the elephant shrews (Macroscelididae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 80: 85-125.
- Faurie AS, Dumpster ER, Perrin MR (1996) Footdrumming patterns of southern African elephant-shrews. *Mammalia*, 60: 567-576.
- Felsenstein J (1989) PHYLIP - Phylogeny Inference Package (Version 3.2). *Cladistics*, 5: 164-166.
- Findlay GH (1944) The development of the auditory ossicles in the elephant shrew, the tenrec and the golden mole. *Proceedings of the Zoological Society of London B*, 114: 91-99.
- Filhol H (1895) Observations concernant les mammifères contemporains des *Aepyornis* a Madagascar. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris*, 1: 12-14.
- Finlay BL, Darlington RB, Nicastro N (2001) Developmental structure in brain evolution. *Behavioral and Brain Sciences*, 24: 263-308.
- Fischer MS (1989a) Zur Ontogenese der Tympanalregion der Procaviidae (Mammalia: Hyracoidea). *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch*, 135: 795-840.
- Fischer MS (1989b) Hyracoids, the sister-group of perissodactyls. In Prothero DR and Schoch RM (eds), *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press, New York, pp 37-56.
- Fischer MS (1990) The unique ear of elephants and manatees (Mammalia) - a phylogenetic paradox. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences III*, 311: 157-162.

- Fischer MS (1992) Hyracoidea. Handbuch der Zoologie, 8: 1-169.
- Fischer MS, Tassy P (1993) The interrelation between Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, Mesasaxonia: the morphological evidence. In Szalay FS, Novacek MJ, McKenna MC (eds), Mammal Phylogeny, vol. II: Placentals. G Fisher, New York, pp 217-234.
- Fleischer G (1973) Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschließlich des Menschen. Säugetierkundliche Mitteilungen, 21: 131-239.
- Forsyth Major CI (1899) The Hyracoid *Pliohyrax græcus* (Gaudry) from the Upper Miocene of Samos and Pikermi. Geological Magazine (Decade IV), 6: 547-553.
- Frechkop S (1931) Notes sur les Mammifères. V. Note préliminaire sur la dentition et la position systématique des Macroscelididae. Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, 7(6) :1-11.
- Friant M (1954a) Les principales caractéristiques du cerveau des ordres actuels d'ongulés Ungulata sensu lato: Proboscidea, Hyracoidea, Perissodactyla, Artiodactyla, Sirenia. Comptes Rendus de l'Académie des sciences II, 239(16): 1004-1006.
- Friant M (1954b) Le cerveau du lamantin (*Manatus inunguis* Natterer). Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, 99: 129-135.
- Friant M (1957) Morphologie et développement du cerveau des mammifères euthériens. III. Série des ongulés. Annales de la Société royale zoologique de Belgique, 88: 321-367.
- Friant M (1960) Morphologie et développement du cerveau des mammifères euthériens IV, Séries des Rongeurs, des Pangolins et de l'Oryctérope. Annales de la Société royale zoologique de Belgique, 89:365-394.
- Furusawa H (2004) A phylogeny of the North Pacific Sirenia (Dugongidae: Hydrodamalinae) based on a comparative study of endocranial casts. Paleontological Research, 8: 91-98.
- Gaeth APR, Short V, Renfree MB(1999) The Developing Renal, Reproductive, and Respiratory systems of the African Elephant Suggest an Aquatic Ancestry. Proceedings of the National Academy of Science USA, 96(10) 5555-5558.
- Gannon PJ, Eden AR, Laitman JT (1988) The subarcuate fossa and cerebellum of extant primates: comparative study of a skull-brain interface. American Journal of Physical Anthropology, 77: 143-164.
- Gaudin TJ (1995) The ear region of edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). Journal of Vertebrate Paleontology, 15: 672-705.
- Gazin CL (1965) A study of the early Tertiary condylarthran mammal *Meniscotherium*. Smithsonian Miscellaneous Collections, 149(2): 1-98.
- Gazin CL (1968) A Study of the Eocene Condylarthran Mammal *Hyopsodus*. Smithsonian Miscellaneous Collections, 153(4): 1-90.
- Geisler JH, Luo Z (1996) The petrosal and inner ear of *Herpetocetus* sp. (Mammalia: Cetacea) and their implications for the phylogeny and hearing of archaic mysticetes. Journal of Paleontology, 70: 1045-1066.
- Gervais P (1869) Mémoires sur les Formes cérébrales propres aux Édentés vivants et fossiles. Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, 5: 1-66.
- Gervais P (1872) Mémoire sur les formes cérébrales propres à différents groupes de mammifères. Journal de Zoologie, Paris, 1: 425-469.

- Gheerbrant E (2009) Paleocene emergence of elephant relatives and the rapid radiation of African ungulates. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 106: 10717-10721.
- Gheerbrant E, Domning DP, Tassy P (2005a) Paenungulata (Sirenia, Proboscidea, Hyracoidea, and relatives). In Rose KD, Archibald JD (eds), *The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades*. The John Hopkins University Press, Baltimore, pp 84-105.
- Gheerbrant E, Hartenberger J-L (1999) Nouveau mammifère insectivore (?Lipotyphla, ?Erinaceomorpha) de l'Eocène inférieur de Chambi (Tunisie). *Paläontologische Zeitschrift*, 73: 143-156.
- Gheerbrant E, Peigné S, Thomas H (2007) Première description du squelette d'un hyracoïde paléogène: *Saghatherium antiquum* de l'Oligocène inférieur de Jebel al Hasawnah, Libye. *Palaeontographica Abteilung A*, 279: 93-145.
- Gheerbrant E, Rage J-C (2006) Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241: 224–246.
- Gheerbrant E, Sudre J, Tassy P, Amaghaz M, Bouya B, Iarochène M (2005b) Nouvelles données sur *Phosphatherium escuilliei* (Mammalia, Proboscidea) de l'Éocène inférieur du Maroc, apports à la phylogénie des Proboscidea et des ongulés lophodontes. *Geodiversitas*, 27: 239-333.
- Gheerbrant E, Sudre J, Cappetta H, Mourerchauviré C, Bourdon E, Iarochène M, Amaghaz M, Bouya B (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, Tassy P (2009) L'origine et l'évolution des éléphants. *Comptes Rendus Palevol*, 8: 281-294.
- Gingerich PD, Domning DP, Blane CE, Uhen MD (1994) Cranial morphology of *Protosiren fraasi* (Mammalia, Sirenia) from the middle Eocene of Egypt: a new study using computed tomography. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 29: 41-67.
- Godinot M, Smith T, Smith R (1996) Mode de vie et affinités de *Paschatherium* (Condylarthra, Hyopsodontidae) d'après ses os du tarse. *Palaeovertebrata* 25: 225-242.
- Gould E (1965) Evidence for echolocation in the Tenrecidae of Madagascar. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 109: 352-360.
- Graf WM, Klam F (2006) Le système vestibulaire : anatomie fonctionnelle et comparée, évolution et développement. *Comptes Rendus Palevol*, 5: 637-655.
- Grassé P (1955) Affinités zoologiques des diverses familles entre elles et avec les autres ordres de mammifères (Ordres des Insectivores). In Grassé P (ed), *Traite de Zoologie: anatomie, systematique, biologie*, Volume 17. Masson et Cie, Paris, pp 1642-1653.
- Gray AA (1907) *The Labyrinth of Animals*, Vol. 1. London, Churchill, pp 122.
- Gray AA (1908) *The Labyrinth of Animals*, Vol. 2. London, Churchill, pp 122.
- Gregory WK (1910) The orders of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 27: 1-525.

- Hallstrom BM, Kullberg M, Nilsson MA, Janke A (2007) Phylogenomic data analyses provide evidence that Xenarthra and Afrotheria are sister groups. *Molecular Biology and Evolution*, 24: 2059-2068.
- Hartenberger J-L (1986) Hypothèse paléontologique sur l'origine des Macroscelidea (Mammalia). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série II*. 302: 247-249.
- Hartenberger J-L, Crochet J-Y, Martinez C, Feist M, Godinot M, Mannai Tayech B, Marandat B, Sigé B (1997) Les mammifères de Chambi (Éocène, Tunisie). Apport à la compréhension de l'histoire du peuplement mammalien dans la région sud-téthysienne; contribution à la biochronologie des formations continentales du Maghreb. In Aguilar J-P, Legendre S, Michaux J (eds), *Actes du Congrès Biochrom'97. Mémoire et Travaux de l'E.P.H.E., Institut de Montpellier, Montpellier*, pp 263-274.
- Hartenberger J-L, Crochet J-Y, Martinez C, Marandat B, Sigé B (2001) The Eocene Mammalian Fauna of Chambi (Tunisia) in its Geological Context. In Gunnell GF (ed), *Eocene Biodiversity - Unusual Occurrences and Rarely Sampled Habitats*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp 237-250.
- Hartenberger J-L, Marandat B (1992) A new genus and species of an early Eocene primate from North Africa. *Human Evolution*, 7: 9-16.
- Hautier L, Bennett NC, Viljoen H, Howard L, Milinkovitch MC, Tzika AC, Goswami A, Asher RJ (2013) Patterns of ossification in southern versus northern placental mammals. *Evolution*, 67: 1994-2010.
- Hautier L, Sarr R, Tabuce R, Lihoreau F, Adnet S, Domning DP, Samb M, Hameh PM (2012) First prorastomid sirenian from Senegal (Western Africa) and the Old World origin of sea cows. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32: 1218-1222.
- Hay OP (1915) A contribution to the knowledge of the extinct sirenian *Desmostylus hesperus*. *Marsh. Proceedings of the United States National Museum*, 49: 381-397.
- Heffner RS (2004) Primate hearing from a mammalian perspective. *Anatomical Record*, 281A: 1111-1122.
- Heffner RS, Heffner HE (1982) Hearing in the elephant: Absolute sensitivity, frequency discrimination, and sound localization. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 96: 926-944.
- Holroyd PA (2010a). Macroscelidea. In Werdelin L, Sanders WJ (eds), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, pp 89-98.
- Holroyd PA (2010b) Tubulidentata. In Werdelin L, Sanders WJ (eds), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, pp 107-111.
- Holroyd PA, Mussell JC (2005) Origin and relationships of the Macroscelidea and Tubulidentata. In Rose KD, Archibald JD (eds), *The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 71-83.
- Horovitz I (2004) Eutherian mammal systematics and the origins of South American ungulates as based on postcranial osteology. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 36: 63-79.
- Horovitz I, Ladevèze S, Argot C, Macrini TE, Hooker JJ, Kurz C, Muizon C, Sánchez-Villagra MR (2008) The anatomy of *Herpetotherium* cf. *fugax* Cope, 1873, a metatherian from the Oligocene of North America. *Palaeontographica (A)*, 284: 109-141.

- Hyrtl J (1845) Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere. Ehrlich F, Frague.
- Ilany A, Barocas A, Koren L, Kam M, Geffen E. (2011) Do singing rock hyraxes exploit conspecific calls to gain attention? PLoS One, 6(12): e28612.
- Janis CM (1983) Muscles of the masticatory apparatus in two genera of hyraxes (*Procavia* and *Heterohyrax*). Journal of Morphology, 176: 61-87.
- Jerison HJ (1973) Evolution of the brain and intelligence. Academic Press, New York.
- Jerison HJ (2007) What fossils tell us about the evolution of the neocortex. In Kaas JH, Krubizer LA (eds), Evolution of Nervous System: a comprehensive reference, vol. 3. Elsevier, New York, Oxford, pp 1-12.
- Jones MG, Spells KE (1963) A theoretical and comparative study of the functional dependence of the semicircular canal upon its physical dimensions. Proceedings of the Royal Society B, 157: 403-419.
- Kay RF, Thewissen JGM, Yoder AD (1992) Cranial anatomy of *Ignacius graybullianus* and the affinities of the Plesiadapiformes. American Journal of Physical Anthropology, 89: 477-498.
- Kemp TS (2005) The Origin and Evolution of Mammals. Oxford University Press.
- Ketten DR (1992a) The marine mammal ear: specializations for aquatic audition and echolocation. In Webster D, Fay R, Popper A (eds), The Biology of Hearing. Springer-Verlag, New-York, pp 717-754.
- Ketten DR, Odell DK, Domning DP (1992b) Structure Function and adaptation of the manatee ear. In Thomas JA, Kastelein RA, Supin AY (eds), Marine Mammal Sensory Systems. Plenum Press, New York, pp 77-95.
- Kielan-Jaworowska Z (1984) Evolution of the therian mammals in the Late Cretaceous of Asia. Part VI. Endocranial casts of eutherian mammals. Palaeontologia Polonica, 46: 157-171.
- Kielan-Jaworowska Z (1986) Brain evolution in Mesozoic mammals. Contribution to Geology, University of Wyoming, Special Paper, 3: 21-34.
- Kingdon J, Seiffert ER, Rathbun G, Hedges B (2013) Supercohort Afrotheria. In Kingdon J, Happold D, Hoffmann M, Butynski T, Happold M, Kalina J (eds), Mammals of Africa, Volume I: Introductory Chapters and Afrotheria. Bloomsbury Publishing, London, pp143-146.
- Kitts DB (1956) American *Hyracotherium* (Perissodactyla, Equidae). Bulletin of the American Museum Natural History, 110: 1-60.
- Knoll F, Witmer LM, Ortega F, Ridgely RC, Schwarz-Wings D (2012) The braincase of the basal sauropod dinosaur *Spinophorosaurus* and 3D reconstructions of the cranial endocast and inner ear. Plos One, 7(1): e30060.
- Kondrashov PE (1998a) Skull of *Procavia capensis* (Mammalia, Hyracoidea) and the problem of the hyraxes origin. Paleontological Journal 32: 310-322.
- Kondrashov PE (1998b) The taxonomic position and relationships of the order Hyracoidea (Mammalia, Eutheria) within the Ungulata *sensu lato*. Paleontological Journal, 32: 418-428.

- Kondrashov PE, Lucas SG (2012) Nearly Complete Skeleton of *Tetraclaenodon* (Mammalia, Phenacodontidae) from the Early Paleocene of New Mexico: Morpho-Functional Analysis. *Journal of Paleontology*, 86: 25-43.
- Koren L, Gerren E (2009) Complex call in male rock hyrax (*Procavia capensis*): a multi-information distributing channel. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 581-590.
- Kuntner M, May-Collado LJ, Agnarsson I (2011) Phylogeny and conservation priorities of afrotherian mammals (Afrotheria, Mammalia). *Zoologica Scripta*, 40: 1-15.
- Ladevèze S, Missiaen P, Smith T (2010) First skull of *Orthaspidotherium edwardsi* (Mammalia, "Condylarthra") from the late Paleocene of Berru (France) and phylogenetic affinities of the enigmatic European family Pleuraspidotheriidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30: 1559-1578.
- Lamberton C (1946) Contribution a la connaissance de la faune subfossile de Madagascar. Note XV: Le *Plesiorycteropus madagascariensis* Filhol. *Bulletin de l'Académie Malgache*, 25: 25-53.
- Langbauer WRJr (2000) Elephant communication. *Zoo Biology*, 19: 425-445.
- Lavocat R (1958) Condylarthra. In Piveteau J (ed), *Traité de Paléontologie* vol 6(2). Masson et Cie., Paris, pp 1-27.
- Lay DM (1972) The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gerbilline rodents. *Journal of Morphology*, 138: 41-120.
- Lebrun R (2008) Evolution and development of the strepsirrhine primate skull. Ph.D. Dissertation, Université de Montpellier II, Montpellier, France, University of Zürich, Zürich, Swiss.
- Lebrun R, De León MP, Tafforeau P, Zollikofer C (2010) Deep evolutionary roots of strepsirrhine primate labyrinthine morphology. *Journal of Anatomy*, 216: 368-380.
- Lecointre G, Le Guyader H (2006) *Classification phylogénétique du vivant*, 3e édition. Belin, Paris.
- Le Gros Clark WE (1928) On the brain of the Macroscelididae (Macroscelides and Elephantulus). *Journal of Anatomy of London*, 62: 245-275.
- Le Gros Clark WE (1932) The Brain of the Insectivora. *Proceedings of the Zoological Society of London B*, 102:975-1013.
- Lehmann T (2006) The biodiversity of the Tubulidentata over Geological time. *Afrotherian Conservation*, 4: 6-11.
- Lehmann T (2009) Phylogeny and systematics of the Orycteropodidae (Mammalia, Tubulidentata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155: 649-702.
- Lieberman DE, Ross CF, Ravosa MJ (2000) The primate cranial base: ontogeny, function, and integration. *Yearbook of Physical Anthropology*, 43: 117-169.
- Lindahl E, Lundberg M (1946) On the arteries in the head of *Procavia capensis* and their development. *Acta Zoologica*, 27: 101-153.
- Lindenlaub T, Burda H, Nevo E (1995) Convergent evolution of the vestibular organ in the subterranean mole-rats, *Cryptomys* and *Spalax*, as compared with the aboveground rat, *Rattus*. *Journal of Morphology*, 224: 303-311.

- Liu AGSC, Seiffert ER, Simons EL (2008) Stable isotope evidence for an amphibious phase in early proboscidean evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105 (15): 5786-5791
- Luo Z-X (2011) Developmental Patterns in Mesozoic Evolution of Mammal Ears. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 42: 355-380.
- Luo Z-X, Gingerich PD (1999) Terrestrial Mesonychia to aquatic Cetacea: transformation of the basicranium and evolution of hearing in whales. *University of Michigan Papers in Paleontology*, 31: 1-98.
- Luo Z-X, Ruf I, Schultz JA, Martin T (2011) Fossil evidence on evolution of inner ear cochlea in Jurassic mammals. *Proceedings of the Royal Society B*, 278: 28-34.
- MacPhee RDE (1981) Auditory regions of primates and eutherian insectivores: morphology, ontogeny, and character analysis. *Contributions to Primatology*, 18: 1-282.
- MacPhee RDE (1994) Morphology, adaptations, and relationships of *Plesiorcycteropus*, and a diagnosis of a new order of eutherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 220: 1-214.
- MacPhee RDE, Cartmill M (1986) Basicranial structures and primate systematics. In Swindler DR, Erwin J (eds) *Comparative Primate Biology*, Vol. 1: Systematics, Evolution, and Anatomy. Alan R Liss., New York, pp 219-275.
- MacPhee RDE, Novacek MJ (1993) Definition and relationships of Lipotyphla. In Szalay FS, Novacek MJ, McKenna MC (Eds), *Mammal phylogeny: placentals*. Springer-Verlag, New York, pp 13-31.
- MacPhee RDE, Novacek MJ, Storch G (1988) Basicranial morphology of early Tertiary erinaceomorphs and the origin of Primates. *American Museum Novitates*, 2921: 1-42.
- Macrini TE, Flynn JJ, Croft DA, Wyss AR (2010), Inner ear of a notoungulate placental mammal: anatomical description and examination of potentially phylogenetically informative characters. *Journal of Anatomy*, 216: 600-610.
- Macrini TE, Rougier GW, Rowe T (2007) Description of a cranial endocast from the fossil mammal *Vincelestes neuquenianus* (Theriiiformes) and its relevance to the evolution of endocranial characters in therians. *Anatomical Record*, 290: 875-892.
- Maddison WP, Maddison DR (2009) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.6 <http://mesquiteproject.org>
- Mahboubi M, Ameur R, Crochet JY, Jaeger JJ (1984) Earliest known proboscidean from early Eocene of north-west Africa. *Nature*, 308(5): 543-544.
- Mahboubi M, Ameur R, Crochet JY, Jaeger JJ (1986) El Kohol (Saharan Atlas, Algeria): a new Eocene mammal locality in Northwestern Africa. *Palaeontographica*, 192: 15-49.
- Malinzak M, Kay R, Hullar T (2012) Locomotor head movements and semicircular canal morphology in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109: 17914-17919.
- Manger PR, Pillay P, Maseko BC, Bhagwandin A, Gravett N, Moon DJ, Jillani NE, Hemingway J (2009) Acquisition of the brain of the African elephant (*Loxodonta africana*): perfusion-fixation and dissection. *Journal of Neuroscience Methods*, 179: 16-21.

- Manoussaki D, Chadwick RS, Ketten DR, Arruda J, Dimitriadis D, O'Malley JT (2008) The influence of cochlear shape on low-frequency hearing. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105: 6162-6166.
- Mason MJ (2003) Morphology of the middle ear of golden moles (Chrysochloridae). *Journal of Zoology*, 260: 391-403.
- Mason MJ (2004) Functional morphology of the middle ear in *Chlorotalpa* golden moles (Mammalia, Chrysochloridae): predictions from three models. *Journal of Morphology*, 261: 162-174.
- Matsumoto H (1922). *Megalohyrax* Andrews and *Titanohyrax* g. n. A revision of the genera of hyracoids from the Fayum, Egypt. *Proceedings of the Zoological Society of London B*, 1921: 839-850.
- Matsumoto H (1926) Contribution to the knowledge of the fossil Hyracoidea of the Fayum, Egypt, with a description of several new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 56: 253-350.
- Matthew WD (1918) A revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. Insectivora (continued), Glires, Edentata. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 37: 565-657.
- McCoy ED, Heck KL Jr (1976) Biogeography of corals, sea grasses, and mangroves: an alternative to the center of origin concept. *Systematic Zoology*, 25: 201-210.
- McKenna MC, Bell SK (1997) *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, New York.
- McVean A (1999) Are the semicircular canals of the European mole, *Talpa europaea* adapted to a subterranean habitat? *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 123: 173-178.
- Mead JG, Fordyce RE (2009) The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 627: 1-248.
- Meng J, Fox RC (1995) Osseous inner ear structures and hearing in early marsupials and placentals. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 115: 47-71.
- Meng J, Hu Y, Li C (2003). The osteology of *Rhombomylus* (Mammalia, Glires): implications for phylogeny and evolution of Glires. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 275: 1-247.
- Meng J, Shoshani J, Ketten D (1997) Evolutionary evidence for infrasonic sound and hearing in proboscideans. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17: 64-65A.
- Meredith RW, Janecka JE, Gatesy J, Ryder OA, Fisher CA, Teeling EC (2011) Impacts of the Cretaceous terrestrial revolution and KPg extinction on mammal diversification. *Science*, 334: 521-524.
- Meyer GE (1978) Hyracoidea. In Maglio VJ, Cooke HBS (eds), *Evolution of African mammals*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, pp 284-314.
- Mirceta S, Signore AV, Burns JM, Cossins AR, Campbell KL, Berenbrink M (2013) Evolution of mammalian diving capacity traced by myoglobin net surface charge. *Science*, 340(6138):1234192.
- Muller M (1999) Size limitations in semicircular duct systems. *Journal of Theoretical Biology*, 198: 405-437.

- Murphy WJ, Eizirik E, Johnson WE, Zhang YP, Ryderk OA, O'Brien SJ (2001) Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, 409: 614- 618.
- Newsome SD, Clementz MT, Koch PL (2010) Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Marine Mammal Science*, 26: 509–572
- Nieuwenhuys R, Ten Donkelaar HJ, Nicholson C (1998) The central nervous system of vertebrates. Springer Verlag, Berlin.
- Nishira H, Satta Y, Nikaido M, Thewissen JGM, Stanhope MJ, Okada N (2005) A retroposon analysis of Afrotherian phylogeny. *Molecular Biology and Evolution*, 22: 1823-1833.
- Noubhani A, Hautier L, Jaeger J-J, Mahboubi M, Tabuce R (2008) Variabilité dentaire et crânienne de *Numidotherium koholense* (Mammalia, Proboscidea) de l'Eocène d'El Kohol, Algérie. *Geobios*, 41: 515-531.
- Novacek M (1984) Evolutionary stasis in the elephant-shrew, *Rhynchocyon*. In Eldredge N, Stanley SM (eds), *Living fossils*. Springer, New-York, pp. 4-22.
- Novacek MJ (1986) The skull of leptictid insectivorans and the higher-level classification of eutherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 183: 1-111.
- Novacek MJ, Wyss AR (1986a) Origin and transformation of the mammalian stapes. *Contributions to Geology, University of Wyoming, Special Paper*, 3: 35-53.
- Novacek, MJ, Wyss, AR (1986b) Higher-level relationships of the Recent eutherian orders: morphological evidence. *Cladistics* 2: 257-287.
- Novacek, MJ, Wyss, AR (1987) Selected features of the desmostylian skeleton and their phylogenetic implications. *American Museum Novitates*, 2870: 1-8.
- O'Connell-Rodwell CE (2007) Keeping an 'ear' to the ground: seismic communication in elephants. *Physiology*, 22: 287-294.
- O'Leary MA (2010) An anatomical and phylogenetic study of the osteology of the petrosal in extinct and extant artiodactylans (Mammalia) and relatives. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 335: 1-206.
- O'Leary MA, Bloch JI, Flynn JJ, Gaudin TJ, Giannini NP, Goldberg SL, Kraatz BP, Luo Z-x, Meng J, Ni X, Novacek MJ, Perini FA, Randall Z, Rougier GW, Sargis EJ, Silcox M, Simmons NB, Spaulding M, Velazco PM, Weksler M, Wible JR, Cirranello A. (2013) The placental mammal ancestor and the post-KPg radiation of placentals. *Science*, 339: 662-667.
- Orliac MJ (2012) The petrosal bone of extinct Suoidea (Mammalia, Artiodactyla). *Journal of Systematic Palaeontology*, DOI:10.1080/14772019.2012.704409.
- Orliac MJ, Argot C, Gilissen E (2012b) Digital Cranial Endocast of *Hyopsodus* (Mammalia, "Condylarthra"): A Case of Paleogene Terrestrial Echolocation? *Plos One*, 7(2): e30000.
- Orliac MJ, Benoit J, O'Leary MA (2012a) The inner ear of *Diacodexis*, the oldest artiodactyl mammal. *Journal of Anatomy*, 221: 417-426.
- Orliac MJ, Gilissen E (2012) Virtual endocranial cast of earliest Eocene *Diacodexis* (Artiodactyla, Mammalia) and morphological diversity of early artiodactyl brains. *Proceedings of the Royal Society B*, 279(1743): 3670-3677.
- O'Shea TJ, Reep RL (1990) Encephalization Quotients and Life-History Traits in the Sirenia. *Journal of Mammalogy*, 71: 534-543.

- Osipov B, Harvati K, Nathena D, Spanakis K, Karantanas A, Kranioti EF (2013) Sexual dimorphism of the bony labyrinth: A new age-independent method. *American Journal of Physical Anthropology*, 151: 290-301.
- Owen R (1868) On the anatomy of vertebrates. Vol. III Mammals. London, Longmans, Green and Co.
- Packer DJ (1987) The influence of carotid arterial sounds on hearing sensitivity in mammals. *Journal of Zoology*, 211: 547-560.
- Pardini AT, O'Brien PCM, Fu B, Bonde RK, Eleder FFB, Ferguson-Smith MA, Yang F, Robinson TJ (2007) Chromosome painting among Proboscidea, Hyracoidea and Sirenia: support for Paenungulata (Afrotheria, Mammalia) but not Tethytheria. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 1333-1340.
- Patterson B (1932) The auditory region of the Toxodontia. *Field Museum of Natural History. Geological series*, 6: 1-27.
- Patterson B (1975) The fossil aardvarks (Mammalia: Tubulidentata). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University*, 147: 185-237.
- Payne KB, Langbauer WR, Thomas EMJr (1986) Infrasonic calls of the Asian elephant (*Elephas maximus*). *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 18: 297-302.
- Penkrot TA, Zack SP, Rose KD, Bloch JI (2008) Postcranial morphology of *Apheliscus* and *Haplomylus* (Condylarthra, Apheliscidae): Evidence for a Paleocene Holarctic origin of Macroscelidea. In Sargis E, Dagosto M (eds) *Mammalian Evolutionary Morphology: A Tribute to Frederick S. Szalay*. Springer, Dordrecht, Netherlands, pp 73-106.
- Pickford M (1994) A new species of *Prohyrax* (Mammalia, Hyracoidea) from the middle Miocene of Arrisdrift, Namibia. *Communications-Geological Survey of Namibia*, 9: 43-62.
- Pickford M, Senut B, Morales J, Mein P, Sanchez IM (2008) Mammalia from the Lutetian of Namibia. *Memoir of the Geological Survey of Namibia*, 20: 465-514.
- Pilleri G (1990) Endocranial cast of *Metaxytherium* (Mammalia: Sirenia) from the Miocene of Cerro Gordo, Almeria, Spain. *Contributions to the Paleontology of some Tethyan Cetacea and Sirenia (Mammalia)*, 2: 103-113.
- Pirlot P, Kamiya T (1985) Qualitative and quantitative brain morphology in the Sirenian *Dugong dugon* Erxl. *Journal of zoological systematics and evolutionary research*, 23:147-155.
- Poole JH, Payne K, Langbauer WRJr, Moss CJ (1988) The social contexts of some very low frequency calls of African elephants. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 22: 385-392.
- Poulakakis N, Stamatakis A (2010) Recapitulating the evolution of Afrotheria: 57 genes and rare genomic changes (RGCs) consolidate their history. *Systematics and Biodiversity*, 8(3): 395-408.
- Prasad GVR, Verma O, Sahni A, Parmar V, Khosla AA (2007) Cretaceous hoofed mammal from India. *Science*, 318: 937.
- Prothero DP (1993) Ungulate phylogeny: molecular vs. morphological evidence. In Szalay FS, Novacek MJ, McKenna MC (eds), *Mammal Phylogeny: Placentals*. Springer, New York, pp 173-181.
- Prothero DR, Manning EM, Fischer M (1988) The phylogeny of ungulates. In Benton MJ (ed), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Vol. 2, Mammals*. Clarendon Press, Oxford, pp 201-234.

- Radinsky LB (1965) Evolution of the tapiroid skeleton from *Heptodon* to *Tapirus*. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 134: 69-103.
- Radinsky LB (1976a) The brain of *Mesonyx*, a Middle Eocene mesonychid condylarth. Fieldiana Geology, 33(18): 323-337.
- Radinsky LB (1976b) Oldest horse brains: more advanced than previously realized. Science, 194(4265): 626-627.
- Radinsky L (1981) Brain evolution in extinct South American ungulates. Brain Behaviour and Evolution, 18: 169-187.
- Randall JA (2001) Evolution and function of drumming as communication in mammals. American Zoologist, 41: 1143-1156.
- Rasmussen DT (1989) The evolution of the Hyracoidea: a review of the fossil evidence. In Prothero DR, Schoch RM (eds), The Evolution of Perissodactyls. Clarendon Press, New York, pp 57-78.
- Rasmussen DT, Gutierrez M (2010) Hyracoidea. In Sanders WJ, Werdelin L (eds), Cenozoic Mammals of Africa. The University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, pp 123-145.
- Rasmussen DT, Simons EL (1991) The oldest Egyptian hyracoids (Mammalia: Pliohyracidae): New species of *Sagatherium* and *Thyrohyrax* from the Fayum. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 182: 187-209.
- Rasmussen DT, Simons EL (2000) Ecomorphological diversity among Paleogene hyracoids (Mammalia): A new cursorial browser from the Fayum, Egypt. Journal of Vertebrate Paleontology, 20: 167-176.
- Rathbun GB (2009) Why is there discordant diversity in sengi (Mammalia: Afrotheria: Macroscelidea) taxonomy and ecology? African Journal of Ecology, 47: 1-13.
- Ravel A, Marivaux L, Tabuce R, Adaci M, Mahboubi M, Mebrouk F, Bensalah M (2011) The oldest African bat from the early Eocene of El Kohol (Algeria). Naturwissenschaften, 98: 397-405.
- Reep RL, Finlay BL, Darlington RB (2007) The limbic system in mammalian brain evolution. Brain Behaviour and Evolution 70:57-70.
- Reyes A, Gissi C, Catzeflis F, Nevo E, Pesole G, Saccone C (2004) Congruent mammalian trees from mitochondrial and nuclear genes using Bayesian methods. Molecular Biology and Evolution, 21: 397-403.
- Robineau D (1969) Morphologie externe du complexe osseux temporal chez les Siréniens. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle A, 60: 1-32.
- Robinson TJ, Seiffert ER (2004) Afrotherian origins and interrelationships: New views and future prospects. Currents Topics in Developmental Biology, 63: 37-60.
- Rohlf FJ (1990) Rotational fit (Procrustes) Method. In Rohlf FJ, Bookstein FL (eds), Proceedings of the michigan morphometrics Workshop. The University of Michigan Museum of Zoology press, Ann Arbor, pp 227-236.
- Romiguier J, Ranwez V, Delsuc F, Galtier N, Douzery EJP (2013a) Less is more in mammalian phylogenomics: AT-rich genes minimize tree conflicts and unravel the root of placental mammals. Molecular Biology and Evolution, DOI:10.1093/molbev/mst116.

- Romiguier J, Ranwez V, Douzery EJP, Galtier N (2013b) Genomic evidence for large, long-lived ancestors to placental mammals. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 5-13.
- Ronald K, Selley LJ, Amoroso EC (1978) Biological synopsis of the manatee. International Development Research Centre, Ottawa.
- Rowe TB, Macrini TE, Luo Z-X (2011) Fossil evidence on origin of the mammalian brain. *Science*, 332: 955-957.
- Ruf I, Luo Z-X, Martin T (2013) Reinvestigation of the basicranium of *Haldanodon expectatus* (Mammaliaformes, Docodonta). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33: 382-400.
- Ruf I, Luo Z-X, Wible JR, Martin T (2009) Petrosal anatomy and inner ear structures of the Late Jurassic *Henkelotherium* (Mammalia, Cladotheria, Dryolestoidea): insight into the early evolution of the ear region in cladotherian mammals. *Journal of Anatomy*, 214: 679-693.
- Russell DT (1964) Les Mammifères paléocènes d'Europe. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 12 : 1-324.
- Russell DE, Sigogneau D (1965) Etude de moulages endocrâniens de mammifères Paléocènes. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle C*, 16: 1-35.
- Saban R (1957) Les affinités du genre *Tupaia* Raffles 1821, d'après les caractères morphologiques de la tête osseuse. *Annales de Paléontologie*, 43: 1-44.
- Sagne C (2001) La diversification des siréniens à l'Eocène (Sirenia Mammalia): étude morphologique et analyse phylogénétique du sirénien de Taulanne *Halitherium taulannense*. PhD dissertation, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
- Samonds KE, Zalmout IS, Irwin MT, Krause DW, Rogers RR, Raharivony LL (2009) *Eotheroides lambondrano*, new Middle Eocene seacow (Mammalia, Sirenia) from the Mahajanga Basin, Northwestern Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 1233-1243.
- Sanchez-Villagra MR (2002) The cerebellar paraflocculus and the subarcuate fossa in *Monodelphis domestica* and other marsupial mammals: The ontogeny and phylogeny of a brain-skull interaction. *Acta Theriologica*, 47: 1-14.
- Sanchez-Villagra MR, Ladevèze S, Horovitz I, Argot C, Hooker JJ, Macrini TE, Martin T, Moore-Fay S, Muizon C, Schmelzle T, Asher RJ (2007) Exceptionally preserved North American Paleogene metatherians: adaptations and discovery of a major gap in the opossum fossil record. *Biological Letters*, 3: 318-322.
- Sanders WJ, Gheerbrant E, Harris JM, Saegusa H, Delmer C (2010a) Proboscidea. In Werdelin L, Sanders WJ (eds), *Cenozoic Mammals of Africa*. The University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, pp 161-251.
- Sanders WJ, Rasmussen DT, Kappelman J (2010b) Embrithopoda. In Werdelin L, Sanders WJ (eds), *Cenozoic Mammals of Africa*. The University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, pp 115-122.
- Savage RJG (1976) Review of early Sirenia. *Systematic Biology*, 25: 344-351.
- Savage RJG, Domning DP, Thewissen JGM (1994) Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean region. V. The most primitive known sirenian, *Prorastomus sirenoides* Owen, 1855. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 427-449.
- Scalici M, Panchetti F (2011) Morphological cranial diversity contributes to phylogeny in soft-furred sengis (Afrotheria, Macroscelidea). *Zoology*, 114: 85-94.

- Schlosser M (1911) Beiträge zur Kenntnis der Oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum, Ägypten. Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns, 24: 51-167.
- Schmelzle T, Sanchez-Villagra MR, Maier W (2007) Vestibular labyrinth diversity in diprotodontian marsupial mammals. *Mammal Study*, 32: 83-98.
- Schwarz C (2012) Phylogenetische und funktionsmorphologische Untersuchungen der Ohrregion bei Sciuromorpha (Rodentia, Mammalia). PhD dissertation, Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.
- Schwartz GT, Rasmussen DT, Smith RJ (1995) Body-Size Diversity and Community Structure of Fossil Hyracoids. *Journal of Mammalogy*, 76: 1088-1099
- Segall W (1970) Morphological parallelisms of the bulla and auditory ossicles in some insectivores and marsupials. *Fieldiana Zoology*, 51: 169-205.
- Seiffert ER (2002) The reality of afrotherian monophyly, and some of its implications for the evolution and conservation of Afro-Arabia's endemic placental mammals. *Afrotherian Conservation*, 1: 3-6.
- Seiffert ER (2003) A Phylogenetic Analysis of Living and Extinct Afrotherian Placentals. Ph.D. Thesis, Duke University, Durham, USA.
- Seiffert ER (2007) A new estimate of afrotherian phylogeny based on simultaneous analysis of genomic, morphological, and fossil evidence. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 224.
- Seiffert ER (2010) Chronology of Paleogene mammal localities. In Werdelin L, Sanders WJ (eds), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, pp 19-26.
- Seiffert E, MacLachy L, Cote S (2010) A cranium of the Early Miocene tenrec *Erythrozootes* from Napak, Northeastern Uganda. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Supplement, 30: 167A.
- Seiffert ER, Simons EL, Ryan TM, Brown TM, Attia Y (2007) New remains of Eocene and Oligocene Afrosoricida (Afrotheria) from Egypt, with implications for the origin(s) of afrosoricid zambodonta. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 963-972.
- Shoshani J (1998) Understanding proboscidean evolution: a formidable task. *Trends in Ecology and Evolution*, 13(12): 480-487.
- Shoshani J, Kupsky WJ, Marchant GH (2006) Elephant brain: Part I: Gross morphology, functions, comparative anatomy, and evolution. *Brain Research Bulletin*, 70(2): 124-157.
- Shoshani J, McKenna MC (1998) Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9: 572-584
- Shultz S, Dunbar R (2010) Encephalization is not a universal macroevolutionary phenomenon in mammals but is associated with sociality. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107(50): 21582-21586.
- Sickenberg O (1934) Beiträge zur Kenntnis tertiäre Sirenen. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 63: 1-352.
- Sigé B (1991) Rhinolophoidea et Vespertilionoidea (Chiroptera) du Chambi (Eocène inférieur de Tunisie)-Aspects biostratigraphique, biogéographique et paléocéologique de l'origine des chiroptères modernes. *Neue Jahrbücher für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 182: 355-376.

- Sigogneau-Russell D, Monbaron M, Russell DE (1988) Découverte de mammifères dans le Mésozoïque moyen d'Afrique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences II*, 307: 1045-1050.
- Sigogneau-Russell D, Russell DE (1983) A new dichobunid artiodactyl (Mammalia) from the Eocene of North-West Pakistan. Part III : Reconstruction du moulage endocrânien. *Proceedings of the Koninklike Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B. Palaeontology, geology, physics and chemistry*, 86(3): 319-330.
- Silcox MT (2003) New discoveries on the middle ear anatomy of *Ignacius graybullianus* (Paromomyidae, Primates) from ultra-high resolution X-ray computed tomography. *Journal of Human Evolution*, 44: 73-86.
- Silcox MT, Bloch JI, Boyer DM, Godinot M, Ryan TM, Spoor F, Walker A (2009a) Semicircular canal system in early primates. *Journal of Human Evolution*, 56: 315-327.
- Silcox MT, Dalmyrn CK, Bloch JI (2009b) Virtual endocast of *Ignacius graybullianus* (Paromomyidae, Primates) and brain evolution in early primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106(27): 10987-10992.
- Simons EL, Holroyd PA, Bown TM (1991) Early Tertiary elephant-shrews from Egypt and the origin of the Macroscelidea. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 88: 9734-9737.
- Simpson GG (1933) Braincasts of *Phenacodus*, *Notostylops*, and *Rhyphodon*. *American Museum Novitates*, 622: 1-19.
- Simpson GG (1945) The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1-350.
- Smit HA, Jansen van Vuuren B, O'Brien PCM, Ferguson-Smith M, Yang F, Robinson TJ (2011) Phylogenetic relationships of elephant-shrews (Afrotheria, Macroscelididae). *Journal of Zoology*, 284: 133-143.
- Smit HA, Robinson TJ, Jansen Van Vuuren B (2007) Coalescence methods reveal the impact of vicariance on the spatial genetic structure of *Elephantulus edwardii* (Afrotheria, Macroscelidea). *Molecular Ecology*, 16: 2680-2692.
- Smit HA, Robinson TJ, Watson J, Jansen Van Vuuren B (2008) A new species of sengi (Afrotheria: Macroscelidea: *Elephantulus*) from South Africa. *Journal of Mammalogy*, 89: 1257-1268.
- Song S, Liu L, Edwards SV, Wu SY (2012) Resolving conflict in eutherian mammal phylogeny using phylogenomics and the multispecies coalescent model. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109: 14942-14947.
- Sonntag CF, Woollard HH (1925) A Monograph of *Orycteropus afer*-II. Nervous System, Sense-organs and Hairs. *Proceedings of the Zoological Society of London B*, 95: 1185-1235.
- Specht M, Lebrun R, Zollikofer CPE (2007) Visualizing shape transformation between chimpanzee and human braincases. *The Visual Computer*, 23: 743-751.
- Spoor F, Bajpal S, Hussain ST, Kumar K, Thewissen JGM (2002) Vestibular evidence for the evolution of aquatic behaviour in early cetaceans. *Nature*, 417: 163-166.
- Spoor F, Garland T, Krovitz G, Ryan M, Silcox MT, Walker A (2007) The primate semicircular canal system and locomotion. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 104: 10808-10812.

- Spoor F, Thewissen JGM (2008) Balance: comparative and functional anatomy in aquatic mammals. In Thewissen JGM, Nummela S (eds), *Sensory Evolution on the Threshold Adaptation in Secondarily Aquatic Vertebrates*. University of California Press, Berkeley, pp 257-284.
- Spoor F, Zonneveld F (1995). Morphometry of the primate bony labyrinth: a new method based on high resolution computed tomography. *Journal of Anatomy*, 186: 271-286.
- Springer MS, Stanhope MJ, Madsen O, de Jong WW (2004) Molecules consolidate the placental mammal tree. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(8): 430-438.
- Stanhope MJ, Waddell VG, Madsen O, de Jong W, Hedges SB, Cleven GC, Kao D, Springer MS (1998). Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 95: 9967-9972.
- Steiper ME, Seiffert ER (2012) Evidence for a convergent slowdown in primate molecular rates and its implications for the timing of early primate evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109: 6006-6011.
- Stephan H, Bauchot R (1960) les Cerveaux de *Chlorotalpa stuhlmanni* (Matschie) 1894 et de *Chrysochloris asiatica* (Linne) 1758 (Insectivora, Chrysochloridae). *Mammalia*, 24: 495-510.
- Swofford DL (2002) PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tandler J (1899) Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 67: 677-784.
- Tabuce R, Adaci M, Hautier L, Mennecart B, Mahboubi M (2010) Solving the mystery of the enigmatic mammal *Helioseus insolitus*: a highly derived hyrax from the Eocene of Gour Lazib, Algeria. *Society of Vertebrate Paleontology-Abstract*, 30: 173A.
- Tabuce R, Asher RJ, Lehmann T (2008) Afrotherian mammals: a review of current data. *Mammalia*, 72: 2-14.
- Tabuce R, Charruault AL, Adaci M, Bensalah M, Ben Haj Ali M, Essid EM, Marivaux L, Vianey-Liaud M, Mahboudi M (2011). The early Eocene radiation of Hyracoidea (Mammalia, Afrotheria): New fieldwork evidence from northwestern Africa. *The 22nd International Senckenberg Conference, The World at the time of Messel, 15th-19th November 2011*. Senckenberg Research Institute and Natural History Museum, Frankfurt, Germany, pp 161-162A.
- Tabuce R, Coiffait B, Coiffait P-E, Mahboubi M, Jaeger J-J (2001a) A new genus of Macroscelidea (Mammalia) from the Eocene of Algeria: a possible origin for Elephant-shrews. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21: 535-546.
- Tabuce R, Mahboubi M, Sudre J (2001b) Reassessment of the Algerian Eocene hyracoid *Microhyrax*. Consequences on the early diversity and basal phylogeny of the Order Hyracoidea (Mammalia). *Eclogae geologicae Helvetiae* 94: 537-545.
- Tabuce R, Marivaux L, Adaci M, Bensalah M, Hartenberger J-L, Mahboubi M, Mebrouk F, Tafforeau P, Jaeger J-J (2007) Early Tertiary mammals from North Africa reinforce the molecular Afrotheria clade. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 1159-1166.

Tassy, P. 1981. Le crâne de *Moeritherium* (Proboscidea, Mammalia) de l'Éocène de Dor El Talha (Libye) et le problème de la classification phylogénétique du genre dans les Tethytheria McKenna, 1975. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle C, 3 : 87-147.

Tassy P (2009a) *Mammuthus* (Mammalia, Proboscidea) à la croisée de la Beringia, avec une digression sur les mammifères. Geodiversitas, 31(4): 993-1005.

Tassy P (2009b) L'invention du mastodonte: aux origines de la paléontologie. Belin, Pour la Science, Paris.

Tassy P, Shoshani J (1988) The Tethytheria: elephants and their relatives. In Benton MJ (ed) The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Mammals Volume 2. Clarendon Press, Oxford, pp 283-315.

Thewissen JGM (1985) Cephalic evidence for the affinities of Tubulidentata. Mammalia, 49: 257-284.

Thewissen JGM (1990) Evolution of Paleocene and Eocene Phenacodontidae. University of Michigan Papers on Paleontology, 29: 1-107.

Thewissen JGM, Domning DP (1992) The role of Phenacodontids in the origin of modern orders of ungulate mammals. Journal of Vertebrate Paleontology, 12: 494-504.

Thewissen JGM, Simons EL (2001) Skull of *Megalohyrax eocaenus* (Hyracoidea, Mammalia) from the Oligocene of Egypt. Journal of Vertebrate Paleontology, 21: 98-106.

Thewissen JGM, Williams EM, Hussain ST (2000) Anthracobunidae and the relationships among Desmostylia, Sirenia, and Proboscidea. Journal of Vertebrate Paleontology, 20: 73A.

Uno H, Kimura M (2004) Reinterpretation of some cranial structures of *Desmostylus hesperus* (Mammalia: Desmostylia): a new specimen from the Middle Miocene Tachikaraushinai Formation, Hokkaido, Japan. Paleontological Research, 8: 1-10.

Van der Klaauw CJ (1929) On the development of the tympanic region of the skull in the Macroscelididae. Proceedings of the Zoological Society of London B, 99: 491-560.

Van der Klaauw CJ (1931) The auditory bulla in some fossil mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History, 62: 1-352.

Van Essen DC (1997) A tension-based theory of morphogenesis and compact wiring in the central nervous system. Nature, 385: 313-318.

Velez-Juarbe J (2013) Ghost of seagrasses past: Using sirenians as a proxy for historical distribution of seagrasses. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, DOI:10.1016/j.palaeo.2013.05.012.

Velez-Juarbe J, Domning DP, Pyenson ND (2012) Iterative evolution of sympatric seacow (Dugongidae, Sirenia) assemblages during the past ~26 million years. PLoS ONE 7(2) : e31294.

Vianey-Liaud M, Jaeger J-J, Hartenberger J-L, Mahboubi M (1994) Les rongeurs de l'Eocène d'Afrique Nord-Occidentale [Glib Zegdou (Algérie) et Chambi (Tunisie)] et l'origine des Anomaluridae. Palaeovertebrata, 23: 93-118.

Waddell PJ, Kishino H, Ota R (2001) A Phylogenetic Foundation for Comparative Mammalian Genomics. Genome Informatics, 12: 141-154.

Wahlert JH (2000) Morphology of the auditory region in *Paramys copei* and other Eocene rodents from North America. American Museum Novitates, 3307: 1-16.

- Walker A, Ryan TM, Silcox MT, Simons EL, Spoor F (2008) The semicircular canal system and locomotion: the case of extinct lemuroids and lorisooids. *Evolutionary Anthropology*, 17: 135-145.
- Webster DB, Webster M (1980) Morphological adaptations of the ear in the rodent family Heteromyidae. *American Zoologist*, 20, 247-254.
- Welker W (1990) Why does cerebral cortex fissure and fold? A review of determinants of gyri and sulci. In Jones E, Peters A (eds), *Cerebral cortex*. Plenum Press, New York, pp 3-136.
- Welker KL, Orkin JD, Ryan TM (2009) Analysis of intraindividual and intraspecific variation in semicircular canal dimensions using high-resolution x-ray computed tomography. *Journal of Anatomy*, 215: 444-451.
- Wells LH (1939) The endocranial cast in recent and fossil hyraces (Procaviidae). *South African Journal of Science*, 36: 365-373.
- Werdelin L, Sanders WJ (2010) *Cenozoic mammals of Africa*. Berkeley, Los Angeles, London, The University of California Press.
- West CD (1985) The relationship of the spiral turns of the cochlea and the length of the basilar membrane to the range of audible frequencies in ground dwelling mammals. *Journal of the Acoustical Society of America*, 77(3): 1091-1101.
- Whitworth T (1954) The Miocene hyracoids of east Africa, with some observations on the order Hyracoidea. *Fossil Mammals of Africa*, 7: 1-58.
- Wible JR (1986) Transformations in the extracranial course of the internal carotid artery in mammalian phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 6: 313-325.
- Wible JR (1987) The eutherian stapedia artery: character analysis and implications for superordinal relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 91: 107-135.
- Wible JR (2008) On the Cranial Osteology of the Hispaniolan Solenodon, *Solenodon paradoxus* Brandt, 1833 (Mammalia, Lipotyphla, Solenodontidae). *Annals of Carnegie Museum*, 77: 321-402.
- Wible JR (2012) The Ear Region of the Aardvark, *Orycteropus afer* (Pallas, 1766) (Mammalia, Placentalia, Tubulidentata). *Annals of Carnegie Museum*, 80: 115-146.
- Wible JR, Novacek MJ, Rougier GW (2004) New data on the skull and dentition in the Mongolian Late Cretaceous eutherian mammal *Zalambdalestes*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 281: 1-144.
- Wible JR, Rougier GW, McKenna MC, Novacek MJ (2001) Earliest eutherian ear region: a petrosal referred to *Prokennalestes* from the Early Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates*, 3322: 1-44.
- Wible JR, Rougier GW, Novacek MJ, Asher RJ (2009) The eutherian mammal *Maelestes gobiensis* from the Late Cretaceous of Mongolia and the phylogeny of Cretaceous Eutheria. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 327: 1-123.
- Wildman DE, Uddin M, Opazo JC, Liu G, Lefort V, Guindon S, Gascuel O, Grossman LI, Romero R, Goodman M (2007) Genomics, biogeography, and the diversification of placental mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104: 14395-14400.

Williamson TE, Lucas SG (1992) *Meniscotherium* (Mammalia, "Condylarthra") from the Paleocene - Eocene of North America. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 1: 1-87.

Witmer LM, Ridgely RC, Dufeu DL, Semones MC (2008) Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs. In Endo H, Frey R (eds), Anatomical imaging: towards a new morphology. Springer-Verlag, Tokyo, pp 67-88.

Yang A, Hullar TE (2007) Relationship of semicircular canal size to vestibular-nerve afferent sensitivity in mammals. Journal of Neurophysiology, 98: 3197-3205.

Zack S, Penkrot TA, Bloch JI, Rose KD (2005) Affinities of 'hyopsodontids' to elephant shrews and a Holarctic origin of Afrotheria. Nature, 434: 497-501.

Zalmout IS (2008) Late Eocene Sea Cows (Mammalia, Sirenia) from Wadi Al Hiton in the Fayum Basin (Egypt). PhD dissertation, University of Michigan, Ann Arbor, USA.

Zalmout IS, Gingerich PD (2012) Late Eocene sea cows (Mammalia, Sirenia) from Wadi al Hiton in the western desert of Fayum, Egypt. University of Michigan Papers on Paleontology, 37: 1-158.

Annexes

Annexe 1.1 (Voir Chapitre 1.B)

Order	Genus	Species	Available specimens	Voxel size (µm)	Origin of scan
Macroscelididae					
	<i>Rhynchocyon</i>	<i>cirnei</i>	MNHN 1897-622; MNHN 1897-624	36.7	MRI (Montpellier. France)
	<i>Rhynchocyon</i>	<i>petersi</i>	ZMB 84895	50	HZB (Berlin. Germany)
	<i>Rhynchocyon</i>	<i>chrysopygus</i>	ZMB 10925	50	HZB (Berlin. Germany)
	<i>Petrodromus</i>	<i>tetradactylus</i>	MNHN 1973-49; MNHN 1881-1574	36.7	MRI (Montpellier. France)
	<i>Macroscelides</i>	<i>proboscideus</i>	MNHN 555	18.8	MRI (Montpellier. France)
	<i>Macroscelides</i>	<i>proboscideus</i>	UMZC E4071B UM2 N-227; MNHN no number; MNHN 1986-1056; MNHN 1986-1054; MNHN 1913A-441; MNHN 1913-441C	50	HZB (Berlin. Germany)
	<i>Elephantulus</i>	<i>rozeti</i>	MNHN 2006-552	36.7	MRI (Montpellier. France)
	<i>Elephantulus</i>	<i>rupestris</i>	ZMB 75300	36.7	MRI (Montpellier. France)
	<i>Elephantulus</i>	<i>rufescens</i>	ZMB 80086	16	HZB (Berlin. Germany)
	<i>Elephantulus</i>	<i>brachyrhyncus</i>	OUM 11618	16	HZB (Berlin. Germany)
	<i>Elephantulus</i>	<i>myurus</i>	ZMB 80069	39	UMZC (Cambridge. UK)
	<i>Elephantulus</i>	<i>revoili</i>	ZMB 84905	17.7	HZB (Berlin. Germany)
	<i>Elephantulus</i>	<i>intufi</i>	ONM CBI-1-535	16.4	HZB (Berlin. Germany)
	<i>Chambius</i>	<i>Kasserinensis</i>		18.8	MRI (Montpellier. France)
Tenrecoidea					
	<i>Potamogale</i>	<i>velox</i>	MNHN 1947-866; MNHN 1947-864	36.7	MRI (Montpellier. France)
	<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UM2 N-439; UM2 N-80	36.7	MRI (Montpellier. France)
	<i>Tenrec</i>	<i>ecaudatus</i>	UMZC E5431Q; UMZC E5431I	35.8	MRI (Montpellier. France)
	<i>Nesogale</i>	<i>dobsoni</i>	MNHN-1962-2507; MNHN-1962-2508	36.7	MRI (Montpellier. France)
	<i>Chrysochloris</i>	<i>asiatica</i>	MNHN A7024	18.8	MRI (Montpellier. France)
Tubulidentata					
	<i>Orycteropus</i>	<i> afer</i>	MNHN-1951-435	420	CHU Lapeyronie (Montpellier France)
	<i>Orycteropus</i>	<i> afer</i>	MHN-aix-VE-2012-22-2.1	283.2	Clinique du Parc (Castelnau-le-Lez. France)
	<i>Orycteropus</i>	<i> afer</i>	SMF-35350; SMF-92228; SMF-15605	31	SMF (Frankfurt am Main. Germany)
	<i>Amphiorhycteropus</i>	<i>depereti</i>	NMB Rss.55	70	NMB (Basel. Switzerland)
	<i>Amphiorhycteropus</i>	<i>gaudryi</i>	BMNH 5690	72.9	BMNH (London. England)
Bibymalagasia					
	<i>Plesiorhycteropus</i>	<i>germainepetterae</i>	MNHN-MAD327	35.7	AST-RX (Paris. France)
	<i>Plesiorhycteropus</i>	<i>madagascariensis</i>	MNHN-MAD 328	39.7	AST-RX (Paris. France)
Hyracoidea					
	<i>Procavia</i>	<i>capensis</i>	UM2 N-76; UM2 N365; UMZC H4980K; UMZC H4981F	36.7	MRI (Montpellier. France)
	<i>Dendrohyrax</i>	<i>arboreus</i>	MNHN 1897-1547; UM2 N-347	36.7	MRI (Montpellier. France)
	<i>Heterohyrax</i>	<i>brucei</i>	MNHN 1972-428	36.7	MRI (Montpellier. France)

List of specimens used for the study and the 3D morphometric analyses. Institutional abbreviations: BMNH: British Museum of Natural History, London ; HZB: Helmholtz Zentrum Berlin; MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris; MRI: Montpellier Rio Imaging; NMB: Naturhistorisches Museum Basel; ONM : Office National des Mines, Tunis ; SMF: Senckenberg Research Institute and Natural History Museum, Frankfurt; UM2: Université de Montpellier 2; UMZC: University Museum of Zoology of Cambridge; ZMB: Museum für Naturkunde in Berlin.

Annexe 2.1 (Voir Chapitre 2)

Cette annexe correspond au résumé du poster présenté au 10th meeting of the European Society of Vertebrate Paleontology (Teruel, Espagne, 19-24 juin):

Benoit J, Orliac M, Tabuce R (2012) The petrosal anatomy of *Chambius*, a primitive elephant-shrew (Macroscelidea, Afrotheria) from the Eocene of Djebel Chambi (Tunisia). 10th meeting of the European Society of Vertebrate Paleontology, 19-24 June, Teruel, Espana. *Fundamental*, 20: 19-20A.

The petrosal anatomy of *Chambius*, a primitive elephant-shrew (Macroscelidea, Afrotheria) from the Eocene of Djebel Chambi (Tunisia)

Macroscelidea (elephant-shrews or sengis) is a poorly diversified order of small to medium-sized saltatorial mammals. Like some other insectivore mammals which are endemic to Africa (aardvarks, tenrecs and golden moles), they belong to the super-cohort Afrotheria. Although their fossil record extends back to the Eocene (Tabuce et al., 2008), cranial remains of elephant-shrews, including the middle and inner ear structure, remained unknown until the Miocene (Butler, 1995). Here we describe two isolated petrosal bones of a macroscelid found in the late Early to early Middle Eocene of the Djebel Chambi locality (Tunisia) (Hartenderger et al., 2001). We here referred these isolated petrosals to *Chambius kasserinensis*, the only macroscelid represented from Chambi by dental and postcranial remains (Tabuce et al., 2007). *Chambius* is the oldest and one of the most primitive elephant-shrews on dental anatomy (Tabuce et al., 2008).

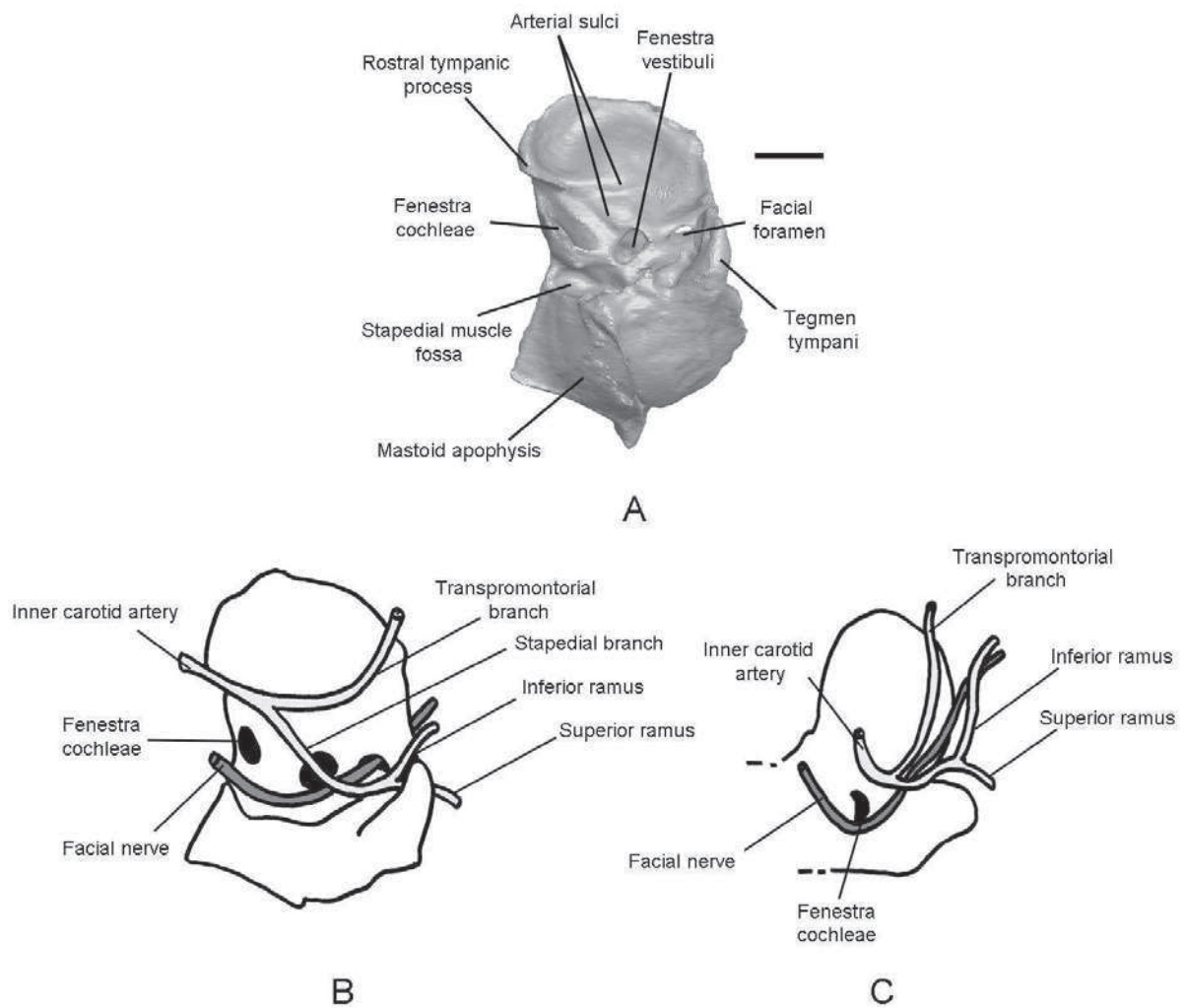


Fig.1. Ct reconstruction of the petrosal of *Chambius* in ventral view (A) and reconstruction of soft tissues (arteries and facial nerve) of *Chambius* (B) and *Elephantulus* (after MacPhee (1981)) (C). Scale bar=1mm.

Our study brings new insight on the evolution of some important structures of the ear region. It especially underlines the fact that the cranial arterial pattern of *Chambius* was already similar to that of modern macroscelid species (Fig. 1). On the contrary, the presence of a secondary common crus in the bony labyrinth in *Chambius* emphasizes its basal position in

the phylogenetic tree of Macroscelidea. The presence of a secondary common crus is plesiomorphic for Therian mammals (Ekdale, 2009). Its presence in a variety of extant and extinct afrotherian mammals suggests a multiple loss of this structure within Afrotheria. The morphology of the petrosal of *Chambius* suggests that the bony middle ear was not pneumatized and that the middle ear ossicles were not as inflated as in extant species, which imply that early elephant-shrews were not low frequencies specialists contrary to their extant representatives.

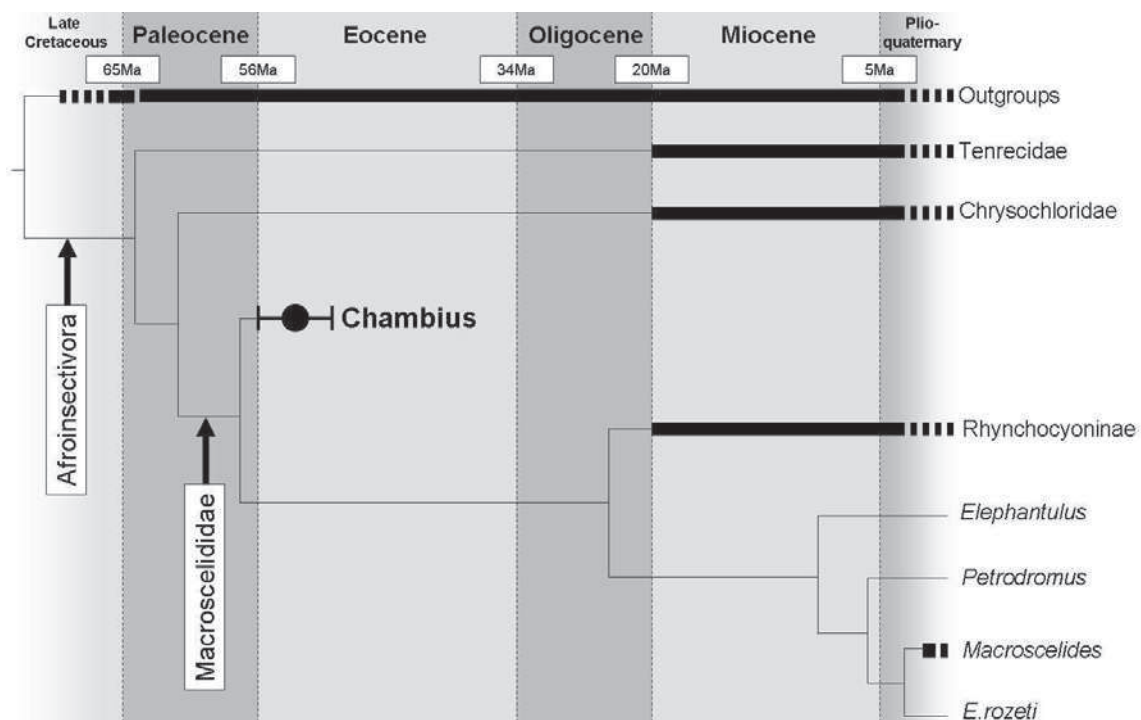


Fig.2. Result of the cladistic analysis performed on middle and inner ear characters. Bold lines represent stratigraphic ranges. Stratigraphic ranges after Tabuce et al. (2008).

A cladistic analysis based on petrosal and inner ear characters (Fig. 2) give a significant support to the clade Afroinsectivora gathering macroscelids with other endemic African small insectivorans (tenrecs and golden moles). The petrosal bone and inner ear characters also

provide further morphological support to the molecular-based clade unifying the living elephant-shrews *Petrodromus*, *E. rozeti* and *Macroscelides* (Douady et al., 2003).

References

Butler, PM (1995) Fossil Macroscelidea. *Mammal Review*, 25: 3-14.

Douady CJ, Catzeflis F, Raman J, Springer MS, Stanhope MJ (2003) The Sahara as a vicariant agent, and the role of Miocene climatic events, in the diversification of the mammalian order Macroscelidea (elephant shrews)?. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100: 8325-8330.

Ekdale EG (2009) Variation within the bony labyrinth of mammals. PhD thesis, The University of Texas, Austin, USA.

Hartenberger J-L, Crochet J-Y, Martinez C, Marandat B, Sigé B (2001) The Eocene Mammalian Fauna of Chambi (Tunisia) in its Geological Context. In Gunnell GF (ed), *Eocene Biodiversity - Unusual Occurrences and Rarely Sampled Habitats*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp 237-250.

MacPhee RDE (1981) Auditory regions of primates and eutherian insectivores: morphology, ontogeny, and character analysis. *Contributions to Primatology*, 18: 1-282.

Tabuce R, Asher RJ, Lehmann T (2008) Afrotherian mammals: a review of current data. *Mammalia*, 72: 2-14.

Tabuce R, Marivaux L, Adaci M, Bensalah M, Hartenberger J-L, Mahboubi M, Mebrouk F, Tafforeau P, Jaeger J-J (2007) Early Tertiary mammals from North Africa reinforce the molecular Afrotheria clade. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, 274: 1159-1166.

Annexe 2.2 (Voir Chapitre 2.B)

Order	Genus	Species	Specimens used
Macroscelididae			
	<i>Rhynchocyon</i>	<i>cirnei</i>	MNHN1897-622; MNHN 1897-624; MNHN 1891-265
	<i>Petrodromus</i>	<i>tetradactylus</i>	MNHN 1973-49; MNHN 1881-1574
	<i>Elephantulus</i>	<i>rozeti</i>	N-227; MNHN 1986-1056; MNHN 1986-1054; MNHN 1913A-441; MNHN 1913-441C
	<i>Elephantulus</i>	<i>rupestris</i>	MNHN 2006-552
	<i>Macroscelides</i>	<i>melanotis</i>	MNHN 555
	<i>Chambius</i>	<i>kasserinensis</i>	CB1-535; CB1-534
Tenrecidae			
	<i>Potamogale</i>	<i>velox</i>	MNHN 1898-1576; MNHN 1947-866; MNHN 1947-864
	<i>Tenrec</i>	<i>eucaudatus</i>	N-439; N-80
Chrysochloridae			
	<i>Chrysochloris</i>	<i>asiatica</i>	MNHN 1962-2583; MNHN A7024
Tubulidentata			
	<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MNHN CG-1913-431
	<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MNHN 1951-435
	<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MNHN 1970-58
Hyracoidea			
	<i>Procavia</i>	<i>capensis</i>	MNHN N-76; isolated petrosal (MNHN)
Proboscidiien			
	<i>Numidotherium</i>	<i>koholense</i>	Isolated petrosal (UM2)
Lipotyphla			
	<i>Erinaceus</i>		N-483; N-395
Condylarthra			
	<i>Hyopsodus</i>	sp.	AMNH No number
Marsupialia			
	<i>Didelphis</i>		N-320; N-321

Annexes 2.3 (Voir Chapitre 2.B)

Characters list:

1. **Morphology of the tympanic bulla:**
(0) ring-like ectotympanic; (1) fully ossified entotympanic.
2. **Rostral tympanic process of the petrosal:**
(0) absent; (1) present.
3. **Posterior septum of the rostral tympanic process of the petrosal:**
(0) absent; (1) present, forms a sharp and salient crest.
4. **Morphology of the caudal tympanic process of the petrosal:**
(0) forms a low crest or absent; (1) forms a sharp and salient crest.
5. **Position of the caudal tympanic process with respect to the stapedial muscle fossa:**
(0) bounds the opening of the fenestra cochleae only; (1) caudally bounds the stapedial muscle fossa too.
6. **Rostrrolateral projection of the caudal tympanic process :**
(0) absent; (1) present, separates the fossula cochleae and the stapedial muscle fossa.
7. **Tympanohyal process:**
(0) short or absent; (1) long and thick.
8. **Foramen stylomastoideum primitivum on the petrosal:**
(0) absent, there is a simple notch on the petrosal; (1) present, a discrete foramen is bridged ventrally by the tympanohyal process and the caudal tympanic process.
9. **Morphology of the facial sulcus:**
(0) shallow sulcus; (1) deep sulcus; (2) ossified tube.
10. **Hypotympanic sinus diverticulum D3:**
(0) no pneumatization; (1) fossula cochleae pneumatized.
11. **Recessus epitympanicus:**
(0) shallow or absent; (1) present, well defined fossa.
12. **Morphology of the recessus epitympanicus:**
(0) not expanded; (1) well expanded.
13. **Transpromontory sulcus (on fossil species) or medial course of the internal carotid artery (Wible, 1986):**
(0) sulcus absent, or the artery takes a medial route with respect to the promontorium;
(1) present

Thought they display a transpromontory sulcus, *Tenrec* and *Potamogale* are coded 0 here because of the medial entry of the carotid artery in the middle ear, comparable to *Procavia* (Asher, 2001). On the contrary, thought the transpromontory sulcus is faint in *Elephantulus*

they are coded 1 for this character because their internal carotid artery demonstrably runs across the promontorium (MacPhee, 1981).

- 14. Morphology of the transpromontory sulcus:**
(0) shallow sulcus; (1) deep sulcus; (2) closed ventrally, forms an ossified duct.
- 15. Posterior carotid foramen :**
(0) opened at the petrotympanic suture; (1) opened within the petrosal bone.
- 16. Stapedial sulcus:**
(0) absent; (1) present.
- 17. Lateral notch on the stapedial muscle fossa for the ramus posterius :**
(0) absent; (1) present.
- 18. Sulcus for the ramus petrosus inferius:**
(0) absent; (1) present.
- 19. Ossification of the stapedio-facial canal at the level of the inferior ramus of the stapedial artery:**
(0) the inferior ramus of the stapedial artery runs through a sulcus; (1) the inferior ramus of the stapedial artery runs through an ossified duct.
- 20. Position of the foramen for the inferior ramus of the stapedial artery with respect to the tegmen tympani:**
(0) medial; (1) dorsal.
- 21. Position of the foramen for the inferior ramus of the stapedial artery with respect to the hiatus Fallopii:**
(0) located far laterally with respect to the hiatus Fallopii; (1) located near the hiatus Fallopii.
- 22. Morphology of the course of the superior ramus of the stapedial artery:**
(0) runs through a sulcus; (1) runs through an ossified canal.
- 23. Medial expansion of the sulcus for the sinus petrosus superius:**
(0) reaches medially the level of the posterior border of the fossa subarcuata without goes beyond it; (1) goes beyond medially to the level of the posterior border of the fossa subarcuata.
- 24. Prootic sinus:**
(0) absent; (1) present.
- 25. Width of the tegmen tympani:**
(0) reduced; (1) large.
- 26. Fossa tensor tympani:**
(0) shallow; (1) deep.
- 27. Length of the fossa tensor tympani:**

- (0) short; (1) anteroposteriorly lengthened.
- 28. Fossa incudis:**
(0) merged with the recessus epitympanicus; (1) individualized from the recessus epitympanicus
- 29. Anterior septum:**
(0) absent; (1) present, bounds the fossa tensor tympani anteriorly.
- 30. Posterolateral septum:**
(0) absent; (1) present, bounds the fossa tensor tympani posterolaterally.
- 31. Anterior epitympanic wing:**
(0) absent; (1) present.
- 32. Petrosal plate (MacPhee, 1981):**
(0) absent; (1) present.
- 33. Secondary anterior septum:**
(0) absent; (1) present, bounds an accessory pneumatized fossa.
- 34. Window of the fossa subarcuata caudal to the canaliculus cochleae:**
(0) absent; (1) present.
- 35. Crista falciformis (crista transversa):**
(0) thin; (1) thick.
- 36. Mastoid process for the sternocleidomastoideus muscle:**
(0) absent; (1) present.
- 37. Mastoid apophysis (Novacek, 1986):**
(0) reduced, amastoidy; (1) developed.
- 38. Depth of the fossa subarcuata:**
(0) deep; (1) shallow.
- 39. Cochlear coiling:**
(0) less than two turns ; (1) cochlea makes two full turns or more.
- 40. Cochlear volume:**
(0) makes less than 65% of the total volume of the osseous inner ear; (1) makes more than 65% of the total volume of the osseous inner ear.
- 41. Cochlear ratio :**
(0) <0.6; (1) between 0.8 and 0.6; (2) >0.8.
- 42. Height of the basal turn of the cochlea:**
(0) less than 70%; (1) equals or exceeds 70% of the height of the cochlea.
- 43. Lamina secundaria (secondary bony lamina) I:**

- (0) short or absent; (1) runs along the exterior wall of the first half turns of the cochlear canal, or more.
- 44. Lamina secundaria (secondary bony lamina) II:**
(0) does not go beyond the first half turn; (1) excavates the exterior wall of the first and the second half turns of the cochlear canal
- 45. Contact between the basal and the second turn of the cochlea:**
(0) absent, a large vacuity separates both turns; (1) present.
- 46. Covering of the basal turn of the cochlea in ventral view:**
(0) no covering; (1) the second turn overlies the basal turn in ventral view.
- 47. Recessus sphericus and recessus ellipticus:**
(0) separated by a shallow notch; (1) separated by a deep notch.
- 48. Undulations of the anterior canal:**
(0) slightly undulated; (1) amply undulated.
- 49. Undulations of the lateral canal:**
(0) slightly undulated; (1) amply undulated.
- 50. Undulations of the posterior canal:**
(0) slightly undulated; (1) amply undulated.
- 51. Crus communis secundaria (secondary common crus):**
(0) absent; (1) present.
- 52. Communication between the posterior and later semicircular canal at the level where they intersect:**
(0) absent; (1) present.

Character matrix:

	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
<i>Didelphis</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	-	-	-	-	-	1	1	0	0
<i>Kulbeckia</i>	?	0	-	0	0	1	0	0	0	1	0	-	0	-	-	1	1	1	0	0	0	0	?	1	0	0
<i>Leptictis</i>	0	1	0	0	0	?	1	1	0	?	1	0	1	1	0	1	?	1	0	0	0	0	?	0	0	0
<i>Protungulatum</i>	?	0	-	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	?	-	-	-	-	-	1	0	0	0
<i>Hyopsodus</i>	?	0	-	0	0	1	0	0	0	0	0	-	1	0	0	0	-	-	-	-	-	0	0	0	0	1
<i>Erinaceus</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Procavia</i>	1	0	-	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	0	0	1
<i>Numidotherium</i>	1	0	-	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	-	-	-	-	-	-	0	0	1	?
<i>Orycteropus</i>	0	0	-	0	0	1	0	0	0	0	0	-	1	1	0	1	1	0	-	-	-	0	?	0	0	0
<i>Chrysochloris</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	1	2	0	1	1	1	1	0	1	0	?	0	1	-
<i>Tenrec</i>	0	0	-	0	0	1	1	0	0	0	0	-	0	-	0	1	1	0	-	-	-	0	1	0	0	0
<i>Potamogale</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	-	0	-	0	1	1	0	-	-	-	0	1	0	0	0
<i>Rhynchocyon</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1
<i>Petrodromus</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>E.rozeti</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0
<i>E.rupestris</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Macroselides</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	2	0,1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1
Chambi species	?	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52
<i>Didelphis</i>	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	-
<i>Kulbeckia</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	-
<i>Leptictis</i>	1	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protungulatum</i>	1	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hyopsodus</i>	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	1	-
<i>Erinaceus</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Procavia</i>	0	0	0	1	0	-	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	-	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Numidotherium</i>	?	1	0	0	0	-	0	0	0	0	1	1	0	?	0	0	0	-	0	0	?	0	?	0	1	-
<i>Orycteropus</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	1	-
<i>Chrysochloris</i>	-	0	0	0	0	-	0	0	1	0	0	0	1	0,1	2	0	0	-	1	1	1	1	0	1	0,1	0
<i>Tenrec</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	-	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Potamogale</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0,1
<i>Rhynchocyon</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Petrodromus</i>	1	1	1	0	1	1	0,1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0,1
<i>E.rozeti</i>	1	1	1	1	1	1	0,1	0,1	1	0	0	0	0	1	1,2	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0,1
<i>E.rupestris</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0
<i>Macroselides</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
Chambi species	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	-

Annexes 2.4 (Voir Chapitre 2.C)

Characters list:

- 1. Shape of the fenestra vestibuli:**
(0) ovale (stapedial ratio ≥ 1.8); (1) round (stapedial ratio < 1.8). (Segall, 1970)
- 2. Bony ridge dividing the D3 sinus at the mouth of the fenestra cochleae:**
(0) absent; (1) present.
- 3. Secondary anterior fossa:**
(0) shallow or absent; (1) present.
- 4. Common recess for the recessus epitympanicus and the fossa incudis:**
(0) absent; (1) present.
- 5. Accessory lateral pneumatic fossa next to the epitympanic recess:**
(0) absent; (1) present.
- 6. Continuity of the rostral and caudal tympanic process with the epitympanic wing:**
(0) absent; (1) present.
- 7. Position of the caudal tympanic process of the petrosal:**
(0) separates the fossula cochleae and the stapedial muscle fossa; (1) participates in the stapedial muscle fossa and the fossula cochleae.
- 8. Foramen at the base of the caudal tympanic process, presumably for the mastoid canaliculus (MacPhee 1981):**
(0) absent; (1) present.
- 9. Position of the posterior carotid foramen:**
(0) at the petrotympanic suture; (1) within the petrosal.
- 10. Aspect of the arterial pathway on the promontory:**
(0) deep sulci; (1) faint sulci; (2) bony tubes.
- 11. Relative diameter of the stapedial artery inferred from the bony tubes for the inferior and superior rami:**
(0) large; (1) atrophied.
- 12. Stylomastoid foramen:**
(0) simple; (1) double.
- 13. Bony enclosure of the facial nerve immediately after the stylomastoid foramen:**
(0) absent; (1) present.
- 14. Stapedioacial canal:**
(0) no bony enclosure; (1) completely enclosed within a bony tube (Benoit et al.,

- 2013a).
15. **Bony enclosure of the superior ramus of the stapedial artery:**
(0) absent; (1) present.
 16. **Position of the openings for the stapedial artery:**
(0) apical, visible ventrally and dorsally; (1) dorsal, visible dorsally only.
 17. **Morphology of the dorsal openings for the stapedial artery (superior and inferior rami foramen):**
(0) form a y-shaped sulci; (1) form two distinct foramina.
 18. **Shape of the fossa tensor tympani:**
(0) long and shallow; (1) squared and deep. (Benoit et al., 2013a).
 19. **Morphology of the tympanohyal process:**
(0) short; (1) long and finger-like; (2) wall-like.
 20. **Crista petrosa:**
(0) low; (1) high and pierced by the trigeminal canal.
 21. **Position of the hiatus Fallopii:**
(0) apical; (1) dorsal.
 22. **Window of the subarcuate fossa:**
(0) absent; (1) present. (Benoit et al., 2013a).
 23. **Shape of the cochlear canal:**
(0) rather cylindrical; (1) rather planispiral.
 24. **Cochlear coiling:**
(0) does not reach two full turns; (1) the cochlear spiral completes or exceeds two full turns. (Benoit et al., 2013a).
 25. **Apical lacuna of the cochlear canal:**
(0) absent; (1) present.
 26. **A distinct furrow separating the spherical and the elliptical recesses on the bony vestibule:**
(0) absent; (1) present. (Benoit et al., 2013a).
 27. **Merging of the bony channels of the posterior and lateral semicircular canals at the level where they intersect:**
(0) absent; (1) present.
 28. **Secondary common crus:**
(0) absent; (1) present (complete merging of the posterior limb of the lateral semicircular canal and the ampullar limb of the posterior semicircular canal). (Benoit et al., 2013a).

Character matrix:

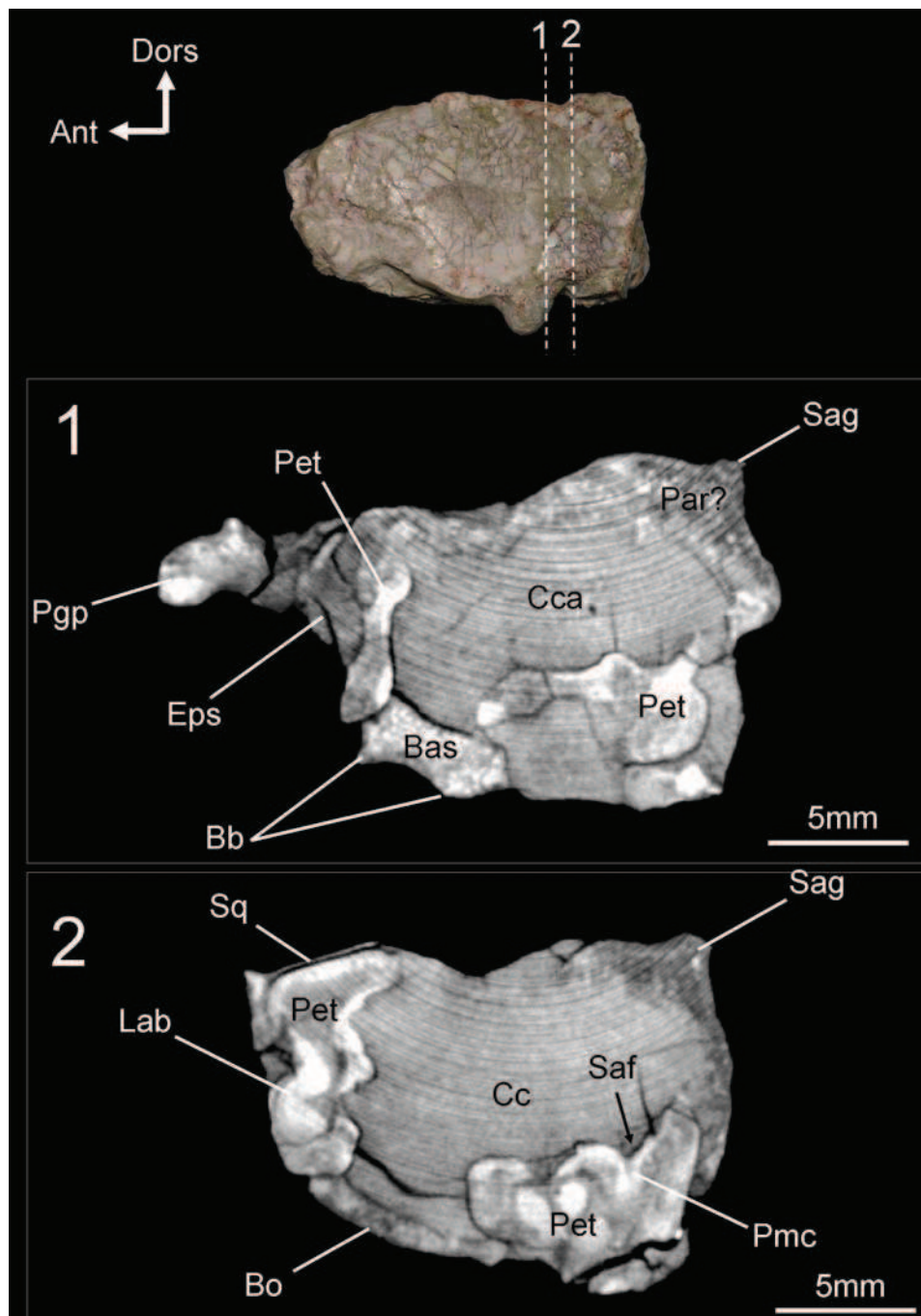
<i>Orycteropus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	1	0	0	0	1	0	?	1	-	1
<i>Cf. Erythrozootes</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	-	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chambius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	1	1	0	-	1
<i>Rhynchocyon cirnei</i>	0,1	0	0	1	1	0	1	1	0	2	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Rhynchocyon chrysopygus</i>	0	0	0	1	1	0	1	1	0	2	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Rhynchocyon petersi</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	0	2	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Petrodromus tetradactylus</i>	0,1	1	0,1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	-	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0,1	0	0
<i>E. rozeti</i>	0	0	0,1	1	1	1	1	0	1	1	0	0,1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0,1	0	0
<i>E. rupestris</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>E. revoili</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	-	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>E. brachyrhynchus</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	-	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>E. rufescens</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	-	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>E. intufi</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	-	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. myurus</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Macroscelides proboscideus</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1	1	1	1	1	0	2	0	1	0	0	1	1	0	0,1	0	0

Annexes 2.5 (Voir Chapitre 2.C)

Specimens used for the study. Institutional abbreviations. HZB: Helmholtz Zentrum, Berlin ; MNHN: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris ; MRI: Montpellier Rio Imaging ; OUM : Oxford University Museum of Natural History ; UM2: Université de Montpellier II - Sciences et Technique du Languedoc- ; UMZC: University Museum of Zoology, Cambridge ; ZMB: Zoological Museum of Berlin.

		Specimens available	resolution (µm)	Origin of scan
<i>Rhynchocyon</i>	<i>cirnei</i>	MNHN-1897-622; MNHN-1897-624; MNHN-1891-265	36,7	MRI (Montpellier, France)
<i>Rhynchocyon</i>	<i>petersi</i>	ZMB-84895	31,9	HZB (Berlin, Germany)
<i>Rhynchocyon</i>	<i>chrysopygus</i>	ZMB-10925	33,9	HZB (Berlin, Germany)
<i>Petrodromus</i>	<i>tetradactylus</i>	MNHN-1973-49; MNHN-1881-1574	36,7	MRI (Montpellier, France)
<i>Petrodromus</i>	<i>tetradactylus</i>	UMZC-E4075C	16,4	HZB (Berlin, Germany)
<i>Macroscelides</i>	<i>proboscideus</i>	MNHN-555	18,8	MRI (Montpellier, France)
<i>Macroscelides</i>	<i>proboscideus</i>	UMZC-E4071B ; UMZC-2011.1.4 (53); UMZC-2011.1.8 (60)	16,0	HZB (Berlin, Germany)
<i>Elephantulus</i>	<i>rozeti</i>	UM2-N-227; MNHN-no reference; MNHN-1986-1056; MNHN-1986-1054; MNHN-1913A-441; MNHN-1913-441C	36,7	MRI (Montpellier, France)
<i>Elephantulus</i>	<i>rupestris</i>	MNHN-2006-552	16,0	HZB (Berlin, Germany)
<i>Elephantulus</i>	<i>rufescens</i>	ZMB-75300	16,0	HZB (Berlin, Germany)
<i>Elephantulus</i>	<i>brachyrhyncus</i>	ZMB-80086	16,0	HZB (Berlin, Germany)
<i>Elephantulus</i>	<i>revoili</i>	ZMB-80069	17,7	HZB (Berlin, Germany)
<i>Elephantulus</i>	<i>intufi</i>	ZMB-84905	16,4	HZB (Berlin, Germany)
<i>Elephantulus</i>	<i>myurus</i>	OUM-11618	39,0	UMZC (Cambridge, England)
<i>Chambius</i>	<i>kasserinensis</i>	CBI-1-535	18,8	MRI (Montpellier, France)
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MNHN-1951-435	450	CHU Lapeyronie (Montpellier France)
<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MHN-aix-VE-2012-22-2,1	283,2	Clinique du Parc (Castelnau-le-Lez, France)

Annexe 3.1 (Voir Chapitre 3.B)



Supplementary figure 1. CT slices in the skull of *Seggeurius amourensis* K210. The position of each slice is indicated on the skull by the dotted lines (not to scale). Bas: basisphenoid; Bb: basisphenoid bulla; Bo: basioccipital; Cca: cranial cavity; Eps: epitympanic sinus; Lab: bony labyrinth; Par: parietal; Pet: petrosal; Pgp: postglenoid process; Pmc: petromastoid canal; Saf: subarcuata fossa; Sag: sagittal crest; Sq: squamosal.

Annexe 3.2 (Voir Chapitre 3.A et C)

L'étude par morphométrie 3D de l'évolution de la forme du labyrinthe osseux chez les Hyracoidea (Mammalia, Afrotheria)

Poster réalisé pour le 7^e Symposium de morphométrie et évolution des formes (Lyon, France, 24 et 25 mai 2012) :

Annexe 3.2.1. Résumé : Chez les mammifères, les variations morphologiques du labyrinthe osseux sont riches en signaux phylogénétiques et fonctionnels, étant donné le rôle clé joué par le labyrinthe membraneux dans l'audition (via la cochlée) et l'équilibre (via le vestibule). Dans cette étude, nous appliquons un protocole d'étude morphométrique 3D à un groupe de mammifères qui fut particulièrement diversifié et représenté dans le registre fossile: les hyracoïdes (damans ou hyraxes). Afin de quantifier la forme du labyrinthe osseux des hyracoïdes, un protocole de mesure composé de 19 landmarks a été appliqué sur des représentations 3D du labyrinthe osseux de 17 spécimens d'hyracoïdes actuels et fossiles ainsi que sur une demi-douzaine d'autres espèces phylogénétiquement proches. Les représentations 3D du labyrinthe osseux ont été obtenues par CT-scan et μ Ct-scan puis segmentation virtuelle. Les variations morphologiques de l'oreille interne au sein de ces deux jeux de données ont été explorées par Analyse en Composantes Principales (ACP). Finalement, les distances entre taxons ont été représentées sous la forme d'arbres phénétiques reconstruits par UPGMA et Neighbor joining. Ces résultats montrent que la forme du labyrinthe osseux de certains taxons parmi les plus anciens (e.g. ?cf.*Microhyrax*) tombent dans la gamme de variation d'espèces plus récentes, voire actuelles, alors que d'autres taxons pourtant contemporains en sont très éloignés. En termes de forme du labyrinthe osseux, les espèces les plus distantes des formes actuelles sont *Seggeurius amourensis* et *Titanohyrax cf. tantulus*, deux des taxons parmi les plus anciens et les plus primitifs connus à ce jour. Les mesures

prises sur le labyrinthe osseux montrent en particulier que *Seggeurius* diffère des hyracoïdes plus dérivés par de nombreux traits morphologiques, qui le font davantage ressembler à *Chambius*, un Macroscelididae basal. Ceci suggère que la morphologie du labyrinthe osseux de ces deux taxons est proche de la morphologie ancestrale des Afrotheria.

Annexe 3.2.2. poster :

Etude par morphométrie 3D de l'évolution de la forme du labyrinthe osseux chez les Hyracoidea (Mammalia, Afrotheria)

Benoit J.¹, Lebrun R.¹, Hautier L.², Lehmann T.³, Alloing-Seguier T.¹, Merigeaud S.⁴, Tabuce R.¹

¹- Institut des Sciences de l'Evolution UMR5554, cc064, Université Montpellier II, place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05, France; ²- Museum of Zoology, University of Cambridge, United Kingdom; ³- Senckenberg-Forschungsinstitut und Naturmuseum, Frankfurt, Germany; ⁴- Service d'Imagerie Médicale, CHU de Montpellier

Introduction

Les hyracoides (Mammalia, Afrotheria) ont connu de nombreuses radiations et un succès évolutif tel qu'ils étaient répandus depuis la Chine jusqu'à l'Europe, y compris en France, à Sobly près de Lyon (Rasmussen, 1989). L'histoire évolutive, et en particulier les relations phylogénétiques qui relient ces taxons, est encore mal connue (Seiffert, 2007; Tabuce et al., 2008). Les études sur le labyrinthe osseux ont montré que sa forme pouvait fournir un signal phylogénétique et fonctionnel intéressant chez les mammifères (e.g. Walker et al., 2008; Lebrun et al., 2010). Dans ce contexte l'étude des variations de la forme du labyrinthe osseux des hyracoides permettrait d'en tirer une grande quantité d'informations quant à leur évolution et leur phylogénie.

Tableau 1. Mesures. Toutes les valeurs linéaires ont été adimensionnées par division avec la longueur du labyrinthe.

Classe	Genre	Epoque	Labyrinthe osseux		Canaux vestibulaires		Canaux cochléaires		Canaux semi-circulaires		Canaux semi-circulaires latéraux		Canaux semi-circulaires médians		
			Longueur	Largeur	Angle	Volume	Angle	Volume	Angle	Volume	Angle	Volume	Angle	Volume	
Mammalia	Hyracoidea	Procavia	Procavia	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	
			Procavia	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	
		Seggeurius	Seggeurius	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
			Seggeurius	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
		Titanohyrax	Titanohyrax	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
			Titanohyrax	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
		Helioseus	Helioseus	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
			Helioseus	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
		?cf. Microhyrax	?cf. Microhyrax	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
			?cf. Microhyrax	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
Mixohyrax	Mixohyrax	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00		
	Mixohyrax	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00		
Mammalia	Macroscelidea	Chambius	Chambius	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	
			Chambius	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	
		?cf. Microhyrax	?cf. Microhyrax	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
			?cf. Microhyrax	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
		Mixohyrax	Mixohyrax	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
			Mixohyrax	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
		Seggeurius	Seggeurius	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
			Seggeurius	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
		Titanohyrax	Titanohyrax	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
			Titanohyrax	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
Helioseus	Helioseus	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00		
	Helioseus	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00		

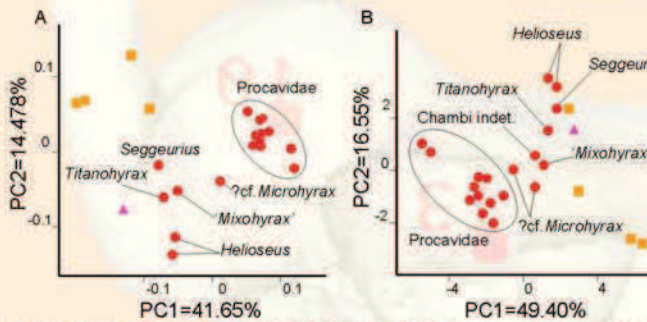


Figure 1. A. Résultat de l'ACP réalisée sur le protocole de landmark (ACP1). B. Résultat de l'ACP réalisée sur le protocole de mesure (ACP2). Rond rouge=hyracoides, triangle mauve=Chambius, carré orange=autres

Evolution morpho-fonctionnelle

Le canal cochléaire s'enroule au cours de l'évolution des hyracoides, passant d'un tour et demi chez *Seggeurius* à plus de trois tours chez les Procaviae (Tab.1). La cochlée perd ainsi son aspect planspiralé et devient plus haute et plus conique (Fig.3). D'après West (1985) une cochlée haute et un nombre de tours important sont généralement corrélés avec une capacité accrue à l'audition des basses fréquences chez les mammifères. Parallèlement, le volume relatif du canal cochléaire tend à augmenter chez les hyracoides, ce qui témoignerait d'une baisse de la sensibilité aux hautes fréquences (e.g. Armstrong et al., 2011). Ainsi, l'évolution de la forme du labyrinthe osseux chez les hyracoides suggère qu'un changement de leurs capacités auditives s'est produit au cours de l'Eocène inférieur, probablement en faveur d'une meilleure audition des basses fréquences.

Etant donné les liens supposés entre morphologie du labyrinthe et mode de locomotion (e.g. Walker et al., 2008), les similitudes observées entre *cf. Microhyrax* et les Procaviae montre que des espèces fonctionnellement semblables aux formes actuelles existaient déjà à l'Eocène inférieur.

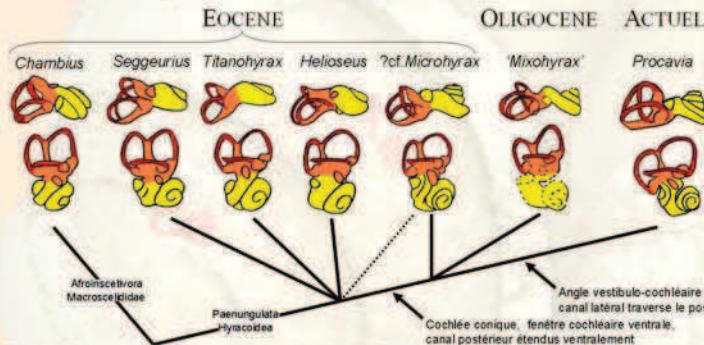


Figure 3. Evolution du labyrinthe osseux chez les hyracoides. En jaune: canal cochléaire, en orange: vestibule osseux, en rouge: canaux semicirculaires. Les dessins ne sont pas à l'échelle afin de mettre l'accent sur les variations de formes. Remarquez l'évolution de la hauteur et de l'enroulement du canal cochléaire ainsi que celle des relations entre les canaux latéral et postérieur.

Implications phylogénétiques

Seggeurius, *Helioseus* et *Titanohyrax* se distinguent des Procaviae actuels par divers caractères: canal cochléaire peu enroulé, planspiralé (ratio cochléaire faible) et relativement plus volumineux, distance inter-fenêtre élevée, angle vestibulo-cochléaire plus petit, angle entre les canaux plus aiguë (<90°), canal latéral ne traversant pas le plan du canal postérieur en vue dorsale (PEL<0). Ces caractéristiques sont présentes chez les autres afrothères observés (Tab.1) et sont sûrement primitives pour les hyracoides.

Au contraire, chez *?cf. Microhyrax* ces valeurs tombent dans la gamme de variation de celles des Procaviae (Tab.1). Les ACPs (Fig.1) et l'arbre phénétique NJ (Fig.2A) suggèrent que la forme de son labyrinthe osseux est proche de celle des Procaviae, ce qui impliquerait que *Microhyrax* pourrait être beaucoup moins primitif que précédemment proposé (e.g. Seiffert, 2007; Tabuce et al., 2008).

Enfin, les valeurs des mesures faites sur le Macroscelidea *Chambius* sont proches de celles des hyracoides basaux (Tab.1). Le branchement de *Chambius* avec *Seggeurius* et *Titanohyrax* dans l'arbre phénétique NJ (Fig.2A) souligne ces similitudes. Ces résultats suggèrent que la morphologie du labyrinthe osseux de ces espèces doit être très proche de celle de l'ancêtre commun des afrothères.

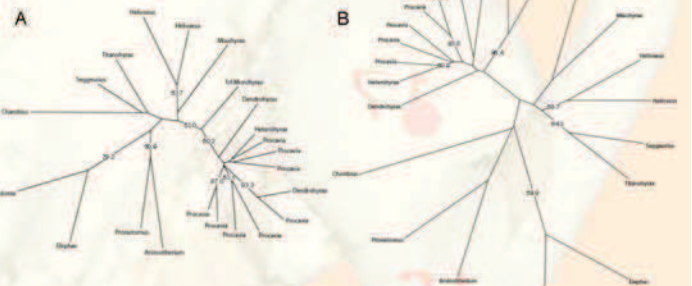


Figure 2. Arbres phénétiques obtenus par Neighbor Joining (A) et UPGMA (B) à partir des coordonnées dans l'espace morphologique de l'ACP1. Valeurs aux nœuds=bootstrap (1000 replications).

Matériel et méthodes

Afin de quantifier la forme du labyrinthe osseux des hyracoides, un protocole de 20 mesures adimensionnées (Tableau 1) ainsi qu'un protocole de morphométrie 3D de 19 landmarks (Fig.4) ont été appliqués sur des représentations 3D du labyrinthe osseux de 19 spécimens d'hyracoides actuels et fossiles ainsi que sur 5 autres espèces phylogénétiquement proches. Les représentations 3D du labyrinthe osseux ont été obtenues par CT-scan puis segmentation virtuelle. Les variations morphologiques de l'oreille interne au sein de ces deux jeux de données ont été explorées par Analyse en Composantes Principales (ACP). Finalement, les distances entre taxons ont été représentées sous la forme d'arbres phénétiques reconstruits par UPGMA et Neighbor joining.



Figure 4. Protocole de landmark

Remerciements: ANR-08-JCJC-0017 Palasiafrica, MEDES Toulouse

Bibliographie

Lebrun R, De León MP, Tafforeau P & Zollikofer C 2010. *J Anat* 216: 368-380.
 Rasmussen DT 1989. *The Evolution of Perissodactyls*. Eds Prothero DR & Schoch RM, Clarendon Press, New York, pp 57-78.
 Seiffert ER 2007. *BMC Evol Biol*. 7:224.
 Walker A, Ryan TM, Silcox MT, Simons EL & Spoor F 2008. *Evol Anthropol* 17:135-145.
 Tabuce R, Asher RJ & Lehmann T 2008. *Mammalia* 72: 2-14.
 West CD 1985. *J Acoust Soc Am* 77:1091-1101.
 Armstrong SD, Bloch JL, Houde P & Silcox MT 2011. *Anat Rec* 294: 263-266.



Annexe 3.3 (Voir Chapitre 3.C)

Liste des caractères :

- 1. Forme générale de la pars cochlearis:**
(0) conique ; (1) globuleuse.
- 2. Renflement en forme de haricot (bean-shaped bulge):**
(0) absent ; (1) présent.
- 3. Sulcus transpromontoire:**
(0) absent ; (1) présent.
- 4. Sulcus stapédien:**
(0) absent ; (1) présent.
- 5. Fossa tensor tympani:**
(0) peu profonde et allongée ; (1) profonde et piriforme.
- 6. Orientation de la fenestra cochleae:**
(0) postéromédiale (distance inter-fenêtre > 0,5) ; (1) ventrolatérale (distance inter-fenêtre < ou = 0,5).
- 7. Foramen stylomastoïde:**
(0) simple encoche sur le pétreux ; (1) percé dans le pétreux (primitivum).
- 8. Sulcus facial:**
(0) peu profond ; (1) très profond.
- 9. Fossa subarcuata:**
(0) profonde ; (1) peu profonde ou absente.
- 10. Canal pétromastoïdien (si fossa subarcuata peu profonde):**
(0) absent ; (1) présent
- 11. Crista petrosa :**
(0) basse ; (1) haute et saillante, percée ou porte une encoche pour le nerf trijumeau.
- 12. Pars mastoidea (Novacek et Wyss, 1986b):**
(0) développée (exposition de l'apophyse mastoïde sur le crâne) ; (1) réduite (crâne amastoïde)
- 13. Face postérodorsale de l'apophyse mastoïde (si amastoïdie):**
(0) convexe, les conduits osseux des canaux semicirculaires ne sont pas visibles ; (1) concave, les conduits osseux des canaux semicirculaires sont exposés
- 14. Canal cochléaire: nombre de tours:**
(0) deux tours ou moins ; (1) plus de deux tours ; (2) trois tours ou plus.

- 15. Forme de la spirale cochléaire:**
(0) planispirale (aspect ratio $<$ ou $=$ 0,6) ; (1) conique (aspect ratio $>$ 0,6).
- 16. Crus commune secondaire:**
(0) absente ; (1) présente.
- 17. Point d'entrée du bras postérieur du canal latéral:**
(0) confondu avec l'ampoule postérieur ; (1) distinct de l'ampoule postérieure.
- 18. Expansion postérieure du canal latéral:**
(0) absente (P.e.l. $<$ 0) ; (1) présente, le canal latéral traverse le plan du canal postérieur (P.e.l. $>$ ou $=$ 0).
- 19. Expansion ventrale du canal postérieur:**
(0) faible ou absente (V.e.p. $<$ 0,5) ; (1) forte expansion (V.e.p. $>$ ou $=$ 0,5).
- 20. Position du sac vestibulaire par rapport à la crus commune:**
(0) situé le long ou dans le prolongement de la crus commune ; (1) défléchi vers le canal postérieur.

Matrice de caractères :

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Kulbeckia</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	1	0	0	0	?
<i>Chambius</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	1	1	0	0	0	?
Proboscidea	0	0	0,1	0	?	0	0,1	0	1	0,1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	?
Sirenia	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0,1	0,1	0,1	0	0	0	0
<i>Seggeurius</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?
<i>Helioseus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Titanohyrax</i>	0	1	0	?	0	0	?	?	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	?
CBI-1-588	1	?	?	?	?	?	?	0	1	1	?	1	0	1	?	0	1	0	1	0
? <i>Microhyrax</i>	1	1	0	0	1	0,1	1	1	1	1	0	1	1	2	1	0	1	0,1	1	1
' <i>Mixohyrax</i> '	1	?	0	?	?	0	?	?	1	0	?	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Procavia</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0,1	0,1	1	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>Heterohyrax</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0	1	1	0,1	1
<i>Dendrohyrax</i>	1	1	0	0	1	1	0,1	1	1	0	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1

Annexe 4.1 (Voir Chapitre 4.B)

Cladistic analysis method

In order to test the assignment of CBI-1-542, we performed a cladistic analysis on a datamatrix 22 taxa and of 27 petrosal and bony labyrinth (when available) characters. We included in this analysis both genera of modern-day sirenians as well as most taxa of Paleogene sirenians for which the petrosal is known: *Prorastomus sirenooides* (this study), *Eosiren* (*E. abeli* from the middle Eocene of the Djebel Mokattam (Egypt)) (Abel, 1913; Sickenberg, 1934), *Eotheroides* (*E. lambondrano* from the middle Eocene of the Mahajanga Basin (Madagascar) and *E. n.sp.* from the late Eocene of Wadi Al Hitan (Egypt)) (Zalmout, 2008; Samonds et al., 2009), Protosirenidae n.gen. n.sp. from the middle Eocene of Bu el Haderait (Libya)) (Sagne, 2001) and *Protosiren* (*P. fraasi* from the middle Eocene of the Djebel Mokattam (Egypt) and ?*P. sp.* from North America) (Domning et al., 1982; Gingerich et al., 1994). The stem sirenian *Pezosiren* was omitted because its petrosal morphology is to date not published. The taxon sampling also comprises the Paleogene paenungulates *Phosphatherium* (Gheerbrant et al., 2005), *Numidothierium* (Court and Jaeger, 1991; Court, 1992; Benoit et al., 2013), *Moeritherium* (Court, 1994) and *Arsinoitherium* (Court, 1990) (bony labyrinth coded according to personal observations). We code the modern taxon Elephantoidea based on observation of *Elephas maximus* and the published study of Ekdale (2009). Studies dealing with the morphology of the ear region of hyracoids are scarce, and with the exception of Thewissen and Simons (2001) who briefly described the petrosal and bullar morphology of *Megalohyrax eocaenus*, no careful surveys of the petrosal of Paleogene Hyracoidea were conducted. As a consequence Hyracoidea are represented in this analysis by this sole Paleogene species and the modern day Cape hyrax *Procavia capensis*. In the same manner, the petrosal morphology of desmostylians and anthracobunids has never been described and as such these taxa have not been considered in this analysis. The analysis was

rooted using the petrosal and bony labyrinth morphology of the Cretaceous eutherian mammal *Kulbeckia kulbecke* (Ekdale et al., 2004; Ekdale, 2009; Ekdale and Rowe, 2011). *Orycteropus afer* and several Condylarthrans were also used as outgroups: *Meniscotherium* Gazin, 1965; Williamson and Lucas, 1992), *Hyopsodus* (Gazin, 1968; Cifelli, 1982), *Phenacodus* (Cifelli, 1982), *Arctocyon* (Russell, 1964), *Pleuraspidotherium* (Russell, 1964; Ladevèze et al., 2010). The analysis was performed using PAUP4b10 (Swofford, 2002), with a heuristic search. All characters were treated as unordered and equally weighted.

The result of the cladistic analysis is a well resolved strict consensus of 2975 trees (trees length=57) (supp.Fig. 1). The value of the retention index is very good (RI=0.81). The consistency index (CI) equals 0.60, the rescaled consistency index equals 0.48 and the homoplasy index equals 0.50. This result supports the monophyly of Sirenia and the attribution of CBI-1-542 to a species belonging to this order (see text). It also supports Paenungulata but not Proboscidea and Hyracoidea, may be because of our poor knowledge of the ear anatomy of *Megalohyrax*.

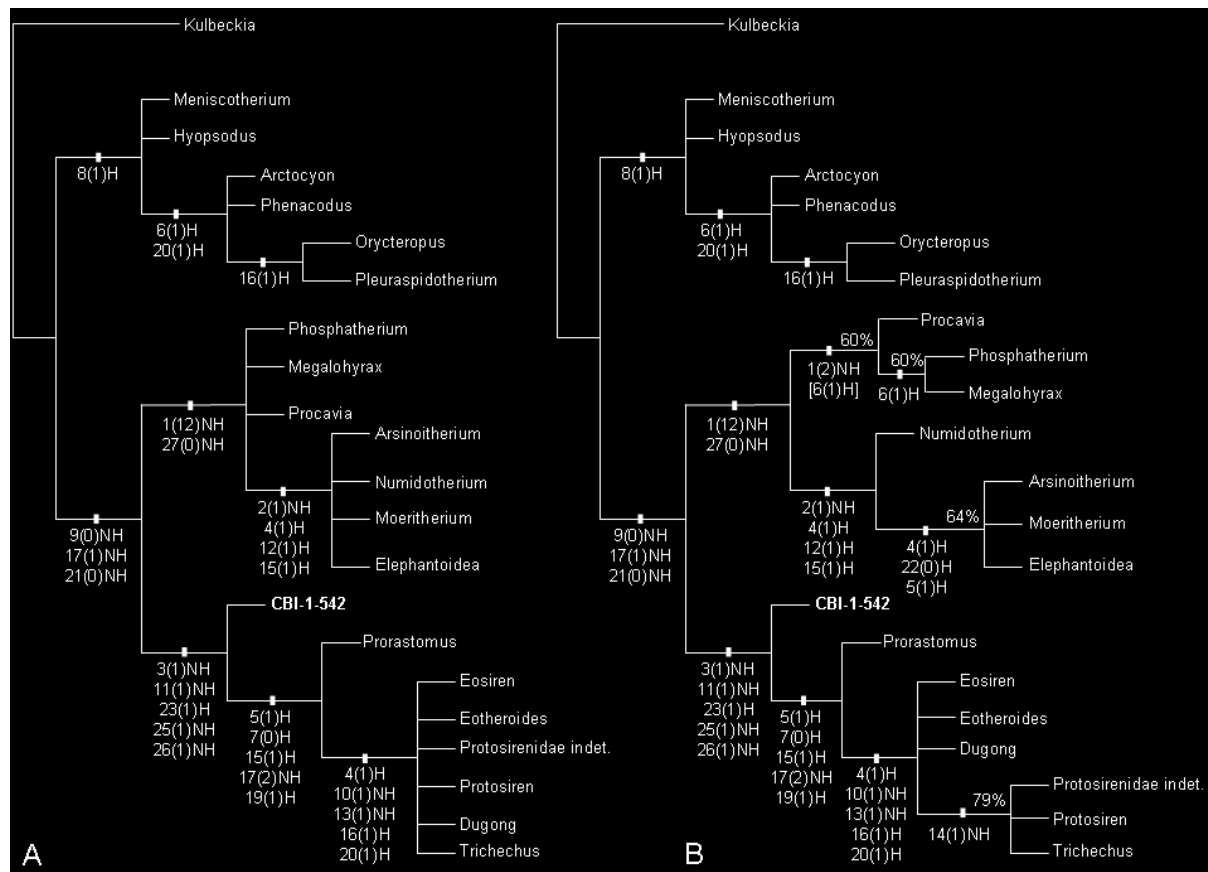


Fig. 1. Results of the cladistic analysis. A. Strict consensus tree; B. Majority-rule consensus.

Characters list:

1. **Morphology of the bulla (Benoit et al., 2013):**
(0) ring-like ectotympanic; (1) ossified entotympanic bulla; (2) petrosal contribution to the bulla.
2. **Morphology of the external auditory meatus (Court, 1990):**
(0) ventrally opened; (1) enclosed within the squamosal.
3. **Pachyosteosclerosis of the pars cochlearis and the tegmen tympani:**
(0) absent; (1) present.
4. **Merging of the fenestra cochlea and the canaliculus cochleae (Court, 1990):**
(0) absent; (1) present.
5. **Shape of the fenestra vestibuli:**
(0) oval, stapedial ratio nearly equalling or exceeding 1.7; (1) rounded, stapedial ratio equalling or being inferior to 1.6.
6. **Stylomastoid foramen:**

- (0) opened ventrally, forms a simple notch on the petrosal; (1) ventrally bridged by the caudal tympanic process and the tympanohyal process, forms a distinct foramen on the petrosal.
7. **Hiatus Fallopii:**
(0) absent, with a Fallopiian notch instead; (1) present.
 8. **Transpromontorial sulcus:**
(0) absent; (1) present.
 9. **Stapedial sulcus or evidence for a stapedial artery:**
(0) absent; (1) present.
 10. **Stapedial muscle fossa:**
(0) distinctly round or oval fossa on the ventral aspect of the petrosal; (1) unclear boundaries of the fossa.
 11. **Shape of the tegmen tympani:**
(0) undifferentiated; (1) reniform.
 12. **Tegmen process:**
(0) absent; (1) present.
 13. **Epitympanic recess:**
(0) small; (1) large and deeply excavating the epitympanic recess.
 14. **Commissura suprafacialis (Sagne, 2001):**
(0) thick; (1) thin or absent.
 15. **Pseudotympanic foramen:**
(0) absent; (1) present.
 16. **Epitympanic wing:**
(0) absent; (1) present.
 17. **Mastoid apophysis (Novacek and Wyss, 1987):**
(0) developed; (1) reduced or absent; (2) squared mastoid apophysis.
Following Novacek and Wyss (1987) this character was coded with a new state in sirenian, in order to reflect the uniqueness of their morphology and to minimize phylogenetic hypotheses.
 18. **Processus fonticulus:**
(0) absent; (1) present.
 19. **Pachyosteosclerosis of the mastoid apophysis:**
(0) absent, the mastoid being filled with cancellous cells; (1) present.
 20. **Crista falciformis:**
(0) thin; (1) thick, widely separating the acoustic foramina.

- 21. Subarcuate fossa:**
(0) absent or reduced; (1) deep.
- 22. Shape of the cochlear spiral:**
(0) planispiral, cochlear aspect ratio not exceeding 0.65; (1) conical, cochlear aspect ratio nearly equals or exceeds 0.70.
- 23. Volume of the cochlear canal with respect to that of the bony vestibule:**
(0) smaller; (1) as large or larger.
- 24. Secondary common crus:**
(0) absent; (1) present.
- 25. Semicircular canals size:**
(0) unequal; (1) roughly similar.
- 26. Radius of the lateral canal:**
(0) the lateral canal is smaller than the anterior and/or the posterior canal; (1) the lateral canal is larger than the anterior and the posterior canal.
- 27. Shape of the cross-section of the anterior and posterior semicircular canal:**
(0) flattened; (1) circular.

Character matrix:

	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
<i>Kulbeckia</i>	?	0	?	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>Phenacodus</i>	?	0	?	0	?	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Meniscotherium</i>	?	0	?	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hyopsodus</i>	?	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Pleuraspidotherium</i>	?	0	?	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	1	1	1	?	?	?	?	?
<i>Arctocyon</i>	?	0	?	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	1	?	?	1	?	?	?
<i>Orycteropus</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Megalohyrax</i>	1,2	0	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Procavia</i>	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Arsinoitherium</i>	?	0,1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phosphatherium</i>	?	0	?	0	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	-	?	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>Numidotherium</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	?	0	1	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	?	1	0	?	?
<i>Moeritherium</i>	?	1	0	1	1	0	?	0	0	?	0	1	?	?	?	0	1	-	0	0	0	1	?	?	?	?	?
<i>Elephantoidea</i>	1	1	0	1	0,1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0,1	1	1	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>CBI-1-542</i>	?	?	1	?	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	-	0	0	?	1	1	1	1	1	1
<i>Prorastomus</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Eosiren</i>	0	0	?	1	?	0	0	0	?	1	0	1	0	?	1	2	1	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eotheroides</i>	0	0	?	1	?	0	?	0	0	1	1	0	1	?	?	1	2	0	?	1	0	?	?	?	?	?	?
<i>Protosirenidae indet.</i>	?	?	?	1	?	0	0	0	?	1	0	?	1	-	1	2	0	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protosiren</i>	0	0	?	1	?	0	0	0	0	1	1	0	1	1	-	1	2	0,1	?	1	0	?	?	?	?	?	?
<i>Dugong</i>	0	0	1	1	?	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	1	1	0	0	?	0	1	0	1
<i>Trichechus</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	-	1	2	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1

References

- Abel O (1913) Die eocänen Sirenen der Mittelmeerregion. Erster Teil: Der Schädel von *Eotherium aegyptiacum*. *Palaeontographica*, 59: 289-360.
- Benoit J, Orliac M, Tabuce R (2013) The petrosal of *Chambius* (Macroscelidea Afrotheria) from the Eocene of Djebel Chambi (Tunisia). *Journal of Systematic Paleontology*, DOI:10.1080/14772019.2012.713400.
- Cifelli RL (1982) The petrosal structure of *Hyopsodus* with respect to that of some other ungulates and its phylogenetic implications. *Journal of Paleontology*, 56: 795-805.
- Court N (1990) Periotic anatomy of *Arsinoitherium* (Mammalia Embrithopoda) and its phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10: 170-182.
- Court N (1992) Cochlea anatomy of *Numidotherium koholense*: Auditory acuity in the oldest known proboscideans. *Lethaia*, 25: 211-215.
- Court N (1994) The periotic of *Moeritherium* (Mammalia Proboscidea): homology or homoplasy in the ear region of Tethytheria McKenna 1975. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 112: 13-28.
- Court N, Jaeger J-J (1991) Anatomy of the periotic bone in *Numidotherium koholense*, an example of parallel evolution in the inner ear of tethytheres. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences II*, 312: 559-565.
- Domning DP, Morgan GS, Ray CE (1982) North American Eocene sea cows (Mammalia Sirenia). *Smithsonian Contribution to Paleobiology*, 52: 1-69.
- Ekdale EG (2009) Variation within the bony labyrinth of mammals. PhD dissertation. University of Texas, Austin, USA.

- Ekdale EG (2011) Morphological variation in the ear region of Pleistocene Elephantimorpha (Mammalia Proboscidea) from central Texas. *Journal of Morphology*, 272: 452-464.
- Ekdale EG, Archibald JD, Averianov AO (2004) Petrosal bones of placental mammals from the Late Cretaceous Uzbekistan. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49: 161-176.
- Ekdale EG, Timothy R (2011) Morphology and Variation within the Bony Labyrinth of Zhelestids (Mammalia, Eutheria) and Other Therian Mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31: 658-675.
- Gazin CL (1965) A study of the early Tertiary condylarthran mammal *Meniscotherium*. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 149: 1-98.
- Gazin CL (1968) A Study of the Eocene Condylarthran Mammal *Hyopsodus* *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 153: 1-90.
- Gheerbrant E, Sudre J, Tassy P, Amaghaz M, Bouya B, et al. (2005) New data on *Phosphatherium escuilliei* (Mammalia Proboscidea) from the early Eocene of Morocco and its impact on the phylogeny of Proboscidea and lophodont ungulates (translated from French). *Geodiversitas*, 27: 239-333.
- Gingerich PD, Domning DP, Blane CE, Uhen MD (1994) Cranial morphology of *Protosiren fraasi* (Mammalia, Sirenia) from the middle Eocene of Egypt: a new study using computed tomography. *Contributions from the Museum of Paleontology of the University of Michigan*, 29: 41-67.
- Ladevèze S, Missiaen P, Smith T (2010) First skull of *Orthaspidotherium edwardsi* (Mammalia, "Condylarthra") from the late Paleocene of Berru (France) and phylogenetic affinities of the enigmatic European family Pleuraspidotheriidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30: 1559-1578.

- Russell DE (1964) Les mammifères paléocènes d'Europe. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle C, 8: 1-324.
- Sagne C (2001) La diversification des siréniens à l'Eocène (Sirenia Mammalia): étude morphologique et analyse phylogénétique du sirénien de Taulanne *Halitherium taulannense*. PhD dissertation, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
- Samonds KE, Zalmout IS, Irwin MT, Krause DW, Rogers RR, et al. (2009) *Eotheroides lambondrano*, new Middle Eocene seacow (Mammalia, Sirenia) from the Mahajanga Basin, Northwestern Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology, 29: 1233-1243.
- Sickenberg O (1934) Beiträge zur Kenntnis tertiäre Sirenen. Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, 63: 1-352.
- Swofford DL (2002) PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Thewissen JGM, Simons EL (2001) Skull of *Megalohyrax eocaenus* (Hyracoidea, Mammalia) from the Oligocene of Egypt. Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, 21: 98-106.
- Williamson TE, Lucas SG (1992) *Meniscotherium* (Mammalia, "Condylarthra") from the Paleocene - Eocene of Western North America. Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science, 1: 1-54.
- Zalmout IS (2008) Late Eocene Sea Cows (Mammalia, Sirenia) from Wadi Al Hitan in the Fayum Basin (Egypt). PhD dissertation, University of Michigan, Ann Arbor, USA.

Annexe 4.2 (Voir Chapitre 4.B)

Ray tooth description.

Torpediniformes Compagno, 1973

?*Narcine* sp.

Description: This tooth measures 3 mm in width and its root is partially preserved. The crown is laterally elongated and cuspidate, having probably belonged to an antero-lateral file. Labial and lingual ornamentations lack on the totally of the enameloid surface of crown. Only streaks of wear are noticed on oral and labial views (Fig. 1D, E). Labial face is slightly convexe from the apex of the short cusp to the labial visor that largely overlaps the root-crown boundary in profile (Fig. 1C). The labial visor marks a transversal rounded bulge, visible in basal view (Fig. 1D). The transversal crest between lingual and labial face is not sharp but distinct in lingual view (Fig. 1A). Lingual face is strait and its basal edge is sinuous in lingual view. The root is high with flattened lobes separated by a broad groove. Other features are unobservable due to the wrong state of preservation, especially the singular orientation of nutritive foramen in Torpediniformes.

Discussion: Cappetta (1988) largely figured teeth of all the extant genera of Torpediniformes. The tooth morphology (with the presence a large flattened labial face) reminds that one can preferentially observe in some species of *Narcine* compared to *Torpedo* for instance, even if such distinction must be considered with care considering the wrong state of preservation of the unique tooth. This fossil resembles in some aspect to the material reported by Cappetta as *Narcine* sp. from the late Ypresian of Ouled Abdoun, Morocco (Cappetta, 1988). This new occurrence confirms the large Tethysian distribution of

Narcinidae (currently limited to tropical western Atlantic and Pacific areas) during the Early Eocene (Cappetta, 1988).

Cappetta H (1988) Les Torpédiniformes (Neoselachii, Batomorphii) des Phosphates du Maroc. Observation sur la denture des genres actuels. Tertiary Research, 10: 21-52.

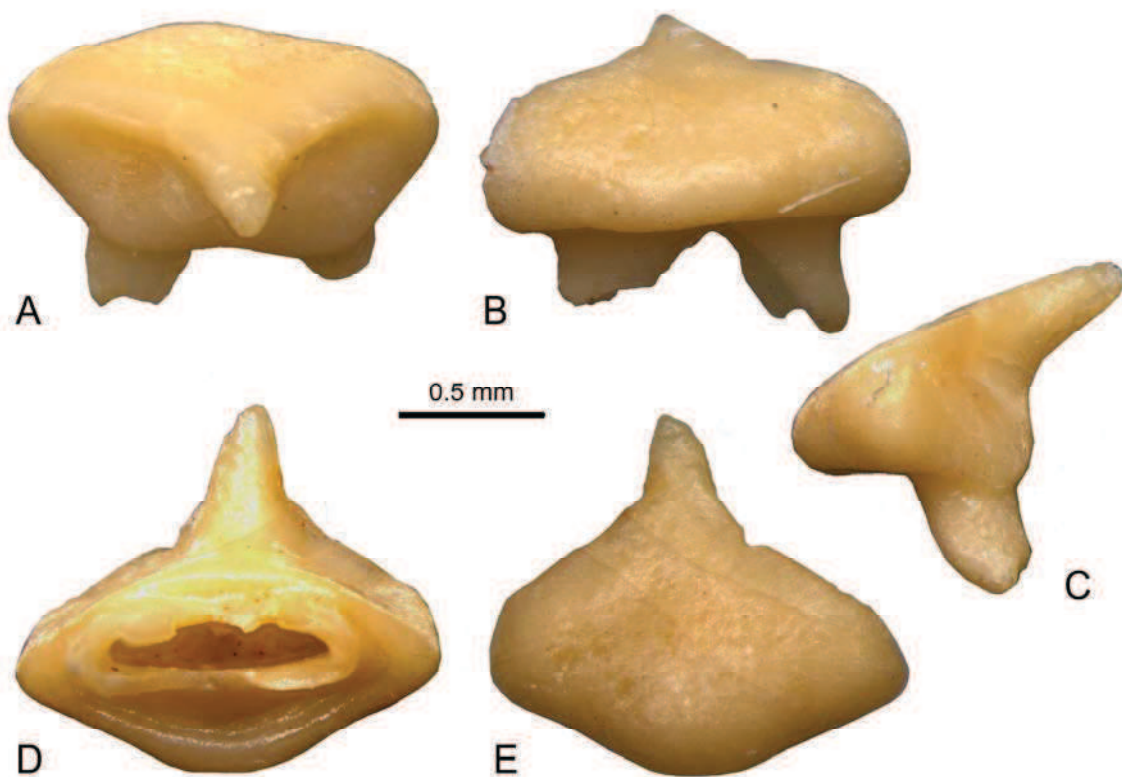
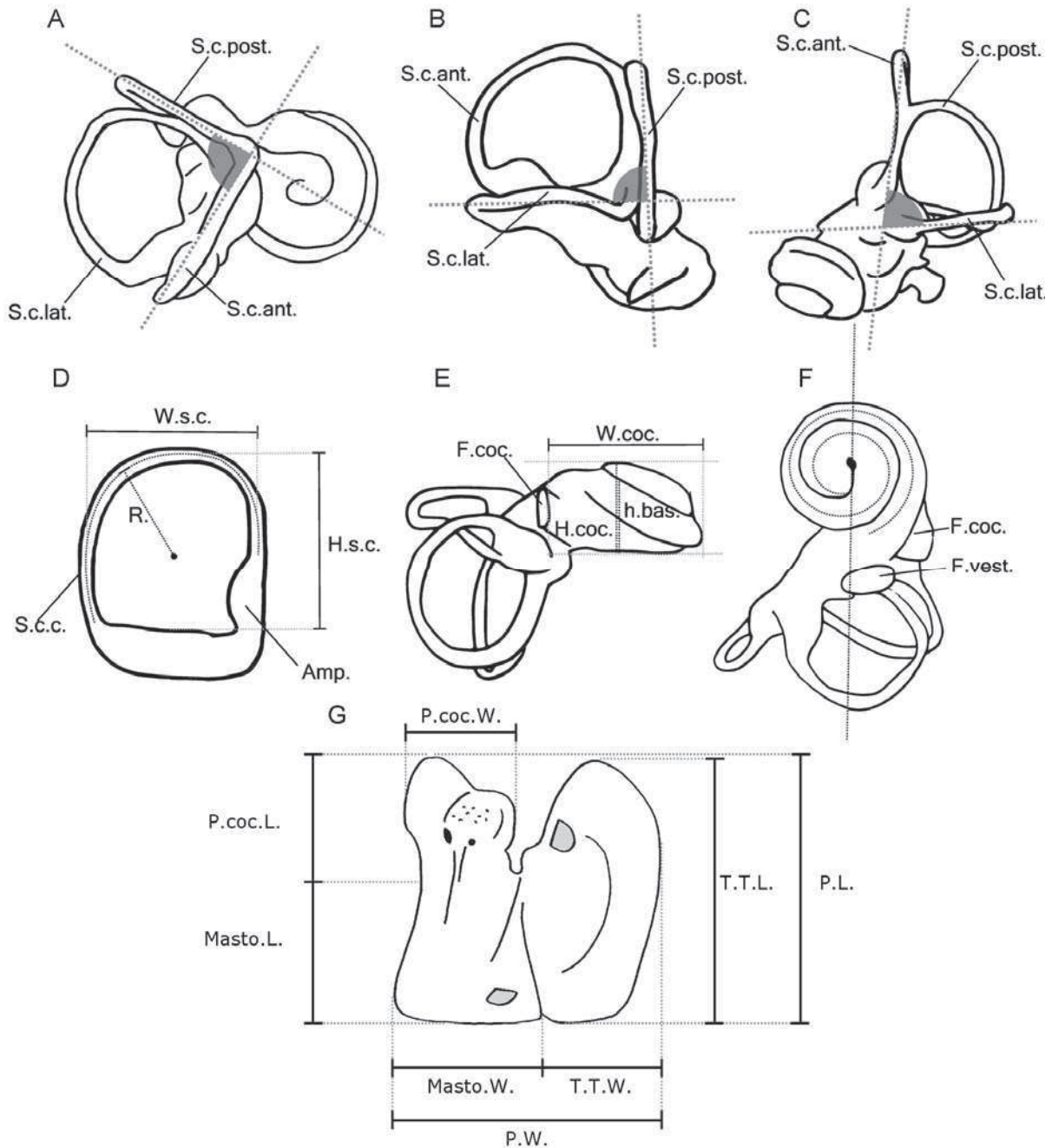


Figure 1. ?*Narcine* sp. CB1-561 A. lingual view, B. labial view, C. profile, D. basal view and E. oral view.

Annexe 4.3 (Voir Chapitre 4.B)

Measurement protocol



A. Angle between the posterior and anterior semicircular canals. B. Angle between the posterior and lateral semicircular canals. C. Angle between the lateral and anterior semicircular canals. D. Measurements of the width, height and radius of semicircular canals. E.

Measurements of the height and width of the cochlear canal. The height of the basal turn was measured as the height of the first turn of the cochlear canal at the level of the greatest height of the cochlear canal. F. Coiling of the cochlear canal. The cochlear aspect ratio corresponds to the quotient between the width and the height of the cochlear canal in profile. The arc radius of a canal is half the average of the height and width of the arc. The height of a semicircular canal was measured as the greatest distance from the wall of the bony vestibule to the centre of the lumen of the canal. The width of a semicircular canal was taken perpendicular to the respective heights, and measured from the centres of the lumina of the opposing limbs. Legend. Amp.: Ampulla; F.coc.: Fenestra cochleae; F.vest.: Fenestra vestibuli; H.coc.: Height of the cochlear canal; h.bas.: Height of the basal turn of the cochlear canal; H.s.c.: Height of the semicircular canal; Masto.L.: Length of the mastoid apophysis; Masto.W.: Width of the mastoid apophysis; P.coc.L.: Length of the pars cochlearis; P.coc.W.: Width of the pars cochlearis; P.L.: petrosal length; P.W.: Petrosal width; R.: Radius of the semicircular canal; S.c.ant.: Anterior semicircular canal; S.c.c.: semicircular canal; S.c.lat.: Lateral semicircular canal; S.c.post.: Posterior semicircular canal; T.T.L.: tegmen tympani length; T.T.W.: tegmen tympani width; W.coc.: Width of the cochlear canal; W.s.c.: Width of the semicircular canal.

Annexe 4.4 (Voir Chapitre 4.C)

Details of the cladistic analysis.

List of characters:

1. **Hypoglossal foramen (Court, 1992b):**
(0) absent, fused to the posterior lacerate foramen; (1) present.
2. **Paroccipital process (Court, 1992b):**
(0) reduced; (1) developed.
3. **Foramen ovale (Court, 1992b):**
(0) absent, fused to the medium lacerate foramen; (1) present.
4. **Postglenoid foramen or ventral foramen for the temporal canal (after Gheerdrant et al., 2005b):**
(0) absent; (1) present.
5. **Location of the external auditory meatus (Court, 1992b):**
(0) on the ventral margin of the squamosal; (1) deep into the squamosal.
6. **Posttympanic process and postglenoid process of the squamosal (Gheerbrant et al., 2005b):**
(0) unfused; (1) fused ventrally.
7. **Epitympanic sinus of the squamosal (coded after Van der Klaauw (1931)):**
(0) absent; (1) present.
8. **Epitympanic sinus of the exoccipital:**
(0) absent; (1) present.
9. **Ossification of the bulla:**
(0) annular (ectotympanic only); (1) fully ossified (ectotympanic + entotympanic); (2) petrosal contribution to the bulla (Fischer, 1989a).
10. **Petrosal pachyosteosclerosis (Benoit et al., 2013c):**
(0) absent; (1) present.
11. **Course of the carotid artery (Wible, 1986):**
(0) lateral (transpromontory sulcus present); (1) medial (transpromontory sulcus absent).
12. **Stapedial sulcus (Thewissen and Domning, 1992):**
(0) absent; (1) present.
13. **Shape of the tegmen tympani in ventral view (Benoit et al., 2013c):**
(0) other shape; (1) kidney shaped.

- 14. Tegmen process:**
(0) absent; (1) present, forms a large squared process.
- 15. Shape of the fenestra vestibuli:**
(0) oval (stapedial ratio >1.7); (1) round (stapedial ratio <1.7).
- 16. Fusion of the cochlear canaliculus and the fenestra cochleae (Court, 1990):**
(0) absent, foramina separated by the processus recessus; (1) present, processus recessus absent.
- 17. Point of entry of channel of the cochlear canaliculus and the fenestra cochleae into the scala tympani:**
(0) distant from one another; (1) close to one another.
- 18. Hiatus Fallopii:**
(0) forms a discrete foramen within the petrosal; (1) forms a notch (Fallopian notch).
- 19. Prootic sinus:**
(0) absent, (1) present.
- 20. Crista falciformis:**
(0) thick; (1) thin.
- 21. Mastoid apophysis (Benoit et al., 2013c):**
(0) developed; (1) reduced; (2) sirenian state (see Novacek and Wyss, 1987).
- 22. Occipital fenestra (coded after Novacek and Wyss, 1987):**
absent or small mastoid foramen present (0), present and large (1).
- 23. Subarcuate fossa:**
(0) deep; (1) shallow.
- 24. Morphology of the cochlear canal:**
(0) planispiral (cochlear ratio < 0.6); (1) conical (cochlear ratio > 0.6).
- 25. Relative volume of the cochlear canal:**
(0) >40%; (1) approximates 30%.
- 26. Secondary bony lamina:**
(0) absent; (1) present.
- 27. Secondary common crus:**
(0) absent; (1) present.
- 28. Position of the lateral canal with respect to the posterior canal:**
(0) high, the lateral canal crossing the space defined by the posterior canal; (1) low, the posterior limb of the lateral canal running along the ampullar limb of the posterior canal.
- 29. Mean of the angles between the plane of semicircular canals:**

(0) acute, mean angle $<85^\circ$; (1) nearly right, mean angle $>85^\circ$.

30. Shape of the posterior semicircular canal:

(0) rounded; (1) oval.

31. Semicircular canals radii:

(0) different, the anterior and/or posterior canal is the larger; (1) nearly equal.

32. Semicircular canals aspects:

(0) slender; (1) stocky.

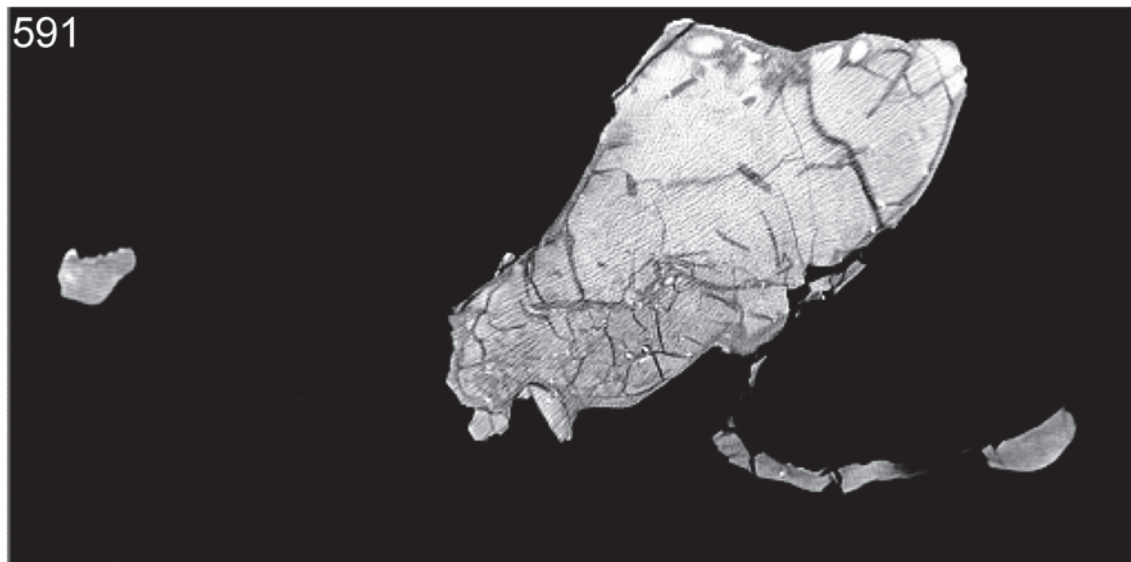
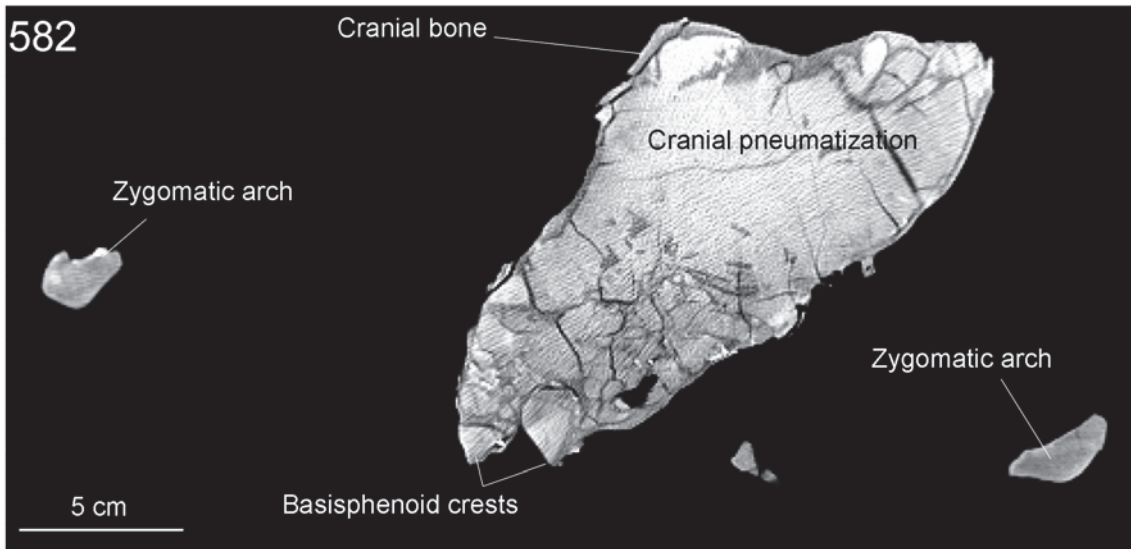
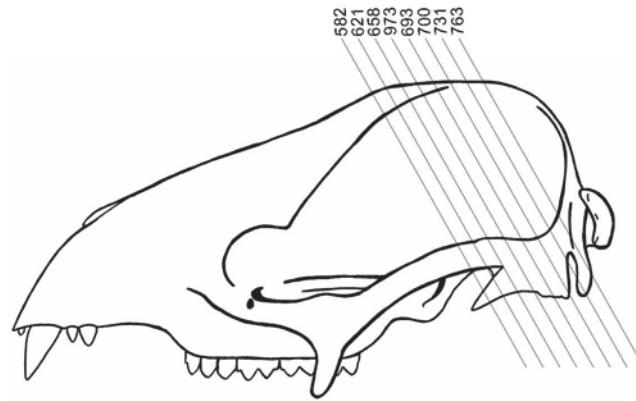
33. Shape of the crural limbs of the vertical canals:

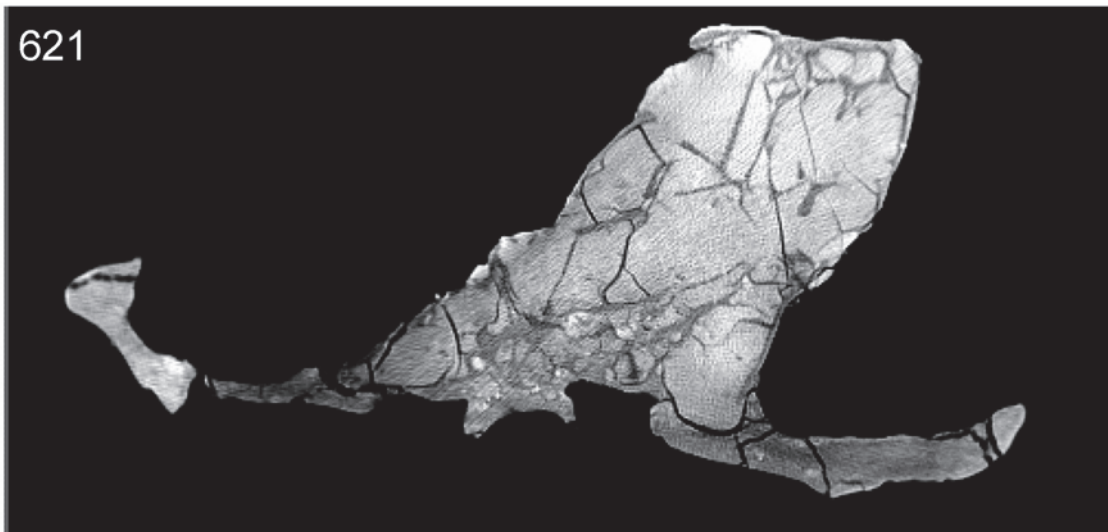
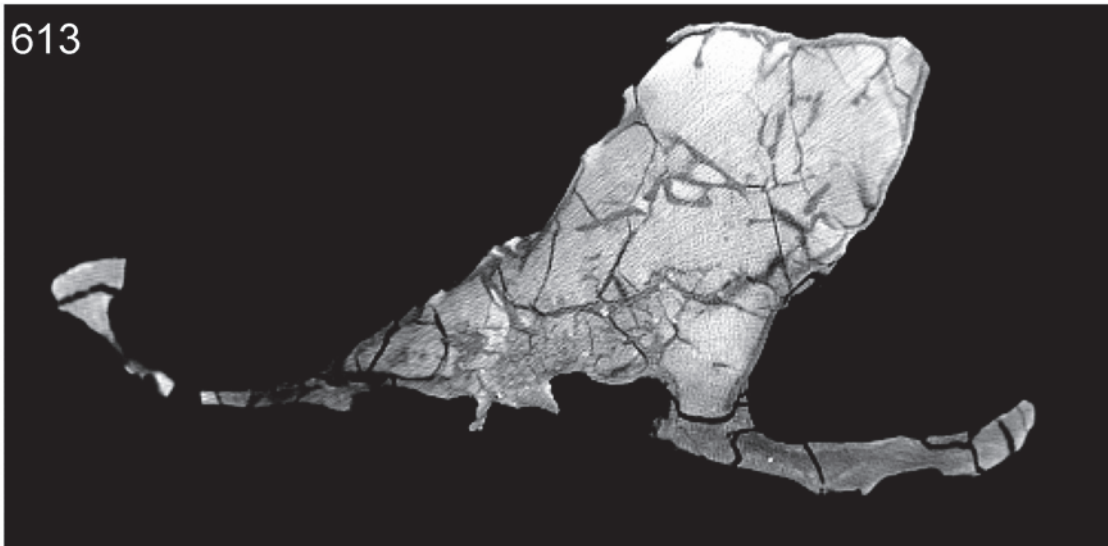
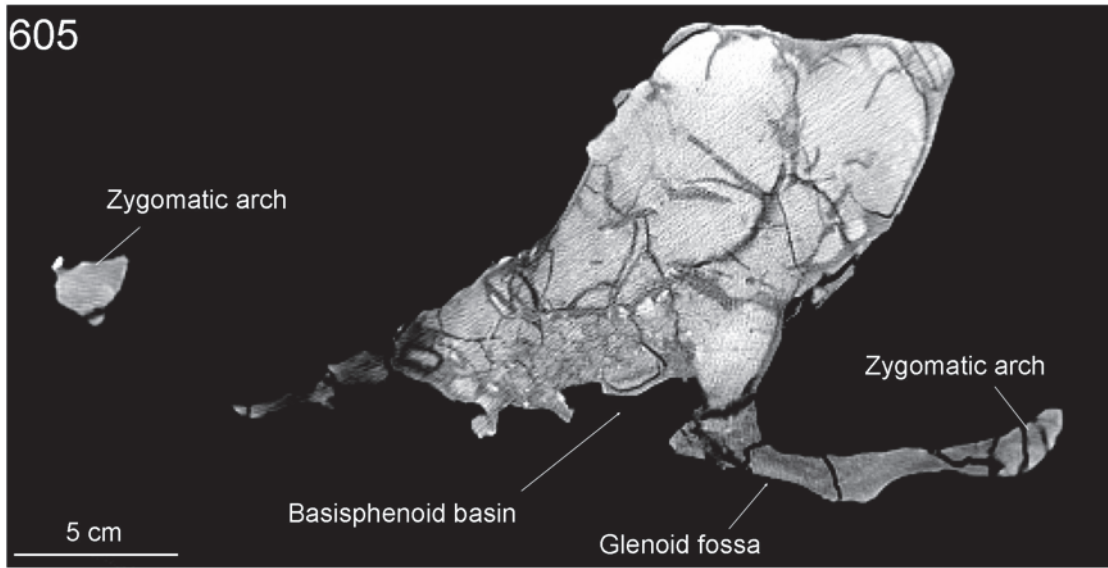
(0) cylindrical; (1) flattened.

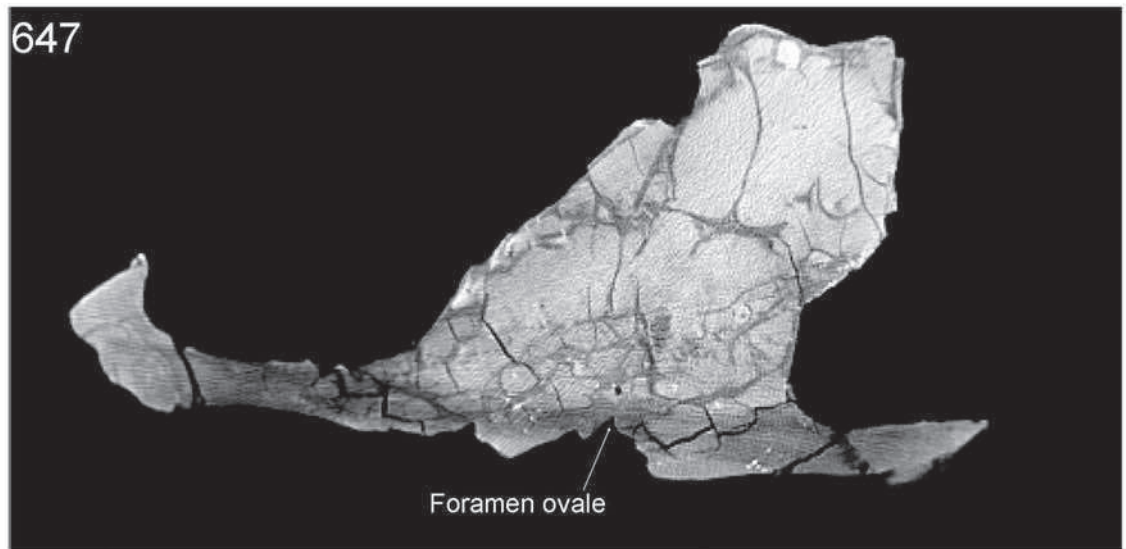
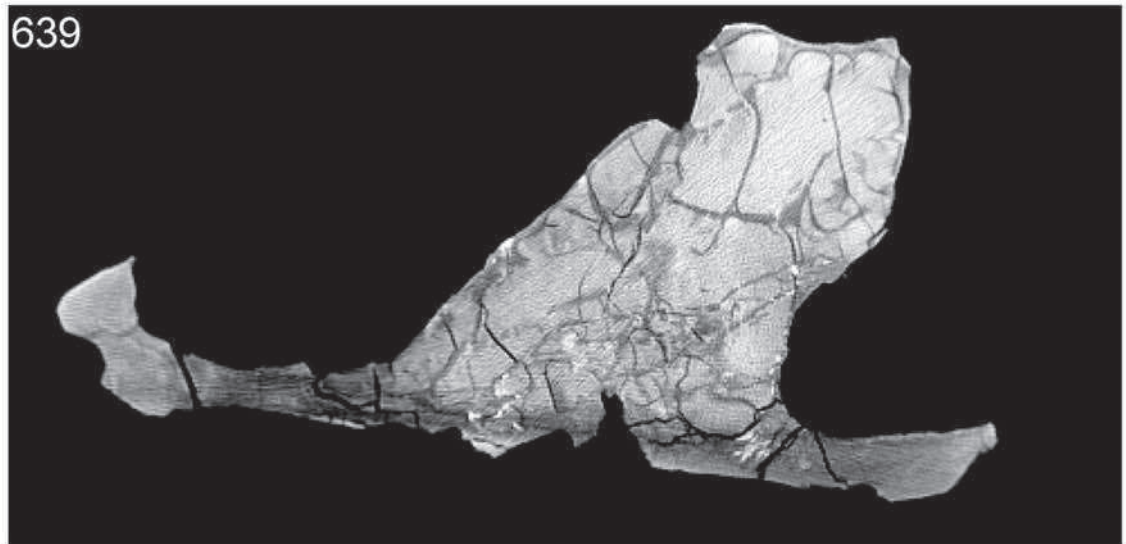
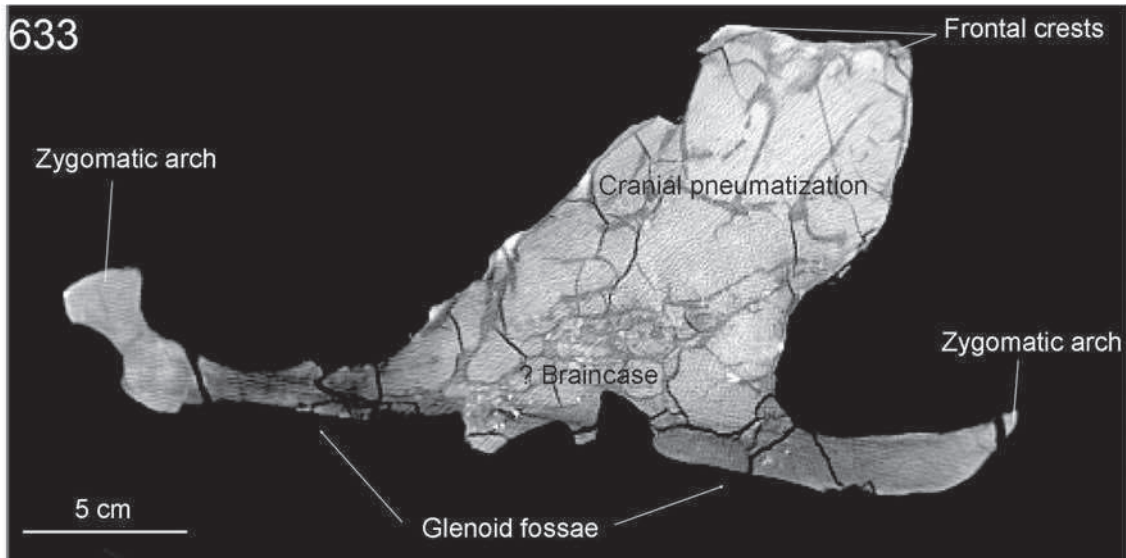
Character matrix:

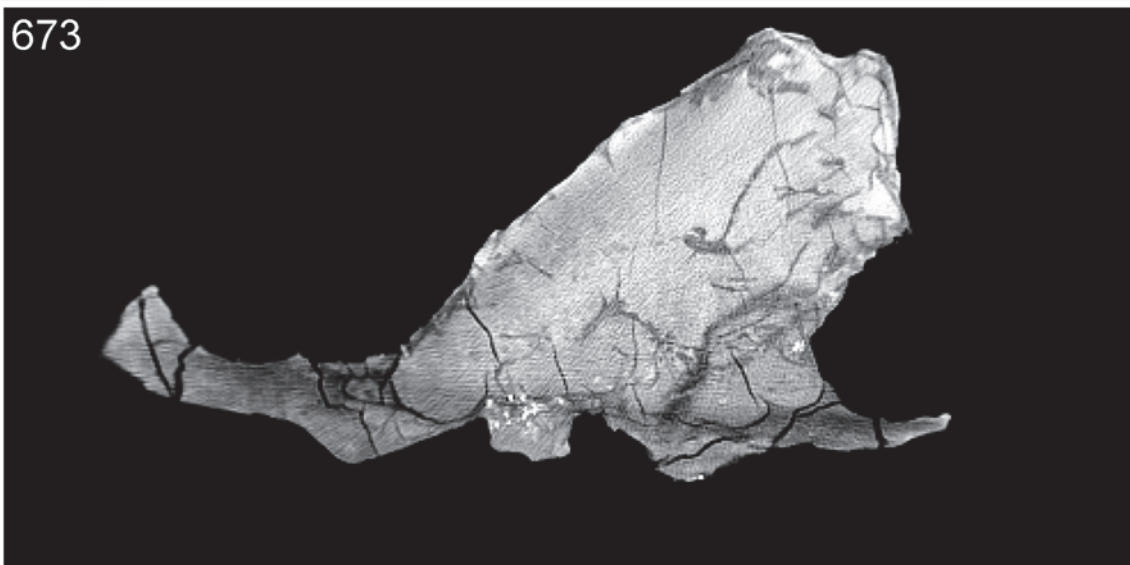
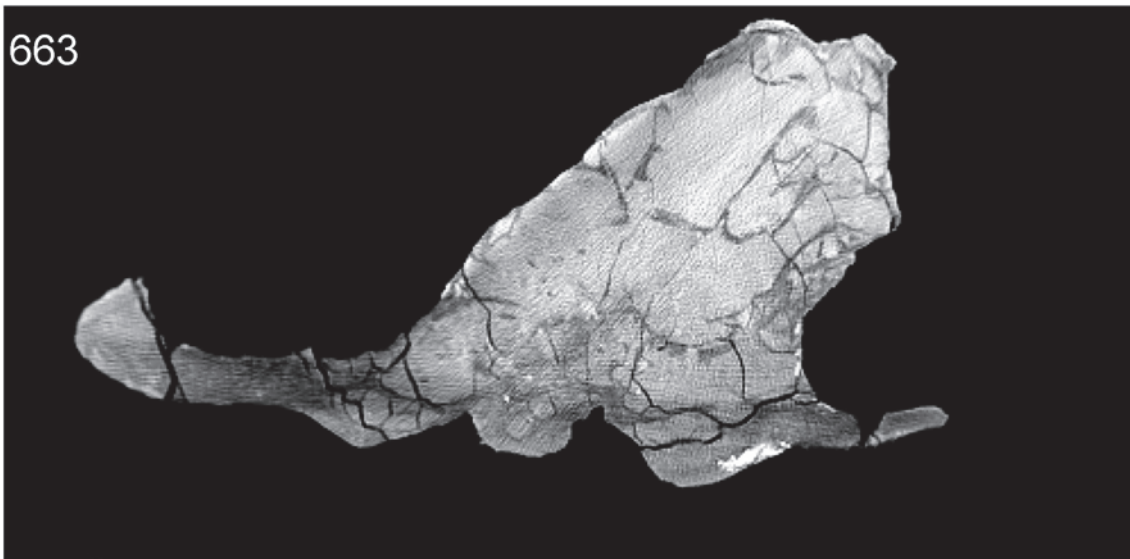
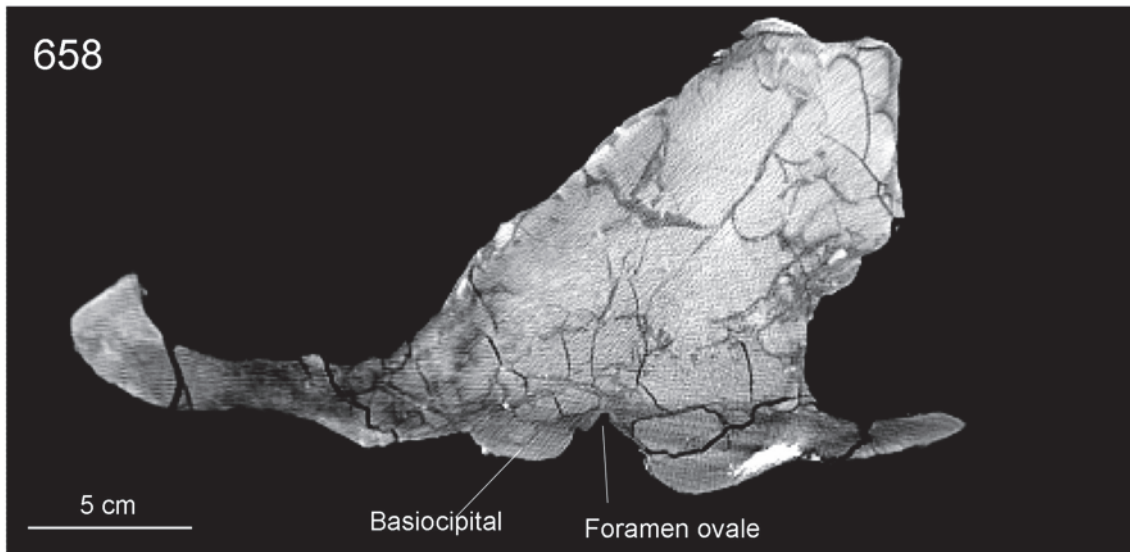
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Marsupialia	1	1	1	1	0	-	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Zalambdalestes</i>	1	1	1	1	0	-	0	0	?	?	1	1	0	0	0	0	?
<i>Chambius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	-	0
<i>Orycteropus</i>	1	0	1	0	0	-	1	0	0	0	0	1	-	-	1	-	0
<i>Procavia</i>	1	1	1	0	0	-	1	0	2	0	1	0	0	0	0	-	0
<i>Arsinoitherium</i>	0	0	0	1	1	0,1	1	0	?	0	1	0	0	1	1	1	?
<i>Desmostylus</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?
Chambi sirenian	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	1	0	0	0	?
<i>Prorastomus</i>	1	1	1	0	0	-	0	0	?	1	1	0	1	1	1	0	1
Extant sirenians	0,1	1	0	0	0	-	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1
Phosphatherium	1	0	1	1	0	0	?	?	?	0	1	0	?	?	?	0	?
Numidotherium	0	0	1	?	1	0	?	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1
Moeritherium	0	1	0	1	1	1	?	1	?	?	1	0	?	?	?	1	?
Elephantimorpha	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0,1	1	1
	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	
Marsupialia	0	1	0	0	0	0	0,1	0	1	1	-	1	0	0	0	0	
<i>Zalambdalestes</i>	0	1	0	0	0	0	0	?	1	1	-	1	0	0	0	0	
<i>Chambius</i>	0	0	0	0	?	0	1	0	1	1	-	1	0	0	0	0	
<i>Orycteropus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	-	0	1	0	0	0	
<i>Procavia</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	
<i>Arsinoitherium</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	
<i>Desmostylus</i>	?	?	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Chambi sirenian	0	0	0	1	?	?	1	0	0	1	-	0	0	1	0	0	
<i>Prorastomus</i>	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	
Extant sirenians	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	1	0,1	0	1	0	0	
Phosphatherium	0	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Numidotherium	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	-	0	?	0	0	0	
Moeritherium	?	?	1	1	0	1	1	?	0	0	1	?	?	?	1	?	
Elephantimorpha	0,1	0	1	1	0	1	0	0,1	0	0	1	0	0	0	1	1	

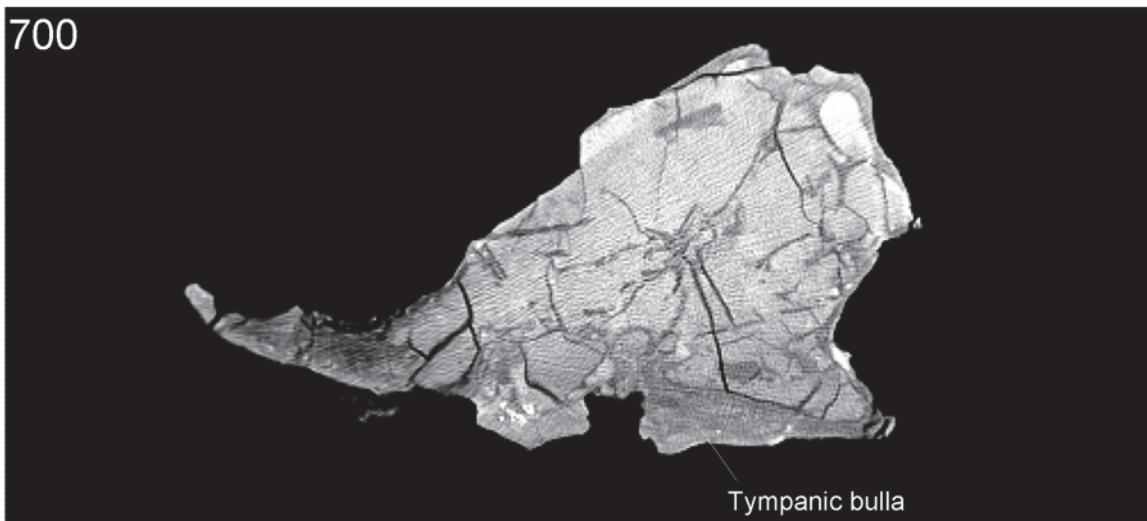
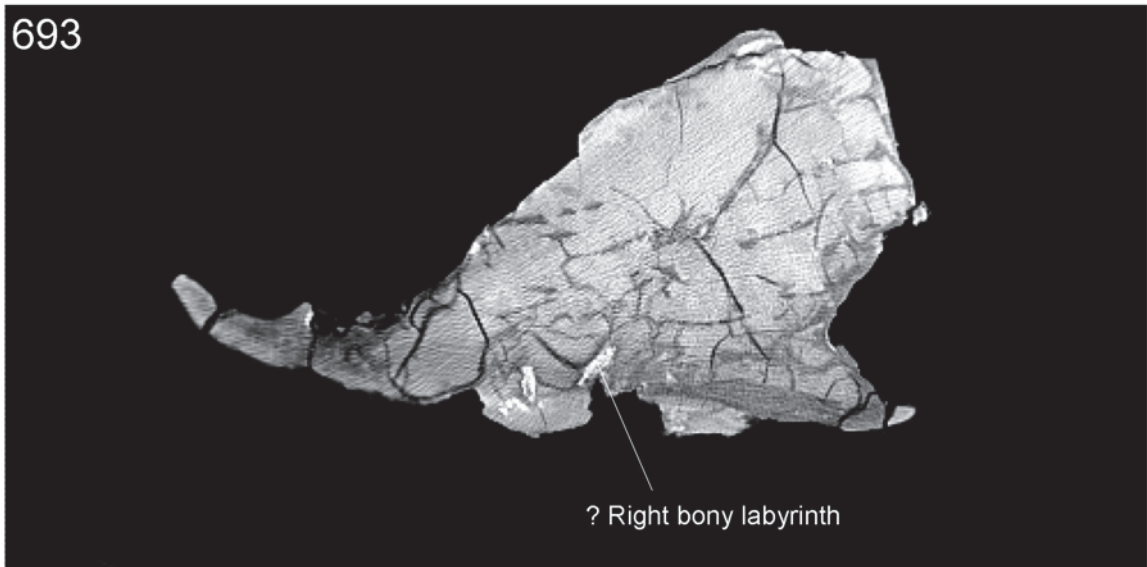
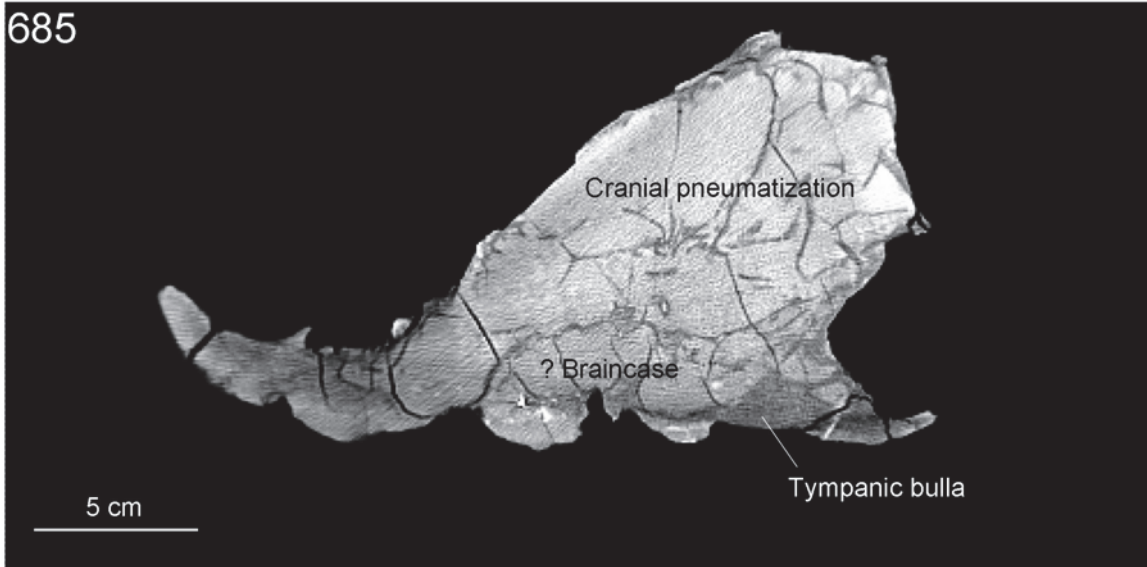
Annexe 4.5 (Voir Chapitre 4.C)



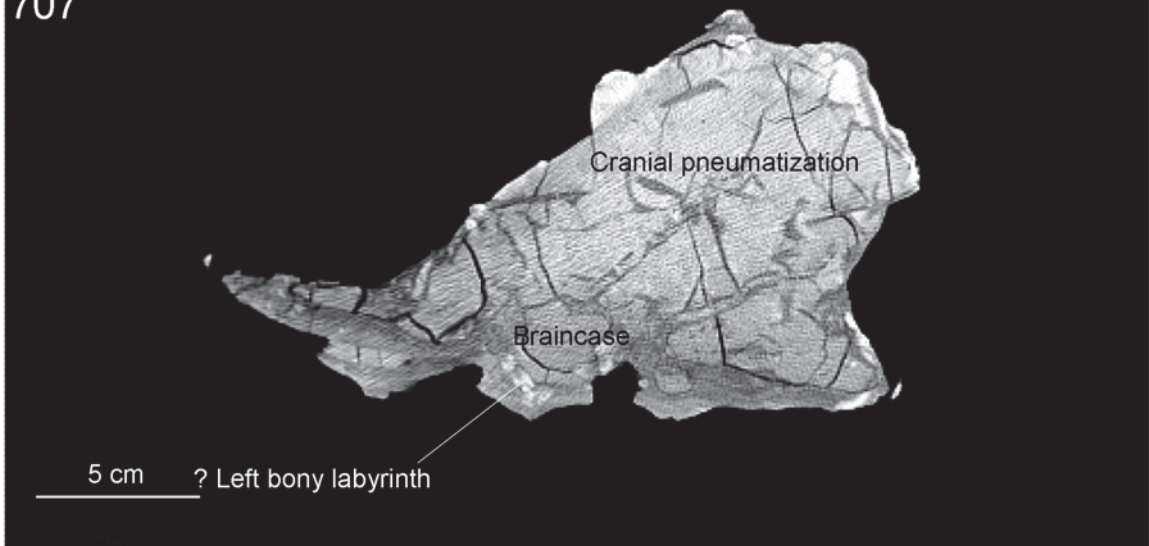




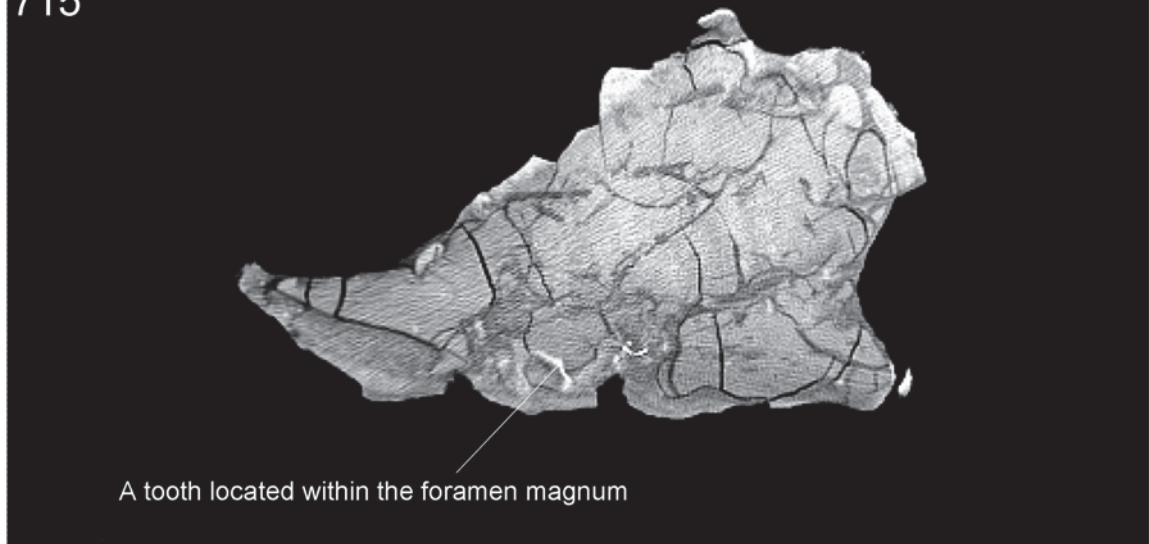




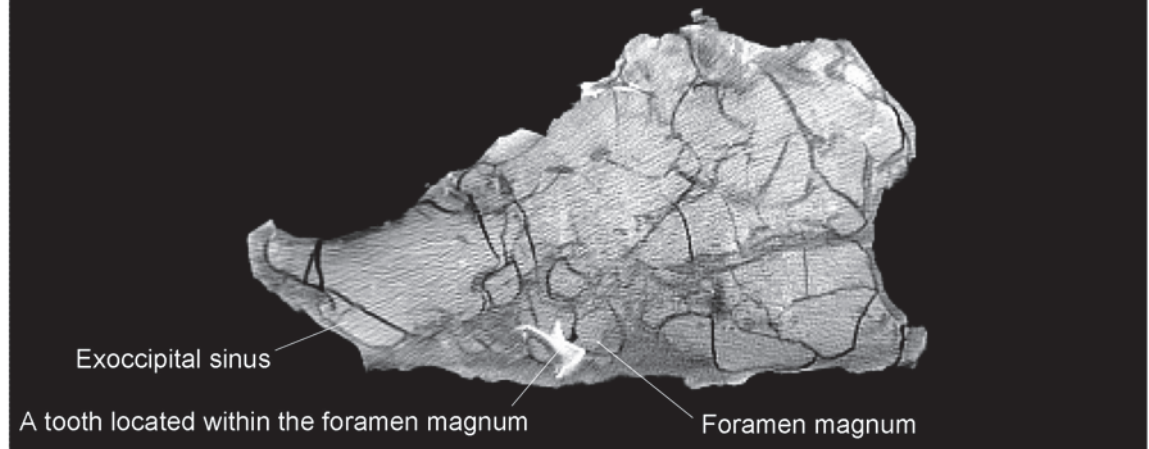
707

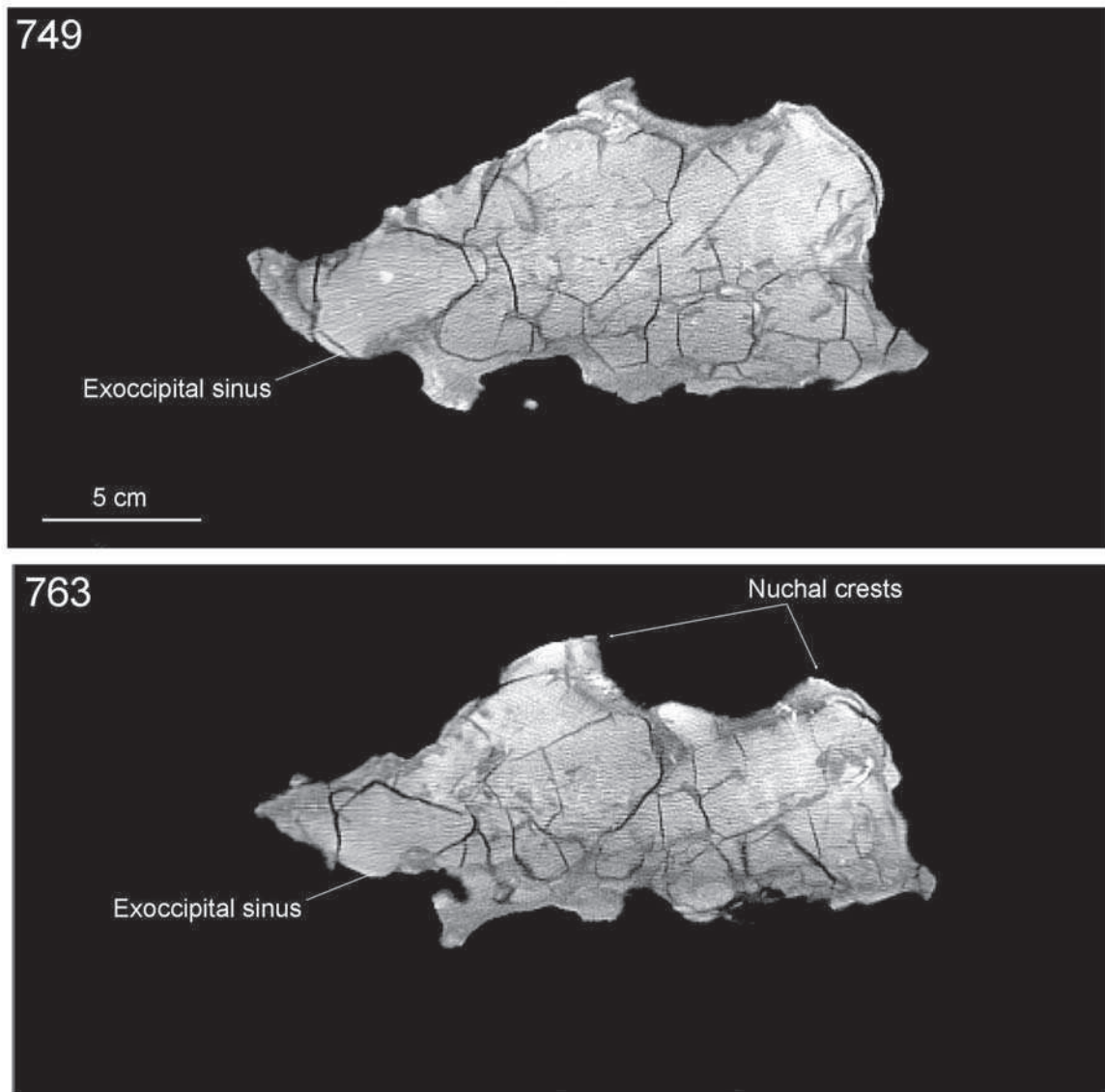


715



731





CT slides of *Numidotherium koholense* (UOK5). Drawing of the skull is a composite reconstruction mainly based on UOK 5 and UOK 6. UOK 5 has been crushed by diagenesis but many features of the skull can be observed on CT images. The main feature of the internal morphology is the extensive pneumatisation of cranial bones. These bones display many cavities which are separated by many thin bony septa. The braincase seems to have been crushed under the weight of sediments, but the point of entry of the spinal cord (foramen magnum) is highlighted on CT scans because an isolated numidothere's tooth has been stuck within.

Annexe 5.1. (Voir Chapitre 5.B)

List of specimens.

Order	Genus	Species	Specimens available	Endocast	Voxel size (µm)	Bibliography and figurations of brain (not endocast)
Macroscelididae						
	<i>Rhynchocyon</i>	<i>cirnei</i>	MNHN 1897-622; MNHN 1897-624; MNHN 1891-265	scans	36,7	Peters, 1852; Owen, 1868; Bauchot and Stephan, 1967
	<i>Rhynchocyon</i>	<i>petersi</i>	ZMB 84895	scan	50	NA
	<i>Rhynchocyon</i>	<i>chrysopygus</i>	ZMB 10925	scan	50	NA
	<i>Rhynchocyon</i>	<i>udzugwensis</i>	NA	NA	NA	Kaufman et al., 2013
	<i>Petrodromus</i>	<i>tetradactylus</i>	MNHN 1973-49; MNHN 1881-1574	scans	36,7	Peters, 1852
	<i>Macroscelides</i>	<i>proboscideus</i>	MNHN 555	scan	50	Elliot Smith, 1902b; Le Gros Clark, 1928, 1932
	<i>Elephantulus</i>	<i>rozeti</i>	UM2 N-227; MNHN 1986-1056; MNHN 1986-1054; MNHN 1913A-441; MNHN 1913-441C	scans	36,7	NA
	<i>Elephantulus</i>	<i>rupestris</i>	MNHN 2006-552	scan	36,7	NA
	<i>Elephantulus</i>	<i>rufescens</i>	ZMB 75300	scan	16	NA
	<i>Elephantulus</i>	<i>brachyrhynchus</i>	ZMB 80086	scan	16	NA
	<i>Elephantulus</i>	<i>revoili</i>	ZMB 80069	scan	17.7	NA
	<i>Elephantulus</i>	<i>myurus</i>	NA	NA	NA	Le Gros Clark, 1928, 1932
Tenrecoidea						
	<i>Potamogale</i>	<i>velox</i>	MNHN 1898-1576; MNHN 1947-866; MNHN 1947-864	scans	36,7	Bauchot et Stephan, 1967, 1970
	<i>Tenrec</i>	<i>eucaudatus</i>	UM2 N-439	scan	36,7	Elliot Smith, 1902a; Le Gros Clark, 1932; Bauchot and Stephan, 1967, 1970
	<i>Chrysochloris</i>	<i>asiatica</i>	MNHN 1962-2583; MNHN A7024	scans	36,7	Stephan and Bauchot, 1960
Tubulidentata						
	<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MNHN CG-1913-431; MNHN 1951-435; MHN-aix VE-2012-22-2,1	scans and artificial cast	450; 283,2	Elliot Smith, 1899, 1902a; Sonntag and Woollard, 1925; Friant, 1960
	<i>Amphiorhycteropus</i>	<i>depereti</i>	Rs555	scan	70	NA
Bybimalagasia						
	<i>Plesiorycteropus</i>	<i>germainpetterae</i>	MNHN MAD327	scan	71,5	NA
	<i>Plesiorycteropus</i>	<i>madagascariensis</i>	MNHN MAD 328	scan	79,5	NA
Hyracoidea						
	<i>Procavia</i>	<i>capensis</i>	UM2 N-76; UM2 N365	scans	36,7	Elliot Smith, 1902a; Edinger, 1948; Friant, 1954, 1957; Fischer, 1992
	<i>Dendrohyrax</i>	<i>arboreus</i>	NA	NA	NA	Friant, 1957
	<i>Heterohyrax</i>	<i>brucei</i>	MNHN 1972-428	scan	36,7	Fischer, 1992
	<i>Saghatherium</i>	<i>antiquum</i>	SMNS 12621	scan	135,4	NA
	<i>Seggeurius</i>	<i>amourensis</i>	UOK-210	scan	36,7	NA
Tethytheria						
	<i>Loxodonta</i>	<i>africana</i>	NA	NA	NA	Friant 1957; Cozzi et al., 2001
	<i>Elephas</i>	<i>maximus</i>	NA	NA	NA	Elliot Smith, 1902a; Shoshani et al., 2006
	<i>Dugong</i>	<i>dugon</i>	NA	NA	NA	Pirlot and Kamiya, 1985
	<i>Trichechus</i>	<i>manatus</i>	NA	NA	NA	Elliot Smith, 1902a; Ronald et al. 1978; Reep and O'Shea, 1990;
	<i>Trichechus</i>	<i>ininguis</i>	NA	NA	NA	Friant 1954a; 1957
	<i>Prorastomus</i>	<i>sirenoides</i>	BMNH 44897	scan	79	NA

We sampled material from collections of the Museum National d'Histoire Naturelle in Paris (MNHN), the Université de Montpellier II -Sciences et Technique du Languedoc- (UM2), the Museum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence (MHN-Aix) and the Museum für Naturkunde in Berlin (ZMB). Most samples were scanned at the Montpellier Rio Imaging (MRI) station with *Skyscan 1076* Micro-CT and the Helmholtz Zentrum (Berlin, Germany). Skulls of extant aardvarks were scanned at the Centre Hospitalier Universitaire (CHU) Lapeyronie (Montpellier, France) using MultiDetector CT scanner General Electric Lightspeed VCT and at the Clinique du Parc (Castelnau-le-Lez, France) using MultiDetector CT scanner Somatom *Definition AS*, *Siemens* Health care. One specimen of *Orycteropus afer* (MNHN 1951-435) was represented by an artificial endocasts. The skull of the Pliocene aardvark *Amphiorcyteropus depereti* (Rss 55) from Perpignan (France) was scanned at the CT-facility of the Naturhistorisches Museum Basel with a resolution of 70 μ m. The skulls of *Plesiorycteropus germainepetterae* and *P. madagascariensis* from the quaternary of Madagascar were scanned at the CT-facility of the AST-RX (MNHN, France) using v tome xL 240, with a resolution of 35.7 μ m (MAD 327) and 39.7 μ m (MAD 328). *Saghatherium antiquum* was scanned at the CT-Messtechnik, Intercontec Produkt GmbH platform (Niederwinkling, Germany) using Werth Tomoscope HV 500. The type specimen skull of *Prorastomus sirenooides* (BMNH 44897) was scanned at the British Museum of Natural History (London, UK) with a resolution of 79 μ m. Endocranial casts were isolated by manual segmentation under Avizo 6.3 (VSG) software. Digitally reconstructed endocranial casts are available in supplementary data 2.

References

Bauchot R, Stephan H (1967) Encéphales et moulages endocrâniens de quelques insectivores et primates actuels. Colloque International du CNRS, 163: 575-587.

- Bauchot R, Stephan H (1970) Morphologie comparée de l'encéphale des insectivores tenrecidae. *Mammalia*, 34: 514-541.
- Cozzi B, Spagnoli S, Bruno L (2001) An overview of the central nervous system of the elephant through a critical appraisal of the literature published in the XIX and XX centuries. *Brain Research Bulletin*, 54: 219-227.
- Elliot Smith G (1899) The Brain in the Edentata. *Transactions of the Linnean Society of London, 2nd Series, Zoology*, 7: 277-394.
- Elliot Smith G (1902a) The brains of the Mammalia. *Descriptive and Illustrated Catalogue of the Physiological Series of Comparative Anatomy contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England*, 2: 138-481.
- Elliot Smith G (1902b) Note on the brain of Macroscelides and other Insectivora. *Zoological journal of the Linnean Society*, 28: 443-448.
- Fischer MS (1992) Hyracoidea. *Handbuch der Zoologie*, 8: 1-169.
- Friant M (1954) Les principales caractéristiques du cerveau des ordres actuels d'ongulés Ungulata sensu lato: Proboscidea, Hyracoidea, Perissodactyla, Artiodactyla, Sirenia. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences II*, 239(16): 1004-1006.
- Friant M (1957) Morphologie et développement du cerveau des mammifères euthériens. III. Série des ongulés. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique*, 88: 321-367.
- Kaufman JA, Turner GH, Holroyd PA, Rovero F, Grossman A (2013) Brain volume of the newly-discovered species *Rhynchocyon udzungwensis* (Mammalia: Afrotheria: Macroscelidea): implications for encephalization in sengis. *Plos One*, 8(3): e58667.
- Le Gros Clark WE (1928) On the brain of the Macroscelididae (Macroscelides and Elephantulus). *Journal of Anatomy of London*, 62: 245-275.

Le Gros Clark WE (1932) The Brain of the Insectivora. Proceedings of the Zoological Society of London B, 102:975-1013.

Owen R (1868) On the anatomy of vertebrates. Vol. III Mammals. London, Longmans, Green and Co.

Sonntag CF, Woollard HH (1925) A Monograph of *Orycteropus afer*-II. Nervous System, Sense-organs and Hairs. Proceedings of the Zoological Society of London B, 95: 1185-1235.

Stephan H, Bauchot R (1960) les Cerveaux de *Chlorotalpa stuhlmanni* (Matschie) 1894 et de *Chrysochloris asiatica* (Linne) 1758 (Insectivora, Chrysochloridae). Mammalia, 24: 495-510.

Peters WCH (1852) Naturwissenschaftliche Reise nach Mossambique auf Befehl seiner Majestät des Königs Friedrich Wilhelm IV. in den Jahren 1842 bis 1848 ausgeführt. Zoologie. I. Säugethiere : ixvi, 1202, Taf. 144. G. Reimer, Berlin.

Pirlot P, Kamiya T (1985) Qualitative and quantitative brain morphology in the Sirenian Dugong dugon Erxl. Journal of zoological systematics and evolutionary research, 23:147-155.

Reep RL, Finlay BL, Darlington RB (2007) The limbic system in mammalian brain evolution. Brain Behaviour and Evolution 70:57-70.

Ronald K, Selley LJ, Amoroso EC (1978) Biological synopsis of the manatee. International Development Research Centre, Ottawa.

Shoshani J, Kupsky WJ, Marchant GH (2006) Elephant brain: Part I: Gross morphology, functions, comparative anatomy, and evolution. Brain Research Bulletin, 70(2): 124-157.

Annexe 5.2 (Voir Chapitre 5.B)

Endocasts' surfaces and volumes.

Order	Genus	Species	Available specimens	Volumes (mm ³)			surfaces (mm ²)		
				Endocast	Olfactory bulbs	Cerebellum	Endocast	Neopallium	Rhinencephalon
Macroscelididae	<i>Rhynchocyon</i>	<i>cirnei</i>	MNHN 1897-622	5802	393	1241	2456	635	1024
			MNHN 1897-624	5602	390	873	2440	615	1004
			MNHN 1891-265	5007	443	858	2309	624	984
	<i>Rhynchocyon</i>	<i>petersi</i>	ZMB 84895	5340	489	1178	2194	609	887
	<i>Rhynchocyon</i>	<i>chrysopygus</i>	ZMB 10925	5776	537	1266	2317	651	955
	<i>Petrodromus</i>	<i>tetradactylus</i>	MNHN 1973-49	3272	231	719	1531	418	619
			MNHN 1881-1574	3483	253	703	1615	474	623
	<i>Macroscelides</i>	<i>proboscideus</i>	MNHN 555	1241	77	143	764	213	291
	<i>Elephantulus</i>	<i>rozeti</i>	MNHN 1986-1056	1234	70	249	738	219	272
			MNHN 1913-441C	1299	64	267	748	236	245
			ZMB 6520	1079	55	205	698	212	241
	<i>Elephantulus</i>	<i>rupestris</i>	MNHN 2006-552	1270	66	297	740	234	259
	<i>Elephantulus</i>	<i>rufescens</i>	ZMB 75300	1282	75	270	787	246	290
	<i>Elephantulus</i>	<i>brachyrhynchus</i>	ZMB 80086	1065	61	229	682	190	239
	<i>Elephantulus</i>	<i>revoili</i>	ZMB 80069	1158	63	270	714	223	243
Tenrecoidea	<i>Potamogale</i>	<i>velox</i>	MNHN 1947-864	4044	116	995	1660	227	897
			MNHN 1947-866	4412	112	1201	1671	208	790
	<i>Tenrec</i>	<i>eucaudatus</i>	UM2 N-439	2180	295	439	1228	139	649
			UM2 N-80	2419	380	508	1403	139	834
	<i>Microgale</i>	<i>dobsoni</i>	MNHN 1962-2507	633	65	147	463	75	228
			MNHN 1962-2508	572	56	124	433	59	277
	<i>Chrysochloris</i>	<i>asiatica</i>	MNHN 1962-2583	531	37	17	459	61	308
			MNHN A7024	693	58	44	522	106	289
Tubulidentata	<i>Amphiorcyteropus</i>	<i>depereti</i>	Rss-55	70637	6907	14882	12070	3849	4695
	<i>Orycteropus</i>	<i>afer</i>	MNHN 1951-435	115449	10561	26665	16484	4148	7225
MHN-aix VE-2012-22-2,1			99401	9870	23369	15141	3723	6374	
Bybimalagasia	<i>Plesiorycteropus</i>	<i>germainepetterae</i>	MNHN MAD 327	20173	1043	4297	4880	1235	814
	<i>Plesiorycteropus</i>	<i>madagascariensis</i>	MNHN MAD 328	NA	NA	3819	NA	1347	NA
Hyracoidea	<i>Procavia</i>	<i>capensis</i>	UM2 N-76	17296	343	1868	4417	2194	1106
	<i>Heterohyrax</i>	<i>brucei</i>	MNHN 1972-428	19464	573	2988	4521	2093	1213
	<i>Sagatherium</i>	<i>antiquum</i>	SMNS-12621	NA	1060	NA	NA	NA	NA
	<i>Seggeurius</i>	<i>amourensis</i>	UOK-210	4942	NA	NA	NA	NA	NA
Sirenia	<i>Prorastomus</i>	<i>sirenoides</i>	BMNH 44897	86865	3075	18400	16246	NA	NA

Annexe 5.3 (Voir Chapitre 5.B)

Brain mass, body mass and encephalization quotient of Afrotheria.

Original data are mainly from the adult specimens of Jerison (1973), Shultz and Dunbar (2010), Boddy et al. (2012) (http://homopan.wayne.edu/brainbodydb/brainbody_list.php), Shoshani et al. (2006) for proboscideans and O'Shea and Reep (1990) for sirenians. For the specimen we measured by ourselves, the adult body mass are from literature and from the AnAge database (Tacutu et al., 2013).

	brain mass (g)	body mass (g)	EQ
Chrysochloris_sp.	1,13	70,00	0,55
Chrysochloris_asiatica	0,70	49,00	0,44
Chrysochloris_asiatica_2	0,53	60,00**1	0,29
Chrysochloris_asiatica_3	0,69	60,00**1	0,38
Chlorotalpa_sp.	1,29	70,00	0,63
Chlorotalpa_sthulmanni_1	1,37	60,30	0,74
Chlorotalpa_sthulmanni_2	0,74	39,80	0,53
Tenrec_eucaudatus_1	2,57	832,00	0,24
Tenrec_eucaudatus_2	2,80	345,00	0,47
Tenrec_eucaudatus_3	2,71	230,00	0,60
Tenrec_eucaudatus_4	2,18	900,00**1	0,19
Tenrec_eucaudatus_5	2,42	900,00**1	0,22
Echinops_telfairi_1	0,62	87,50	0,26
Echinops_telfairi_2	0,52	60,00	0,28
Hemicentetes_semispinosus	0,83	110,00	0,30
Hemicentetes_sp.	0,73	80,00	0,33
Limnogale_mergulus	1,15	92,00	0,47
Microgale_sp.	0,72	50,00	0,44
Microgale_cowani	0,42	15,20	0,57
Microgale_dobsoni_1	0,56	32,60**1	0,46
Microgale_dobsoni_2	0,63	32,60**1	0,51
Microgale_dobsoni_3	0,57	32,60**1	0,47
Microgale_talazaci	0,79	50,40	0,48
Oryzoryctes_hova	0,58	44,20	0,39
Oryzoryctes_sp.	0,67	50,00	0,41
Micropotamogale_lamottei	0,80	64,20	0,42
Micropotamogale_sp.	1,44	70,00	0,71
Potamogale_velox_1	4,16	660,00	0,46
Potamogale_velox_2	3,93	640,00	0,44
Potamogale_velox_3	4,04	650,00**1	0,45
Potamogale_velox_4	4,41	650,00**1	0,49
Setifer_setosus_1	1,34	140,00	0,41

Setifer_setosus_2	1,51	248,00	0,32
Elephantulus_sp.	2,36	120,00	0,81
Elephantulus_fuscipes	1,33	57,00	0,75
Elephantulus_rufescens	1,28	58,00**2	0,71
Elephantulus_rupestris	1,27	61,50**3	0,68
Elephantulus_rozeti_1	1,23	48,00**1	0,78
Elephantulus_rozeti_2	1,30	48,00**1	0,82
Elephantulus_rozeti_3	1,07	48,00**1	0,68
Elephantulus_brachyrhynchus	1,07	45,30**1	0,70
Macroscelides_proboscideus	1,24	40,00**1	0,88
Petrodromus_tetradactylus_1	3,27	210,00**1	0,77
Petrodromus_tetradactylus_2	2,48	210,00**1	0,58
Rhynchocyon_cirnei_1	6,10	490,00	0,82
Rhynchocyon_cirnei_2	5,70	525,00	0,73
Rhynchocyon_cirnei_3	5,80	507,50	0,76
Rhynchocyon_cirnei_4	5,60	507,50	0,73
Rhynchocyon_cirnei_5	5,00	507,50	0,65
Rhynchocyon_petersi_1	5,40	370,00	0,87
Rhynchocyon_petersi_2	5,80	370,00	0,94
Rhynchocyon_chrysopygus	5,78	540,00**1	0,73
Orycteropus_afer_1	72,00	52500,00	0,43
Orycteropus_afer_2	115,45	70000,00**4	0,57
Orycteropus_afer_3	99,40	70000,00**4	0,49
Amphiorhycteropus_depereti	70,63	56000,00**5	0,40
Plesiorhycteropus_germainepetterae	20,17	8293,00**6	0,41
Elephas_maximus_1	4550,00	2267430,00	2,20
Elephas_maximus_2	5220,00	3216000,00	2,00
Elephas_maximus_3	5000,00	3450400,00	1,82
Elephas_maximus_4	6075,00	2128000,00	3,06
Elephas_maximus_5	6075,00	3190098,00	2,34
Loxodonta_africana_1	5712,00	6654000,00	1,35
Loxodonta_africana_2	9000,00	4380000,00	2,80
Loxodonta_africana_3	4000,00	5174400,00	1,11
Loxodonta_africana_4	4050,00	1793300,00	2,29
Loxodonta_africana_5	4420,00	3505000,00	1,60
Loxodonta_africana_6	9000,00	4380100,00	2,80
Loxodonta_africana_7	5712,00	6654000,00	1,35
Loxodonta_africana_8	5300,00	5550000,00	1,41
Loxodonta_africana_9	4480,00	2750000,00	1,90
Loxodonta_africana_10	4210,00	4000000,00	1,39
Loxodonta_africana_11	4100,00	2160000,00	2,04
Loxodonta_africana_12	4000,00	2537000,00	1,79
Paleoloxodon_antiquus	5446,00	3649880,00	1,91
Mammuthus_meridionalis	5828,00*1	7942167,00**7	1,22
Mammut_americanum_1	3862,00*2	6384056,00**7	0,94
Mammut_americanum_2	4630,00	2300000,00	2,21
Moeritherium_lyonsi	240,00	1000000,00	0,20
Arsinoitherium_zitteli	1405,40*2	1005000,00**8	1,17
Dugong_dugon_1	250,00	262000,00	0,51
Dugong_dugon_2	282,00	300000,00	0,52
Dugong_dugon_3	422,50*3	224181,80	0,95
Trichechus_manatus_1	364,00	756000,00	0,37

Trichechus_manatus_2	396,00* ³	622370,00	0,45
Trichechus_inunguis	277,50* ³	480000,00** ¹	0,38
Hydromalys_gigas_1	1225,00	6738250,00** ⁹	0,29
Hydromalys_gigas_2	1150,00	6738250,00** ⁹	0,27
Hydromalys_gigas_3	1110,00	6738250,00** ⁹	0,26
Hydromalys_gigas_4	1650,00* ³	6738250,00** ⁹	0,39
Metaxytherium_sp.	500,00* ³	1303400,00** ⁹	0,35
Protosiren_fraasi	185,00* ⁴	542000,00** ⁹	0,23
Eosiren_libyca	152,60* ⁴	228000,00** ⁹	0,34
Prorastomus_sirenoides	86,90	98155,50** ¹⁰	0,34
Procavia_capensis_1	20,00	1930,00	1,08
Procavia_capensis_2	19,40	2275,00	0,93
Procavia_capensis_3	19,00	2760,00	0,80
Procavia_capensis_4	19,20	3500,00	0,69
Procavia_capensis_5	17,30	2458,00** ¹	0,79
Heterohyrax_brucei	19,50	2457,00** ¹	0,89
Seggeurius_amourensis	4,90	2932,00** ¹¹	0,20

*¹: brain mass calculated after the figure of Dechaseaux (1958) using the method described by Jerison (1973).

*²: brain mass calculated after the figure of Andrews (1906) using the method described by Jerison (1973).

*³: brain mass after Pilleri (1990).

*⁴: brain mass after Gingerich et al., (1994).

**¹: body mass after AnAge database.

**²: body mass after Koontz and Roeper, 1983.

**³: body mass after Smit et al., 2008.

**⁴: body mass after Shoshani et al., 1988.

**⁵: *A.depereti* was 20% smaller than *O.afer* after Lehmann (2009).

**⁶: body mass after MacPhee (1994).

**⁷: body mass after the best and 2nd best estimations of Christiansen (2004).

**⁸: body mass after Sanders et al. (2010).

**⁹: body mass after Sarko et al. (2010).

**¹⁰: *Prorastomus* display a mix of primitive terrestrial (e.g. quadrupedality) and derived aquatic (e.g. ribs pachyosteosclerosis) traits (Gheerbrant et al., 2005). Thus we choose to average the body masses given by the equations based on sirenians $\log \text{body mass} = -3.704 + 4.084 \times \log \text{condylobasal length}$ (Sarko et al., 2010) and on archaic ungulates $\log \text{body mass} = 3.03(\log M1 - M3 \text{ length}) - 0.39$ (Damuth, 1990).

**11: body mass calculated after the equation for nonselenodont ungulates $\log \text{body mass} = 3.03(\log M1 - M3 \text{ length}) - 0.39$ (Damuth, 1990).

References

Andrews CW (1906) A Descriptive Catalogue of the Tertiary Vertebrata of Fayum, Egypt. British Museum (Natural History), London.

Boddy AM, McGowen MR, Sherwood CC, Grossman LI, Goodman M., Wilman DE (2012) Comparative analysis of encephalization in mammals reveals relaxed constraints on anthropoid primate and cetacean brain scaling. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 981-994.

Christiansen P (2004) Body size in proboscideans, with notes on elephant metabolism. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140: 523-549.

Damuth J (1990) Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements. In Damuth J, Mac-Fadden BJ (Eds), *Body size in mammalian paleobiology*. Cambridge, Cambridge University Press, pp 229-253.

Dechaseaux C (1958) L'encéphale d'*Elephas meridionalis*. *Annales de Paléontologie*, 54: 269-278.

Gheerbrant E, Domning D, Tassy P (2005) Paenungulata (Sirenia, Proboscidea, Hyracoidea, and relatives) In Rose KD, Archibald JD (Eds), *The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades*. The John Hopkins University Press, Baltimore, pp 84-105.

Gingerich PD, Domning DP, Blane CE, Uhen MD (1994) Cranial morphology of *Protosiren fraasi* (Mammalia, Sirenia) from the middle Eocene of Egypt: a new study using computed tomography. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 29: 41-67.

Jerison HJ (1973) *Evolution of the brain and intelligence*. New York, Academic Press.

Koontz F, Roeper N (1983) *Elephantulus rufescens*. *Mammalian Species*, 204: 5.

Shultz S, Dunbar R (2010) Encephalization is not a universal macroevolutionary phenomenon in mammals but is associated with sociality. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107(50): 21582-21586.

- Lehmann T (2009) Phylogeny and systematics of the Orycteropodidae (Mammalia, Tubulidentata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155: 649-702.
- MacPhee RDE (1994) Morphology, adaptations, and relationships of *Plesiorycteropus*, and a diagnosis of a new order of eutherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 220: 1-214.
- O'Shea TJ, Reep RL (1990) Encephalization Quotients and Life-History Traits in the Sirenia. *Journal of Mammalogy*, 71: 534-543.
- Pilleri G (1990) Endocranial cast of *Metaxytherium* (Mammalia: Sirenia) from the Miocene of Cerro Gordo, Almeria, Spain. *Contributions to the Paleontology of some Tethyan Cetacea and Sirenia (Mammalia)*, 2:103-113.
- Sanders WJ, Rasmussen DT, Kappelman J (2010) Embrithopoda. In Werdelin L, Sanders WJ (Eds), *Cenozoic Mammals of Africa*. The University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, pp115-122.
- Sarko DK, Domning DP, Marino L, Reep RL (2010) Estimating body size of fossil sirenians. *Marine Mammal Science*, 26: 937-959.
- Shoshani J, Goldman CA., Thewissen JGM (1988) *Orycteropus afer*. *Mammalian Species*, 300: 1-8.
- Shoshani J, Kupsky WJ, Marchant GH (2006) Elephant brain: Part I: Gross morphology, functions, comparative anatomy, and evolution. *Brain Research Bulletin*, 70: 124-157.
- Smit HA, Robinson TJ, Watsonb J, Jansen van Vuurena B (2008) A new species of sengi (Afrotheria: Macroscelidea: Elephantulus) from South Africa. *Journal of Mammalogy*, 89: 1257-1268
- Tacutu R, Craig T, Budovsky A, Wuttke D, Lehmann G, Taranukha D, Costa J, Fraifeld VE, de Magalhaes JP (2013) Human Ageing Genomic Resources: Integrated databases and tools for the biology and genetics of ageing. *Nucleic Acids Research*, 41: 1027–1033.
<http://genomics.senescence.info/species/>

Annexe 6.1 (Voir Chapitre 6.A)

Liste des caractères :

- 1. Processus préglénoïdien:**
(0) absent ; (1) présent.
- 2. Forme du processus postglénoïdien:**
(0) allongé médiolatralement ; (1) court médiolatralement, en forme de tubercule.
- 3. Foramen postglénoïdien (ou foramen médial pour le sinus temporalis):**
(0) absent ; (1) présent.
- 4. Sinus épitympanique du squamosal:**
(0) absent ; (1) présent.
- 5. Dimension du sinus épitympanique du squamosal:**
(0) réduit ; (1) large, forme une grande et profonde fosse sur la marge caudale du squamosal.
- 6. Processus paroccipital de l'exoccipital (Wible et al., 2009):**
(0) réduit ou absent ; (1) présent, développé.
- 7. Processus paroccipital du pétreux:**
(0) absent ; (1) présent, le pétreux contribue au processus paroccipital.
- 8. Morphologie du basioccipital:**
(0) plat ; (1) crête médiane présente.
- 9. Foramen lacerum medium et posterius:**
(0) confondus ; (1) séparés par la suture du pétreux avec le basioccipital (et le basisphenoïde le cas échéant).
- 10. Position du méat auditif externe (Court, 1992b):**
(0) simple encoche sur la marge ventrale du squamosal ; (1) profonde encoche dans le squamosal, voire entouré ou presque complètement entouré par le squamosal.
- 11. Processus ectoptérygoïdien:**
(0) absent ; (1) présent.
- 12. Foramen carotidien (Novacek, 1986):**
(0) absent, confondu avec le foramen lacerum medium ; (1) présent, indépendant.
- 13. Foramen stylomastoïdien:**
(0) simple encoche sur la marge caudale du pétreux ; (1) foramen distinct dans le pétreux (primitivum)
- 14. Position du foramen stylomastoïdien (Novacek, 1986):**

- (0) en-dessous ou au même niveau que la rangée dentaire ; (1) au-dessus du niveau de la rangée dentaire.
- 15. Processus entoglénoïdien (participation de l'alisphénoïde à la bulle) (Asher et al., 2003):**
(0) absent ; (1) présent.
- 16. Bassin basisphénoïde :**
(0) absent ; (1) présent (participation du basisphénoïde à la bulle).
- 17. Ossification de la bulle tympanique:**
(0) non-ossifiée, ectotympanique annulaire ; (1) bulle ossifiée
- 18. Sinus prootique:**
(0) absent ; (1) présent.
- 19. Passage de l'artère carotide interne:**
(0) intrabullaire ; (1) extrabullaire (ou perbullaire).
- 20. Position de l'artère carotide interne par rapport au promontoire du pétreux:**
(0) latérale (transpromontoire) ; (1) médiale.
- 21. Sulcus stapédien ou autre indice du passage de l'artère stapédienne dans l'oreille moyenne:**
(0) absent ; (1) présent.
- 22. Ramus inferius de l'artère stapédienne:**
(0) absent ; (1) présent.
- 23. Foramen mastoïdien:**
(0) absent ; (1) présent.
- 24. Foramen perocrânien (MacPhee, 1994):**
(0) absent ; (1) présent.
- 25. Forme de la pars cochlearis (Chapitre 3):**
(0) allongée et conique ; (1) globuleuse.
- 26. Processus tympanique rostral du pétreux (MacPhee, 1981 ; Chapitre 1):**
(0) réduit ou absent ; (1) présent.
- 27. Processus tympanique caudal du pétreux (MacPhee, 1981 ; Chapitre 1):**
(0) réduit ou absent ; (1) développé, recouvre la fenestra cochleae.
- 28. Renflement du septum metacochleare:**
(0) absent ; (1) présent.
- 29. Tegmen tympani:**
(0) réduit ; (1) développé.

30. **Tegmen process (Court, 1990):**
(0) absent ; (1) présent.
31. **Fossa subarcuata:**
(0) réduite, peu profonde ; (1) profonde.
32. **Canal pétromastoïdien (Chapitre 3):**
(0) absent ; (1) présent.
33. **Exposition de l'apophyse mastoïde sur le crâne (Novacek et Wyss, 1986):**
(0) absent, amastoïdie ; (1) présent.
34. **Orientation de l'exposition mastoïde:**
(0) caudale ; (1) latérale.
35. **Forme de l'apophyse mastoïde (si amastoïdie):**
(0) gracile ou très réduite ; (1) massive.
36. **Crista falciformis:**
(0) épaisse, située à l'embouchure du méat auditif interne ; (1) fine, située profondément dans le méat auditif interne.
37. **Morphologie du canal cochléaire:**
(0) planispirale (aspect ratio < 0.6) ; (1) conique (aspect ratio > 0.6).
38. **Nombre de tour de spirale du canal cochléaire:**
(0) moins de deux tours ; (1) deux tours ou plus.
39. **Lamina secundaria:**
(0) absente ; (1) présente.
40. **Points d'entrée des conduits périlymphatiques et de la fenêtre cochléaire dans le labyrinthe osseux:**
(0) éloignés, bien distincts ; (1) proches ou complètement confondus. Les taxons présentant un foramen perilymphatique secondaire (Court, 1990) sont codés (1) pour ce caractère.
41. **Angles des canaux semicirculaires entre eux:**
(0) plutôt aigus, moyenne des angles $< \text{ou} = 80^\circ$; (1) plutôt droit, moyenne des angles $> 80^\circ$.
42. **Expansion ventrale du canal semicirculaire postérieur:**
(0). absente, le bras ampullaire du canal postérieur est situé à la même hauteur que le plan du canal latéral ; (1) présente, le bras ampullaire du canal postérieur est projeté ventralement et le canal latéral recoupe l'espace défini par le canal postérieur en vue postérieure.
43. **Fusion des canaux semicirculaires latéral et postérieur:**
(0) absente ; (1) crus commune secondaire ou fusion partielle présente.

- 44. Exposition du mésencéphale (au moins sur le cerveau):**
(0) absent ; (1) présent.
- 45. Lobe temporele du neopallium (sur le moulage endocrânien ou le cerveau):**
(0) indifferencié ; (1) saillant latéralement.
- 46. Praesylvia (sulcus orbitalis) (sur le moulage endocrânien uniquement):**
(0) absent ; (1) présent.
- 47. Contact praesylvia-sulcus lateralis (sur le moulage endocrânien uniquement):**
(0) absent ; (1) présent.
- 48. Suprasylvia (sur le moulage endocrânien uniquement):**
(0) absent ; (1) présent.
- 49. Morphologie de la suprasylvia (sur le moulage endocrânien uniquement):**
(0) droite ; (1) archée.
- 50. Sulcus lateralis (ou coronolateralis) (sur le moulage endocrânien uniquement):**
(0) absent ; (1) présent.
- 51. Pseudosylvia (sur le moulage endocrânien uniquement):**
(0) peu ou pas marquée ; (1) très profonde.
- 52. Gyrus suprasylvien, morphologie (sur le moulage endocrânien uniquement):**
(0) droit ; (1) en amande.
- 53. Ratio entre l'extension latérale du néopallium et celle du rhinencéphale (sur le moulage endocrânien uniquement):**
(0) rhinencéphale dominant (ratio Néo/rhin < 1) ; (1) néopallium dominant (ratio Néo/rhin > 1).

Matrice de caractères :

	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
Marsupialia	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	-	1	0	0	0,1	0
Hyracoidea	1	1	0,1	1	1	1	-	1	0,1	0	0	0	0	1	0	0,1	1	0	0,1	1	1	0	0	0	0	0	0
Embrithopoda	0	0	0	1	1	0	-	0	0	1	1	0	0	?	0	1	?	0	?	1	0	-	0	0	0	0	0
Proboscidea	0	0	0,1	0	-	0,1	-	1	1	0,1	0	0	0,1	1	0	1	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0
Sirenia	0	1	0	0	-	1	-	1	1	1	0	0	0	1	0	0	?	0	?	1	0	-	0	0	1	0	0
Desmostylia	1	0	1	1	1	1	-	1	0	1	0	0	?	1	0	0	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?
Tubulidentata	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0,1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
Bibymalagasias	0	0	1	0	-	0	1	1	0,1	0	0	0	0	?	1	0	?	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0,1
Macroscelididae	0	0	0	1	0	0	0,1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1
Tenrecoidea	0	1	1	0	-	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0
Zalambdalestes	0	0	1	0	-	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0
Xenarthra	0	-	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	-	0	1	0	0	0
Hyopsodus	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	?	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
Meniscotherium	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	?	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
Phenacodus	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0,1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	?	0	0	0	0	0	0
Pleurospirotherium	1	0	1	0	-	0,1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
Arctocyon	1	0	1	0	-	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	?	0	?	1	1	0	1	?	?	0	0
Leptictis	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0
Eulipotyphla	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1
Cetartiodactyla	1	0	1	1	0	1	1	0	0,1	0	0	0	1	0	1	1	?	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0
Perissodactyla	1	0	1	1	0	1	?	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	?	1	1	0	-	0,1	1	0,1	0	0
Glires	0	-	1	0	-	0,1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0,1	0,1	0,1	0,1	?	?	0	0	0
Archonta	0	0	1	0	-	0	1	1	1	0	1	?	1	0	1	1	1	0	0,1	0,1	0,1	?	1	1	1	1	1
Notongulata	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	?	0	0	?	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0
	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	
Marsupialia	0	0	-	1	0	1	0	-	0	1	1	1	1	1	0	1	0,1	0	1	0	0	-	0	0	-	0	
Hyracoidea	0,1	0	-	0	1	0	-	0,1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	?	0	1	1	1	0	0	1	
Embrithopoda	0	1	1	0	0	0	-	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	-	0	1	-	-	
Proboscidea	0	1	1	0	0,1	0	-	0	1	0,1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	-	0	-	0	1	-	-	
Sirenia	1	1	1	0	0	0,1	0	1	0	0,1	0,1	0	1	1	0	0,1	0	0	0	-	0	-	0	1	-	-	
Desmostylia	?	?	?	0	?	0	-	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	-	0	-	0	1	-	-	
Tubulidentata	0	0	-	0	1	1	0	-	0,1	0	0	1	0	0,1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	
Bibymalagasias	0	0	-	0	0	1	0	-	0	0,1	0,1	1	0	0,1	0,1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	
Macroscelididae	0	1	0	1	-	1	0	-	0	1	0,1	1	0	1	0,1	0,1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	
Tenrecoidea	0	0	-	1	-	1	0	-	0	1	0,1	1	0	1	1	0	0,1	0	0,1	0	0	-	0	0	-	0	
Zalambdalestes	0	1	0	1	-	1	0	-	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	-	0	-	0	0	-	?	
Xenarthra	0	1	0	1	-	1	0	-	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0,1	1	0	1	0,1	1	0	0	0	
Hyopsodus	0	0	-	1	-	1	1	-	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	-	0	-	0	0	-	0	
Meniscotherium	0	1	0	1	?	1	0	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	-	0	-	0	0	-	0
Phenacodus	0	1	0	1	-	1	0	-	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	1	0	1	0	0	0
Pleurospirotherium	0	1	0	1	-	1	0	-	0	?	1	1	0	?	?	?	?	1	0	0	-	0	-	0	0	-	0
Arctocyon	0	?	?	1	-	1	0	-	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	-	1	0	1	0	0	0
Leptictis	0	1	0	1	-	1	0	-	0	1	1	1	?	?	?	?	?	1	0	1	-	0	-	0	0	-	0
Eulipotyphla	0	1	0	1	-	1	0	-	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	-	0	-	0	0	-	0	
Cetartiodactyla	0	1	0	1	-	1	1	-	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0
Perissodactyla	0	0	-	?	?	1	0,1	-	?	0	1	1	0	1	0,1	0,1	0	0	?	?	1	0	1	0	1	1	
Glires	0	1	0	1	-	1	0,1	-	0	1	1	1	?	1	0	1	1	0	0	-	0	-	0	0	-	0	
Archonta	0	1	0	1	-	1	0	-	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	-	0	-	0	0	-	0	
Notongulata	0	1	0	0	1	1	0	-	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	-	1	0	0	0	-	0	

Annexe 6.2 (Voir Chapitre 6.A)

Données pour la reconstruction de l'évolution paléobiogéographique des placentaires par maximum de parcimonie :

	<u>Origine biogéographique basée sur le registre fossile</u>
Marsupialia	Laurasie/ Amérique du Sud
Hyracoidea	Afrique
Embrithopoda	Laurasie
Proboscidea	Afrique
Sirenia	Afrique
Desmostylia	Laurasie
Tubulidentata	Afrique
Bibymalagasia	Afrique
Macroscelididae	Afrique
Tenrecoidea	Afrique
<i>Zalambdalestes</i>	Laurasie
Xenarthra	Amérique du Sud
<i>Hyopsodus</i>	Laurasie
<i>Meniscotherium</i>	Laurasie
<i>Phenacodus</i>	Laurasie
<i>Pleuraspidotherium</i>	Laurasie
<i>Arctocyon</i>	Laurasie
<i>Leptictis</i>	Laurasie
Eulipotyphla	Laurasie
Cetartiodactyla	Laurasie
Perissodactyla	Laurasie
Glires	Laurasie
Archonta	Laurasie
Notongulata	Amérique du Sud

Evolution des caractères crâniens et endocrâniens chez les Afrotheria (Mammalia) et phylogénie du groupe

L'étude des caractères basicrâniens et endocrâniens chez les vertébrés fossiles et actuels connaît un regain d'intérêt depuis quelques années. Ces caractères sont considérés comme de bons marqueurs phylogénétiques, et bénéficient d'un biais taphonomique favorable à leur fossilisation. Cette thèse repose donc sur l'analyse de la région auditive, de l'oreille interne (Partie I) et de l'endocrâne (Partie II) de mammifères fossiles appartenant au clade des Afrotheria. Ils ont été scannés par (micro)tomographie à rayon-X, décrits, étudiés et comparés à ceux des espèces actuelles. Il s'agit plus précisément des Afrotheria fossiles *Bibymalagasia* (Chapitre 1), du *Macroscelididae* *Chambius* (Chapitre 2), de nombreux Hyracoidea du Paléogène (Chapitre 3) ainsi que des Tethytheria basaux tels que le proboscideen *Numidothierium*, l'embranché *Arsinoitherium* et le sirénien *Prorastomus* (Chapitre 4). Cette étude met en lumière l'intéressant signal phylogénétique fourni par les caractères de la région auditive et de l'endocrâne, capable de soutenir certains clades moléculaires (e.g. Afroinsectivora, 'Panelephantulus'). Elle montre aussi comment, sous certaines pressions de sélection, ces caractères peuvent converger de façon remarquable (e.g. chez les téthythères). Cette étude apporte aussi des éléments qui appuient l'hypothèse d'une origine Africaine des Afrotheria, ainsi que celle faisant de l'ancêtre commun des afrothères un mammifère plutôt 'ongulé' qu' 'insectivore'. Ces inférences fondées sur l'observation des représentants fossiles les plus anciens de ce groupe sont importantes pour notre compréhension de l'origine et de la diversification des afrothères et des mammifères placentaires en général.

Mots clé : Afrotheria, Basicrâne, Pétreux, Labyrinthe osseux, Endocrâne, Phylogénie.

Evolution of cranial and endocranial characters in Afrotheria (Mammalia) and the phylogeny of the group

The study of basicranial and endocranial characters in vertebrate paleontology has recently known a regain of interest. Indeed, these characters are thought to be phylogenetically stable and are usually easily preserved in the fossil record. Here, the auditory region (Part I) and endocranium (Part II) of some fossil representatives of the mammalian order Afrotheria have been scanned using X-ray (micro) tomography, described and compared to their extant counterparts. These fossil afrotheres are the *Bibymalagasia* (Chapter 1), the stem sengi *Chambius* (Chapter 2), numerous Hyracoidea (Chapter 3) and stem Tethytheria such as the proboscideans *Numidothierium*, the embrithopod *Arsinoitherium* and the sirenian *Prorastomus* (Chapter 4). This study highlights the strong phylogenetic signal carried by the characters of the auditory region and endocranium, which could even support some molecular clades (e.g. Afroinsectivora, 'Panelephantulus'). It also shows that convergences can occur under certain selective pressure (e.g. in Tethytheria). Finally this study brings new clues that support the hypothesis of an African origin of Afrotheria as well as that of an 'ungulate-like' instead of 'insectivore-like' ancestor. These inferences, based on the observation of the oldest and basal-most fossil representatives of this group, are crucial to understand the origin, evolution and diversification of afrotherian and placental mammals across the Cenozoic.

Keywords : Afrotheria, Basicranium, Petrosal, Bony labyrinth, Endocranial cast, Phylogeny.

Adresse du laboratoire : Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Cc 64, Université Montpellier II, Place Eugène Bataillon 34095 Montpellier cedex 5 FRANCE