

Un nouveau Rhinopomatidae (Chiroptera) du Paléokarst miocène de Baixas (Pyrénées- Orientales, France) ; apport zoogéographique

Bernard SIGÉ

Institut des Sciences de l'Évolution, UMR-CNRS 5554,
Université Montpellier 2, case postale 064,
place E. Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 05 (France)
bernard-sige@orange.fr

Pierre MEIN

UMR-CNRS, Université Lyon 1, ENS-Lyon 5276,
Département Sciences de la Terre, Université Lyon 1, Bât. Géode,
Campus La Doua, Boulevard du 11 novembre,
F- 69622 Villeurbanne cedex (France)
mein@univ-lyon1.fr

Hélène JOUSSE

INRAP, 4 rue du Tertre, F-44470 Carquefou (France)
jousse.helene@gmail.com

Jean-Pierre AGUILAR

Institut des Sciences de l'Évolution, UMR-CNRS 5554,
Université Montpellier 2, case postale 064,
place E. Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 05 (France)
jpcaguilar@yahoo.fr

Sigé B., Mein P., Jousse H. & Aguilar J.-P. 2014. — Un nouveau Rhinopomatidae (Chiroptera) du Paléokarst miocène de Baixas (Pyrénées-Orientales, France) ; apport zoogéographique. *Geodiversitas* 36 (2): 257-281. <http://dx.doi.org/10.5252/g2014n2a3>

RÉSUMÉ

D'un remplissage karstique, démantelé dans une grande carrière proche de Baixas (Pyrénées-Orientales, France), proviennent les restes dentaires d'un chiroptère fossile nouveau, affine du genre actuel *Rhinopoma* Geoffroy Saint-Hilaire, 1818. L'âge de la faune associée, notamment ses rongeurs, est celui de la biozone MN 4 (Miocène inférieur, vers 16 Ma). Les *Rhinopoma* sont surtout connus de la nature actuelle, par de rares espèces (deux plus communes), réparties dans les régions chaudes à tendance aride de l'Ancien Monde occidental et, en bonne part, asiatique. De rares représentants fossiles sont connus, à ce jour du Fayum

MOTS CLÉS
chiroptères,
rhinopomatidés,
morphologie,
dents,
Miocène,
S-Europe,
évolution,
origine,
genre nouveau,
espèce nouvelle.

(Égypte), d'Israël, et de Grèce égéenne. Les spécimens de Baixas, au nombre de 65, exposent la morphologie dentaire caractéristique de ces chiroptères, avec toutefois la présence de structures plus archaïques que chez les représentants actuels (canines, et dents jugales supérieures notamment). L'originalité de ce rhinopomatidé justifie sa distinction comme nouveau, *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. Des apports récents, à support moléculaire, ont soutenu la filiation des rhinopomatidés depuis des rhinolophoïdés ancestraux. La position ici retenue sur l'argumentation anatomique est celle, classique, de leur filiation à l'égard des emballonuridés.

ABSTRACT

A new Rhinopomatidae (Chiroptera) from the Miocene Paleokarst of Baixas (E-Pyrénées Dept., France); zoogeographical considerations.

Remains of various fossil mammals were found within a large quarry close to Baixas village (E-Pyrénées Dept., France). Among them are tooth remains of a bat poorly known as a fossil: a rhinopomatid one. The presumed age of the associated fauna, especially obtained from the rodents, is recognized to be the MN 4 biozone (Early Miocene, about 16 My). The *Rhinopoma* Geoffroy Saint-Hilaire, 1818 genus is mostly known from the recent fauna, with rare species (two more common ones), extending across warm to arid areas of the Western Old World. Rare fossil rhinopomatids are reported, from Fayum (Egypt), Israël, and north-mediterranean egean Greece. The Baixas ones are 65 specimens. They display the typical tooth morphology of these bats, nevertheless preserving some structures which vanished from recent ones, or less evolved (as regards lower and upper canines, or P4). The originality of this rhinopomatid species supports its recognition as a new genus and species, *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. Recent molecular considerations supported the rhinopomatids origin from rhinolophoid ancestry. The position here promoted from tooth morphology retains the rhinopomatid origin from emballonurid ancestors.

KEY WORDS
bats,
rhinopomatids,
morphology,
teeth,
Miocene,
S-Europe,
evolution,
origins,
new genus,
new species.

INTRODUCTION

Au sein des microchiroptères actuels, le genre paléotropical *Rhinopoma* Geoffroy Saint-Hilaire, 1818 représentait à lui seul une famille (Rhinopomatidae, en suivant ici la forme retenue *in* Simpson [1945], puis McKenna & Bell [1997]). Ses particularités morphologiques, anatomiques, éthologiques, l'ont fait distinguer des autres microchiroptères. Il est peu diversifié, comptant quatre espèces actuelles, estimées peu divergentes (Hulva *et al.* 2007), et jusqu'à récemment un seul genre.

La répartition géographique des rhinopomes actuels (Fig. 1) correspond à une longue bande nord-équatoriale de l'Ancien Monde tropical, incluant l'Afrique péri-saharienne et la corne

somalienne, le Proche et le Moyen-Orient, et de là pratiquement toute la zone circonscrivant l'Océan Indien jusqu'à Sumatra au S-E (Hill & Smith 1984: fig. 11-4). Les rhinopomes sont particulièrement bien adaptés aux contrées à tendance aride et sub-désertique. Leur dispersion a été plus étendue au cours du Tertiaire, comme l'atteste à nouveau en Europe méridionale une espèce représentée dans un dépôt paléokarstique miocène des Pyrénées-Orientales (France).

DONNÉES FOSSILES

Jusqu'à récemment, *Rhinopoma* n'était pas connu à l'état fossile, sinon par une mention pour le Pléistocène supérieur d'Israël (Kock *et al.* 2001). Une communication au 10^{ème} European Bat

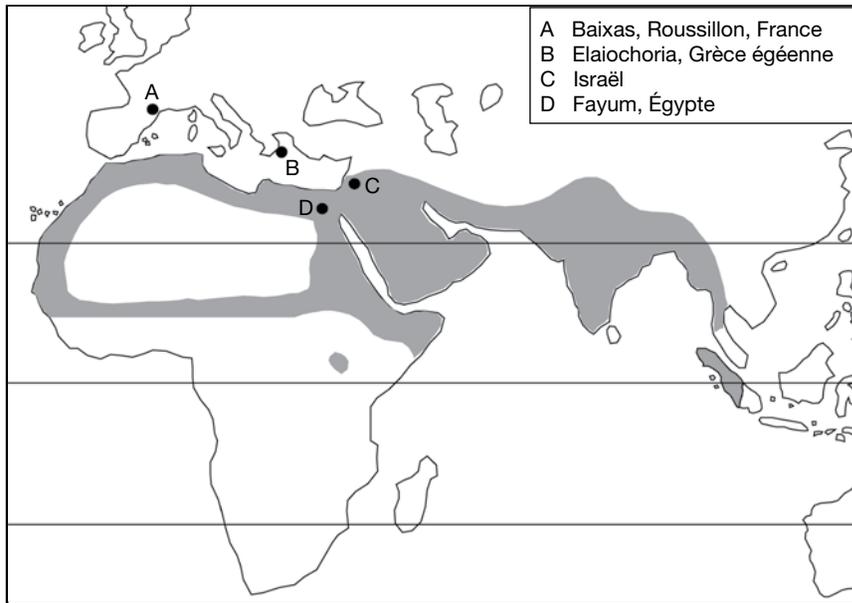


Fig. 1. — Distribution géographique des *Rhinopoma* actuels et fossiles.

Research Symposium (Galway 21-26/08/2005), suivie d'une publication, fait état d'une forme fossile de *Rhinopoma* dans le Miocène supérieur, Turolien, de Grèce (Hulva *et al.* 2005, 2007). Cette donnée reposant sur des éléments odontologiques et ostéologiques révèle une extension ancienne nord-méditerranéenne de l'aire générique, et par suite sa restriction plus récente dans les limites actuelles. Plus récemment encore, un fossile décrit de l'Éocène supérieur du Fayum, Égypte, est attribué à la famille Rhinopomatidae, et en représente une forme nouvelle, *Qarunycteris moerisae* Gunnell, Simons & Seiffert, 2008, plus grande que les actuels, et démontrant ainsi l'ancienneté géologique du rameau (Gunnell *et al.* 2008).

AFFINITÉS FAMILIALES

Dans l'option d'auteurs classiques (e.g., Miller 1907; Hill & Smith 1984), certains caractères rapprochent de façon nette *Rhinopoma* (unique genre alors connu) des emballonuridés, les deux familles rassemblées en une super-famille Emballonuroidea (e.g., Simpson 1945). Cette conception est soutenue entre autres par l'anatomie crâni-

enne, et très nettement la morphologie dentaire, au point que sur cette base *Rhinopoma* aurait sa place naturelle au sein des emballonuridés. Cette famille pantropicale est en elle-même assez variée, notamment dans ses représentants néotropicaux. Tous néanmoins partagent une base morphologique significative. À soutien de phylogénie moléculaire, des auteurs récents (e.g., Hulva *et al.* 2007) adhèrent au rapprochement de *Rhinopoma* des Rhinolophoidea, et par suite des Yinochiroptera plutôt que des autres groupements infra-ordinaux proposés par Simmons (2005; e.g., McKenna & Bell 1997), et dont les conceptions, fluctuantes suivant les auteurs récents, privent ces assemblages d'une portée inéquivoque.

Par la production de formes anciennes, jusqu'ici très rares, de rhinopomatidés, la paléontologie est fondée à contribuer, d'une part à l'investigation des relations systématiques, phylogéniques, et de l'évolution de ces chiroptères de l'Ancien Monde, déduites de l'observation morphologique, anatomique, et d'autre part, en statuant sur l'âge géologique avéré des représentants fossiles, apte à contraindre les âges calibrés des dichotomies présumées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations et mensurations des dents ont été effectuées sous une loupe binoculaire Wild, et à l'aide d'une platine de mesures Leica; elles sont exprimées en millimètres. Le matériel, dont le détail est précisé (Tableaux 1, 2), est déposé dans les collections de l'Université Claude Bernard, Lyon 1.

NOUVELLES DONNÉES FOSSILES

CONTEXTE SÉDIMENTAIRE ET FAUNIQUE; ATTRIBUTION BIOCHRONOLOGIQUE

Des éléments nouveaux résultent de récoltes de terrain sur les reliefs calcaires de la région roussillonnaise en bordure de la Méditerranée, qui prolongent au S-E leurs équivalents des Corbières. Dans toute cette zone, les remplissages paléokarstiques fossilifères sont abondants. Ils ont livré de nombreuses faunes de vertébrés d'âge très varié, du Miocène inférieur jusqu'au Pliocène, supports de nombreuses études pour les mammifères, et particulièrement les rongeurs (e.g., Aguilar *et al.* 1986b; Aguilar 1999). Les calcaires encaissants de ces paléokarsts connaissent une forte exploitation moderne en carrières, nombreuses et au devenir fortement extensif, faisant évoluer la topographie, et donnant un caractère éphémère aux affleurements, et leurs ressources paléontologiques.

Dans ce contexte changeant, très étudié pour la paléontologie, des échantillons de blocs d'argile indurée, incluant des fossiles observables à l'œil nu, ont été recueillis à deux reprises (1985, 1988) par l'un d'entre-nous (Pierre Mein = PM par la suite), dans un amas artificiel (déblai, ou ancien muret) au nord de la commune de Baixas, au N-W de Perpignan. D'autre part, deux sites fossilifères distincts, quoique proches, désignés Lo Fournas 1 et 2, ont été identifiés et exploités dans cette même zone (Aguilar *et al.* 1986b, 1999; Aguilar 1999). Celle-ci a par la suite été absorbée dans l'avancée orientale de la grande carrière exploitée au nord de Baixas.

Le matériel obtenu de l'échantillonnage original PM compose une liste faunique aux déterminations

ici contrôlées ou précisées, comportant des micromammifères variés, au sein desquels figurent le rhinopomatidé, et quelques plus grandes formes, notamment des carnivores. L'hétérogénéité chronologique de cet assemblage apparaît par référence à des faunes homogènes et bien repérées de la même région (Fig. 2), avec deux parties bien distinctes, eu égard aux rongeurs :

– l'une plus ancienne, chronologiquement rapprochable des faunes locales de Port-la-Nouvelle (Aguilar 1980; Legendre 1980) et de Lo Fournas 1 (Aguilar *et al.* 1986b; Aguilar 1995) avec *Megacricetodon* « collongensis » Mein, 1958, *Ligerimys* cf. *lophidens*, *Democricetodon* sp., *Pseudodryomys ibericus* de Bruijn, 1966, *P. simplicidens* de Bruijn, 1966, *P. julii* Daams, 1989, *Microdyromys koenigswaldi* de Bruijn, 1966, *Glirudinus undosus* Mayr, 1979, *Spermophilinus bredai* von Meyer, 1848, *Heteroxerus rubricati* Stehlin & Schaub, 1951.

– l'autre plus récente, rapprochable en âge des faunes locales de Baixas 200 et 201 (Aguilar 1999) avec *Megacricetodon fournasi* Aguilar, 1995, *M. minor* Lartet, 1851, *Pseudofahlbuschia catalaunica* Aguilar, 1999, *Democricetodon* sp., *Keramidomys thaleri*, *Pseudodryomys ibericus*, *P. simplicidens*, *P. julii*, *Microdyromys koenigswaldi*, *Glirudinus undosus*, *Spermophilinus bredai*, *Heteroxerus rubricati*. Plusieurs taxons de l'assemblage mixte restent indéterminés dans leur attribution à l'une ou l'autre faune (et sans exclusive d'appartenance à d'autres ensembles biochronologiquement distincts !).

La première association est rapprochable en chronologie de celles de Port-la-Nouvelle (Aguilar 1980; Legendre 1980) et de Lo Fournas 1 (Aguilar *et al.* 1986b; Aguilar 1995). Ces deux sites sont rapportés à la biozone MN 4. L'association du genre *Ligerimys* Schaub, 1951 au genre *Keramidomys* Hartenberger, 1966 est signalée, localement, dans le gisement de Blanquatère 1 attribué à la limite des biozones MN 4/5 (Lazzari & Aguilar 2007). Elle est également notée dans le gisement de Vieux-Collonges (Huguency & Mein 1968), attribué à la biozone MN 5 (Lazzari & Aguilar 2007). Le *Megacricetodon* Fahlbusch, 1964 de Blanquatère 1 présente un stade plus évolué que celui de Vieux-Collonges (Mein

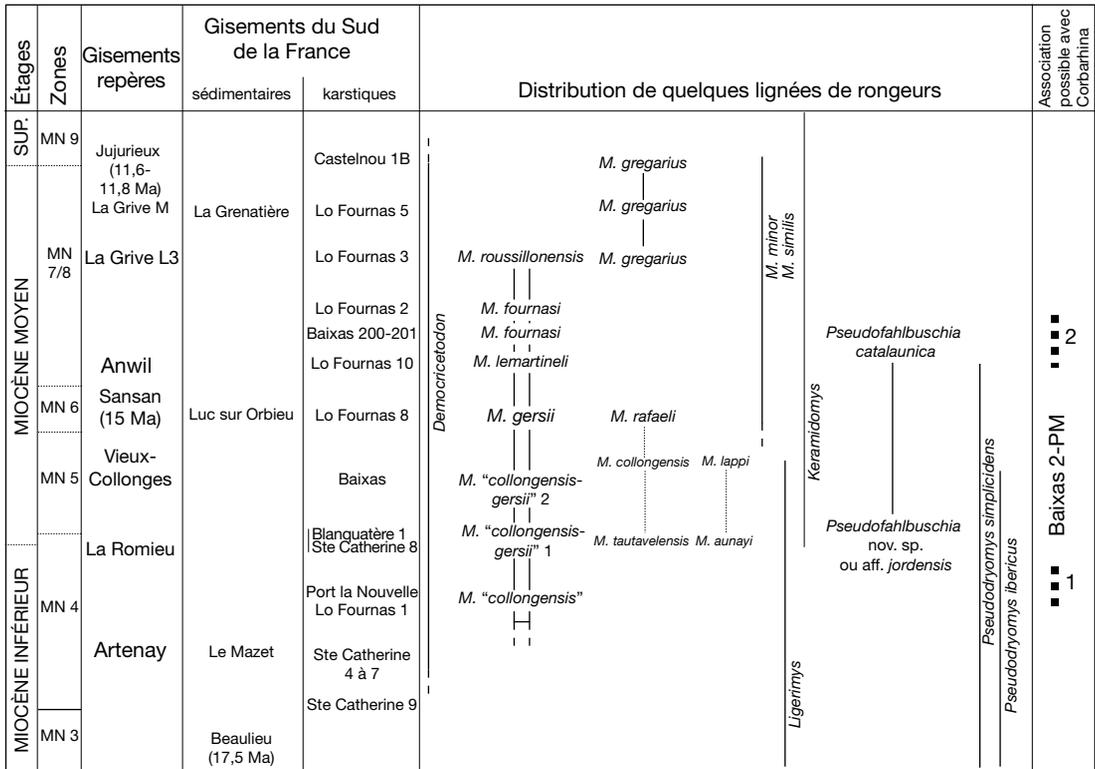


Fig. 2. — Alternative biochronologique de *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. de Baixas d'après son contexte faunique hétérogène, dans le cadre général et régional. La position 1 correspond au Miocène inférieur, zone MN 4 ; la position 2 correspond au Miocène moyen, zone MN 7/8. Abréviations : *M.*, *Megacricetodon*.

1958), et il semble ne pas appartenir à la même lignée évolutive.

La deuxième association est comparable à celle des sites de Baixas 200 et 201 (Aguilar 1999). Toutefois, le rhinopomatidé n'a pas été reconnu dans l'abondant matériel chiroptérien de ces deux sites. Ces localités sont considérées plus récentes que Sansan, et ont été rapportées aux biozones MN 6/7 (Aguilar 1999).

En conséquence, le rhinopomatidé concerné se révèle présent en Europe sud-occidentale, soit dans la biozone MN 4, à la limite Miocène inférieur/Miocène moyen (âge estimé entre 17 et 16 Ma), soit au début de la biozone MN 7, Miocène moyen (âge estimé entre 15 et 13 Ma). Pour Pierre Mein, ce chiroptère provient du sédiment qui recélait aussi

les carnivores *Hoplictis noueli* Mayet, 1908 et *Martes sainjoni* Mayet, 1908, qui eux-mêmes connotent l'âge donné à la partie ancienne de cet assemblage mixte, soit MN 4. Pour éviter les amalgames, la faune ancienne impliquée ici est désignée Baixas-PM1, et la faune plus récente Baixas-PM2.

SYSTÉMATIQUE

Ordre CHIROPTEA Blumenbach, 1779
 Famille RHINOPOMATIDAE Bonaparte, 1838

Genre *Corbarhina* n. gen.

ESPÈCE TYPE ET UNIQUE ESPÈCE. — *Corbarhina handae* n. sp.

DERIVATIO NOMINIS. — De *corbaricus* (de la région des Corbières), et du radical *rhinop*, rappelant les affinités familiales.

DIAGNOSE. — Canines supérieure (C) et inférieure (c) peu étirées à leur base postérieure, et fût faiblement ou non-fléchi en arrière; P4 à talon distal arrondi, sans extension linguale, et épaisses extensions des parastyle et métastyle; M1 et M2 pourvues de pré- et postprotocrêtes; m1 et m2 dont le pli de l'hypoconide est faiblement saillant labialement; m3 au talonide modérément réduit, oblique en direction labiale.

Corbarbina handae n. sp.
(Figs 3A-E; 4A-J)

TYPE. — M1 dextre BXS2-PM n°29 (Fig. 3C). Longueur 1,82 mm, largeur 2,11 mm.

LOCALITÉ TYPE. — Baixas-PM1, à proximité des sites Lo Fournas 1 & 2; affleurements et amas pierreux superficiels présentement disparus dans l'extension vers l'Est de la grande carrière ouverte au Nord de Baixas.

DERIVATIO NOMINIS. — De notre estimée collègue Dr. Suzanne Hand, University of New South Wales, Sydney, contributrice à la connaissance des chiroptères tertiaires d'Australie, Nouvelle-Zélande, Europe.

DIAGNOSE. — Celle du genre.

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — Espèce fossile plus petite que *Rhinopoma microphyllum* Brünnich, 1782. P4, M1 et M2 ont un talon étiré disto-lingualement; la M1 montre une postprotocrête allant en direction de la base du métacône et pourvue d'un métaconule à son extrémité.

MATÉRIEL. — 65 spécimens, essentiellement dents isolées; sigle général BXS2-PM, UCBL, Lyon; numéros 01 à 65; rangée supérieure: canine, dex.: 36 à 40; sen.: 41 à 46; P4, dex.: 35; M1, dex.: 27 à 29; sen.: 17 à 26; M2, dex.: 30 à 34; sen.: 01 à 16; rangée inférieure: c, dex.: 47, 49; sen.: 48; p2, dex.: 50; p4, dex.: 51 à 53, 56; sen.: 54 à 55; m1-2, dex.: 57; sen.: 58 à 62; m3, sen.: 65; fragments de mandibule: 63, dex., portant m2-m3; 64, sen., portant m3.

DESCRIPTION

Denture supérieure

Canine (Fig. 3A). C'est un croc simple, comprimé transversalement, aux profils mésial et distal modérément arqués en arrière. Des crêtes vives, développées dans un plan sagittal sub-

médian, séparent les faces labiale et linguale. La crête disto-linguale rejoint un relief basal portant une cuspsule. La face labiale est bombée de façon régulière, sans cingulum, sa paroi postérieure verticale et faiblement cannelée. La face linguale est sub-plane et sans cingulum.

P4 (Fig. 3B; 4). Cette dent est assez haute, son contour général trilobé rayonnant autour du paracône sub-labial; son fût pyramidal étroit, à section mésiale convexe. La partie labiale développe vers l'avant un lobe étroit (parastyle), et vers l'arrière une longue crête (métastyle) issue du sommet, épaisse, arrondie à son extrémité. Sur l'unique spécimen, cette crête porte une longue et large facette d'usure. La base linguale porte une faible cuspsule (protocône rudimentaire), marquée ici d'une usure. Depuis cet élément, la base linguale-distale s'étale en un talon lobiforme, déprimé, incliné vers l'arrière, bordé d'une crête. Ce talon se rattache à la base médio-linguale du paracône, ménageant une large et profonde échancrure arrondie du bord distal de la dent.

M1-M2 (Fig. 3C-E). Les molaires supérieures sont de type général emballonuride (moins toutefois que celles des *Rhinopoma* classiques, du fait des protocrêtes). Le schéma occlusal est à forte composante labiale, avec une région protocônale de différente ampleur suivant le rang dentaire, et un talon bien développé distalement.

Sur M1, le bord labial est oblique en direction mésio-médiale; il comporte un préectoflexus assez net et ample, et un postectoflexus moins marqué. Les plis des paracône et métacône sont relativement serrés, le premier davantage, et moins profond que le second. Le parastyle est moyennement développé, crestiforme et saillant en avant; le mésostyle crestiforme simple et bien labial; le métastyle laminaire sans cuspsule marquée, sauf rare variation. La profossola a une faible extension transversale, prolongée toutefois par le long et large sillon intra-cônes. Le protocône est peu épais, à crêtes simples mais présentes et s'ouvrant très largement, sans conules; la préprotocrête se prolonge en étroit rebord au bas du flanc mésial, jusqu'à rejoindre le parastyle; la postprotocrête

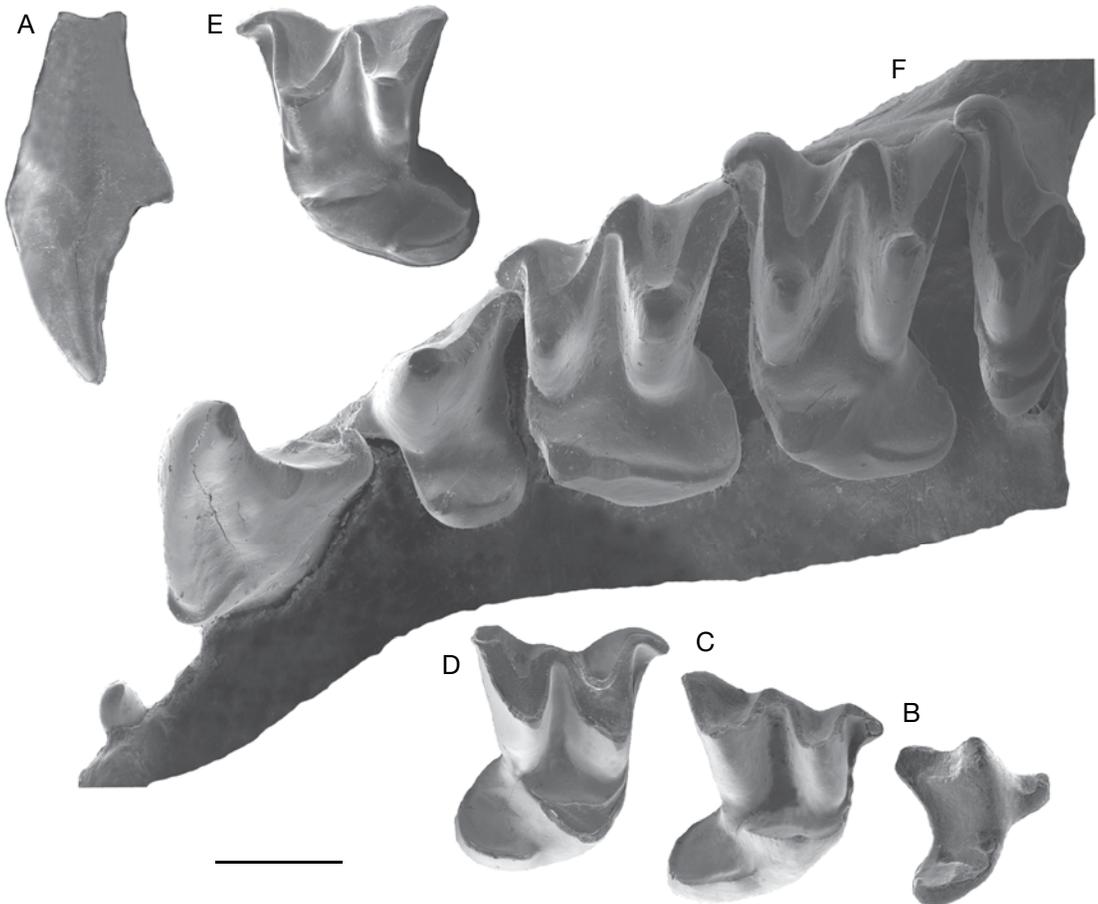


FIG. 3. — **A-E**, Denture supérieure de *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. : **A**, C dex. (BXS2-PM n°37) ; **B**, P4 dex. (BXS2-PM n°35) inv. ; **C**, M1 dex. (BXS2-PM n°29, TYPE) inv. ; **D**, M2 dex. (BXS2-PM n°31) inv. ; **E**, M2 sen. (BXS2-PM n°01) ; **F**, rangée dentaire supérieure de *Rhinopoma microphyllum* sen., portant : I1, C, P4, M1-M3 (collecte Hélène Jousse). Abréviation : **BXS2-PM**, Baixas2, collecte Pierre Mein. Échelle : 1 mm.

présente. La base du flanc postérieur du protocône forme un plateau arrondi (talon), étendu distalement, rattaché au trigone à la base linguale du métacône. Une crête mince ceinture ce talon, plus ou moins renflée et sub-cuspidiforme à proximité de sa jonction au flanc postéro-lingual du protocône (cet épaissement figure un rudiment d'hypocône).

La M2 partage un large fond de caractères avec la M1 ; cependant elle en diffère assez nettement, par les traits suivants :

1) le bord labial a une orientation méso-distale sub-orthogonale sur l'axe transversal du trigone ;

2) il est échancré entre parastyle et métastyle, et le mésostyle est peu ou non saillant à la jonction des pré- et postectoflexus ;

3) le paracône est (variablement suivant l'usure) plus reculé lingualement que le métacône ;

4) le parastyle est généralement moins saillant ;

5) protocône et profossa sont nettement plus étendus transversalement ;

6) pré- et postprotocrête forment un angle plus fermé, égal ou inférieur à 90° ;

7) la postprotocrête fait une jonction plus nette vers la base linguale du métacône ;

8) le talon est moins étendu distalement que sur M1.



FIG. 4. — P4 dex. (Baixas2, collecte Pierre Mein n°35) inv. de *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. Échelle : 1 mm.

Denture inférieure

Incisives. Elles ne sont pas représentées dans le matériel. Les *Rhinopoma* actuels en possèdent deux par demi-rangée, à couronne pectinée trifide.

Canine (Fig. 5A, B). C'est une dent styliforme; la couronne est un poinçon conique, d'axe vertical, sans incurvation, dans le prolongement de la racine, les faces: labiale sensiblement bombées; linguale et distale sub-planes, sans crêtes vives les séparant; la base distale fait un court prolongement fuyant en arrière, relevé en cuspule linguale à l'extrémité basse. Dans son profil lingual ascendant se place un vestige cingulaire antérieur.

p2 (Fig. 5C). Sur cette petite dent unicuspid: la racine unique, très étirée méso-distalement, porte une couronne conique partagée en deux flancs modérément bombés, l'un labial, l'autre lingual, séparés par la crête sagittale vive et simple; une cuspule mésiale et une distale sont présentes. Un court cingulide incliné souligne le rebord labial distal.

p4 (Fig. 5D, E, F). Cette prémolaire a deux racines dans l'axe sagittal, la postérieure plus forte que l'antérieure. Étroite, élevée, modérément longue, p4 comporte une cuspide principale assez aiguë, à trois faces: une labiale bombée;

une méso-linguale à deux plans; une distale sub-concave, exposée à l'usure par friction (oblique) des structures mésiales de P4. La face labiale n'a pas de relief cingulaire net. De la base mésiale, une cuspule se projette vers l'avant. La partie distale forme un sillon transversal plus ou moins ouvert et marqué, bordé en arrière d'un relief crestiforme.

m1-m2 (Fig. 5G, H, I). Leur morphologie est basiquement chiroptérienne. Trigonide et talonide sont à flancs sub-planes, sans bombement marqué. Le paraconide est moins élevé que le métaconide, lui-même moins que le protoconide; leur volume pyramidal à trois faces. Le cingulide labial est marqué surtout, et variablement, comme précingulide, postcingulide, et au niveau de l'hypoflexide, et effacé à la base des protoconide et hypoconide. Le talonide est proportionné de façon standard à l'égard du trigonide: un peu plus long, plus large (débordant sensiblement, labialement), et moins haut (l'hypoconide atteint les $\frac{2}{3}$ du protoconide). La crête oblique est dirigée jusqu'à la base disto-labiale du métaconide, sans prolongement ascendant. La structure distale est nyctalodonte, avec toutefois une ambivalence sub-myotodonte esquissée sur certains spécimens (BXS2-PM 60, 62), par l'isolement relatif de l'hypoconulide, à l'extrême quasi-rejeté en arrière de la postcristide. L'entoconide est bien formé, épais, moyennement élevé; l'hypoconulide bas, mais long et large, projeté distalement. La postcristide est fine mais bien marquée, à fonction de lame, de même que la métacristide. La différence entre m1 et m2 est peu marquée, et se discerne plus ou moins, dans l'ouverture plus large du protoconide, et la moindre hauteur du paraconide de m1.

m3 (Fig. 5G, J). La taille est nettement réduite par rapport aux molaires antérieures, le trigonide davantage pincé méso-distalement. Le talonide est réduit, bien oblique en direction disto-labiale, son bassin nettement étroit. L'hypoconide reste net; les cuspidés linguales sont réduites, plus ou moins effacées ou fusionnées. Le cingulide est net mésialement, faible au niveau labial du trigonide, indistinct au talonide.

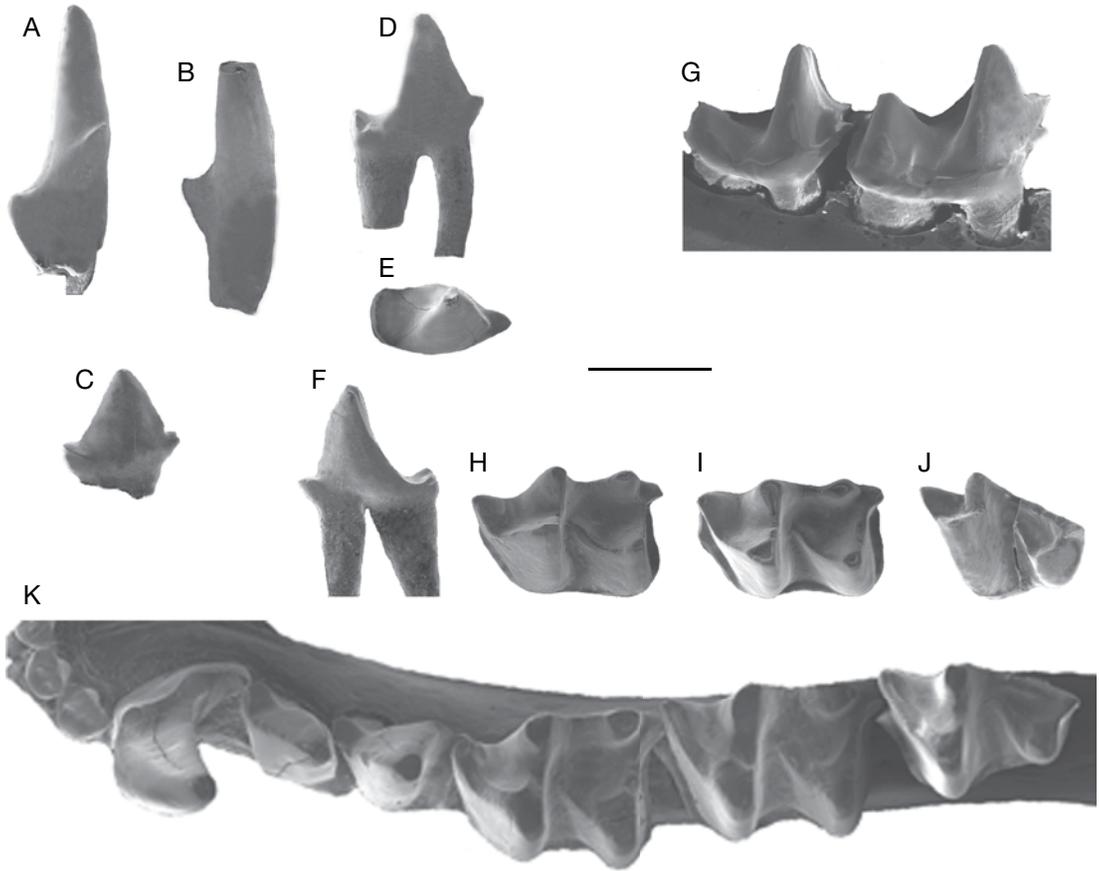


FIG. 5. — **A-J**, Denture inférieure de *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. : **A**, c sen. (BXS2-PM n°48), vue linguale ; **B**, c dex. (BXS2-PM n°47), vue labiale ; **C**, p2 dex. (BXS2-PM n° 50) ; **D**, p4 dex. (BXS2-PM n° 51), vue labiale ; **E**, p4 dex. vue occlusale (BXS2-PM n°53) ; **F**, p4 dex. vue linguale (BXS2-PM n° 53) ; **G**, fragment de mandibule dex. avec m2-m3 (BXS2-PM n°63) ; **H**, m1 sen. (BXS2-PM n°60) ; **I**, m2 sen. (BXS2-PM n°61) ; **J**, m3 sen. (BXS2-PM n° 65) ; **K**, Rangée dentaire inférieure de *Rhinopoma microphyllum* sen. (collecte Hélène Jousse). Abréviation : **BXS2-PM**, Baixas2, collecte Pierre Mein. Échelle : 1 mm.

COMPARAISONS DE *CORBARHINA HANDAE* N. GEN., N. SP.

RHINOPOMATIDAE FOSSILES

Qarunycteris moerisae (Gunnell *et al.* 2008)

Cette espèce de la partie basse de l'Éocène supérieur du Fayum, Égypte, est décrite d'après un spécimen unique, une M2 droite complète dont la surface occlusale altérée est lisible et significative (o.c., Fig. 5F). Ce fossile est à juste titre rapporté à la famille Rhinopomatidae, par sa comparaison aux *Rhinopoma* récents (le seul autre représentant fossile alors signalé étant une forme quaternaire

d'Israël (Kock *et al.* 2001). La représentation que le spécimen du Fayum donne du taxon est restreinte par le fait que les autres éléments dentaires, et l'étendue de la variation pour la M2, manquent à l'appréciation, cette variation apparaissant réelle chez les espèces actuelles, et en bonne part l'espèce miocène ici décrite, *Corbarhina handae* n. gen., n. sp.

Le spécimen du Fayum montre une nette ressemblance générale avec cette dernière, par les proportions notamment : la prépondérance transversale du schéma dentaire ; le développement transversal du paracône, plus étendu que celui du métacône ;

le contour du bord labial; l'extension d'ampleur moyenne du talon; et l'attache linguale de son cingulum au flanc postérieur du protocône, marqué sur le spécimen CGM 83671, quoique peut-être variablement dans l'espèce.

Cependant des différences existent. Notamment, chez la forme roussillonaise, et de façon pouvant aller au-delà de la simple variation: la plus forte projection du parastyle; le mésostyle davantage en relief; l'extension linguale plus importante de la profossa (présentant un écart notable à l'égard de M1, chez *Rhinopoma* en général). En fait, *Q. moerisae* fournit une image ancestrale plausible de ce qui est observé chez les rhinopomatidés plus récents et actuels, au moins pour cette molaire de deuxième rang, et présumablement pour d'autres aspects de la morphologie dentaire. L'évolution de la taille générale entre le stade de *Qarunycteris moerisae* et ceux des rhinopomatidés plus récents implique une sensible réduction, par quelque voie sélective.

Rhinopoma aff. hardwickii Gray, 1831,
de Chalcidique, Grèce

Un compte-rendu préliminaire (Hulva *et al.* 2005) fait état d'un *Rhinopoma* obtenu d'un site paléokarstique miocène supérieur (Elaiochoria) de Chalcidique. Un article subséquent (Hulva *et al.* 2007) fait une présentation assez succincte de cette même forme, en complément d'une révision synthétique du genre (i.e. une revue des informations zoogéographiques et moléculaires, au soutien d'une synthèse phylogénique cladistique, chronologiquement calibrée. Le support tient dans les données moléculaires mitochondriales, et dans la distinction morphométrique des espèces et sous-espèces). Sans mention des auteurs et options classiques, la systématique s'en tient au rattachement de *Rhinopoma*: aux Rhinolophoidea, comme documentant leur clade le plus primitif, et à l'unité subordinale Yinpterochiroptera des auteurs «koopmaniens». En annexe annexe 1 et planche photographique (Hulva *et al.* 2005), la forme fossile d'Elaiochoria fait l'objet d'un condensé descriptif et comparatif, et de figurations. Le contexte paléontologique est un assemblage paléokarstique d'âge miocène supérieur, inclus d'après l'état évolutif des espèces, notamment ron-

geurs, dans la séquence MN 10-MN 11, Turolien supérieur (de 10 à 8 Ma). Pour *Rh. aff. hardwickii* d'Elaiochoria, il est fait mention d'un matériel de plus de 200 spécimens, dont les figurations rendent partiellement compte. Les éléments figurés sont: deux rangées inférieures en vue latérale, non dégagées de leur gangue; une m3; deux p4; une M1; une M2; deux M3. Le matériel figuré permet les observations suivantes: les prémolaires inférieures 2 et 4 sont concordantes pour *Rhinopoma*, de même que m1 et m2 pour ce qui en est visible, avec notamment un fort entoconide et un hypoconulide bien postérieur et lingual. La m3 montre la disposition oblique, typique, du bord lingual postérieur et du bassin talonidien; notée chez *Corbarhina handae* n. gen., n. sp., et ici observable, plus ou moins marquée, comme chez les *Rhinopoma* récents. La M1 est proche de celle de *C. handae* n. gen., n. sp., avec quelques différences: la profossa y est davantage étendue transversalement, et corrélativement le flanc lingual du protocône plus abrupt; la postprotocrête est atténuée, sans prolongement distinct; le talon plus allongé distalement, plus anguleux; sa jonction au protocône plus linguale; celle au métacône plus labiale. La partie labiale de M1 des deux formes miocènes est plus semblable. La M2 montre moins de différences, mais comme sur M1, le talon est plus étendu, plus anguleux, et ses attaches, au flanc du trigone, semblablement situées. La M3 n'est pas représentée pour *Corbarhina handae* n. gen., n. sp., et pour la forme grecque le spécimen (Hulva *et al.* 2005: fig. 9) semble seul plausible. Sur la base disponible, une parenté des deux formes miocènes nord-méditerranéennes est vraisemblable, en postulant l'effet de quelques tendances évolutives entre le stade du Roussillon et le stade plus récent de Chalcidique, comme chez ce dernier le développement plus prononcé du talon des molaires supérieures (n.b.: synapomorphie importante des emballonuroïdes).

ESPÈCES ACTUELLES DE *RHINOPOMA*

Quatre espèces (et plusieurs sous-espèces) sont reconnues: deux espèces de grande répartition afro-asiatique (*Rh. microphyllum* et *Rh. hardwickii* Gray, 1831, une troisième moyen-orientale

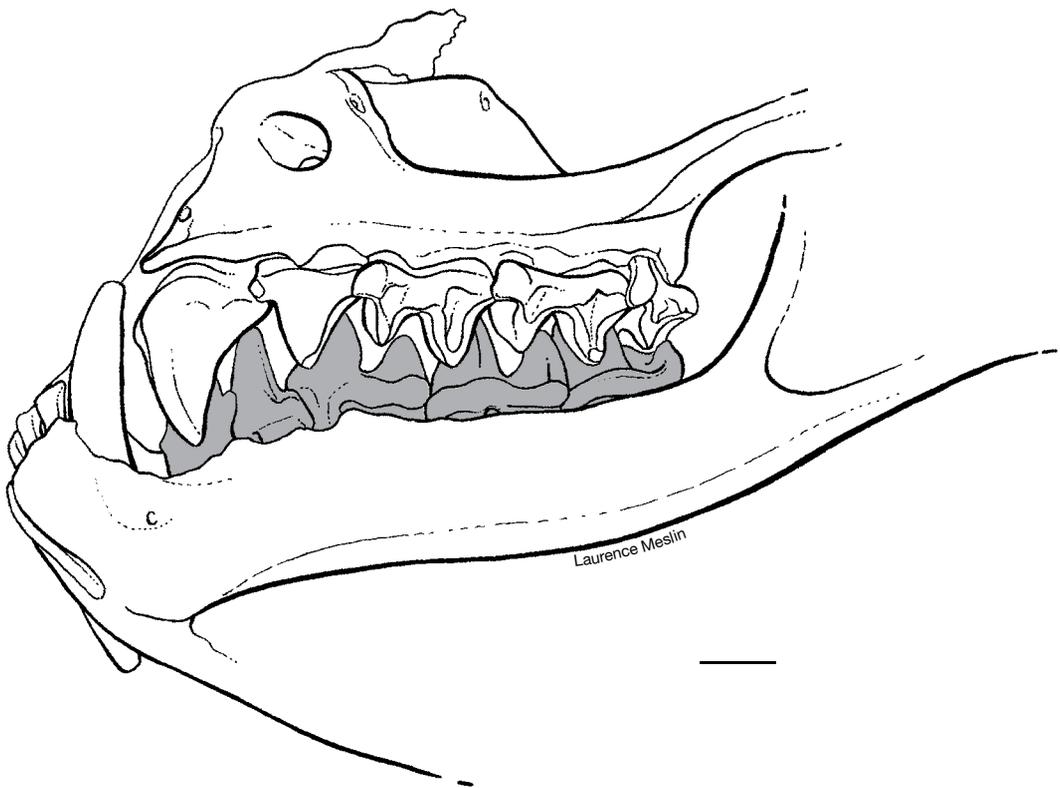


FIG. 6. — Crâne et mandibule de *Rhinopoma microphyllum* Brünnich, 1782 de Guelb el Raoui, SW Chinguetti, Mauritanie (récolte Héléne Jousse). Dessin Laurence Meslin. Échelle : 1 mm.

(*Rh. muscatellum* Thomas, 1903), une quatrième est-africaine (*Rh. macinnesi* Hayman, 1937). L'ordre de taille est moyen-grand pour *Rh. microphyllum*, moyen pour *Rh. hardwickii*, petit pour *Rh. muscatellum* et *Rh. macinnesi*, avec toutefois un certain recouvrement des valeurs rapportées (e.g., Hulva *et al.* 2007). La comparaison de *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. porte ici sur les formes de plus grande dispersion, *Rh. microphyllum* (Fig. 6) et *Rh. hardwickii*.

Par les dimensions dentaires (Tableaux 2, 3), *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. est distinctement plus petit que *Rh. microphyllum*, et vient dans les valeurs faibles de *Rh. hardwickii*. Mais des écarts notables sont notés au sein des formes actuelles, reliés à leurs entités sous-spécifiques et leur vaste dispersion. Un caractère (relativement) inhabituel et frappant des rhinopomatidés est la

disposition sensiblement oblique des dents jugales, d'après leurs reliefs majeurs (e.g., faces mésiales et distales des molaires), dirigés non transversalement sur l'axe général de la rangée, mais plus (*Rh. hardwickii*) ou moins (*Rh. microphyllum*) nettement en oblique vers l'arrière et l'extérieur. Ce caractère n'est pas directement repérable pour une forme représentée par des dents isolées, comme *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. mais il y est présent, corroboré par la structure de m3. Chez les actuels, observables à l'état complet, il apparaît clairement lié à la divergence des deux rangées dentaires vers l'arrière, plus forte chez les rhinopomatidés qu'elle ne l'est habituellement dans les autres groupes. Un autre caractère particulier est celui de la branche montante, à la fois très haute et redressée, et très étroite (latéralement) dans sa partie haute.

Denture supérieure

Incisive. L'unique incisive supérieure des *Rhinopoma* actuels, à peine émergente de la gomme, n'est pas représentée pour l'espèce fossile; elle y était vraisemblablement présente.

Canine. Une ressemblance d'ensemble existe entre *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. et les *Rhinopoma* actuels, dans: la relative minceur transversale, la planéité de la face linguale (n.b.: l'implantation du croc étant sub-faciale; les termes labial ou lingual gardent ici leur sens littéral), et l'absence ou nette réduction des reliefs cingulaires. *Rhinopoma microphyllum* présente néanmoins divers traits distinctifs en regard de *Corbarhina handae* n. gen., n. sp.: l'incurvation générale du croc y est davantage marquée; la crête distale, pourvue à l'extrémité d'une faible cuspule, est bien différente de la forte saillie pointue de *C. handae* n. gen., n. sp.; son inflexion basale est plus prolongée en arrière; des vestiges cingulaires, de relief variable, sont présents dans la région linguale-mésiale et labiale-distale, moindres ou absents chez *C. handae* n. gen., n. sp. La face labiale du croc est partagée, sans crête marquée, entre un plan mésial étroit et un plan labio-distal plus large, et faiblement déprimé. *Rhinopoma hardwickii* est plus proche de *C. handae* n. gen., n. sp. sur ces quelques aspects, notamment par la section plus régulièrement convexe de la face labiale; l'incurvation générale y est marquée, quoique variablement.

Prémolaires. P2 et P3 sont perdues chez les actuels (fait d'évolution chez un genre réputé très primitif!), et la P4 vient au contact de la canine. Quoique non établie pour *C. handae* n. gen., n. sp., cette perte est vraisemblable d'après le fort développement du parastyle de P4, qui simule une prémolaire antérieure, et en occupe la place.

P4. Elle est nettement élevée chez les formes actuelles, intermédiaire entre la canine et les molaires. Sans laisser juger de la variabilité, le spécimen de *C. handae* n. gen., n. sp. paraît de semblable hauteur relative. Il ressemble à la P4 des actuels par sa découpe générale, en particulier par la projection en avant du lobe parastylaire, étroit et allongé. Il en diffère nettement par certains aspects, comme suit:

1) chez *Rh. microphyllum* et *Rh. hardwickii*, le protocône est plus consistant, nettement écarté de la base du paracône, et il s'y relie par une crête (préprotocrête), absente chez *C. handae* n. gen., n. sp., où le faible protocône est jointif à la base même du paracône; et 2) le talon se développe en un lobe distal bien distinct chez *C. handae* n. gen., n. sp. Chez *Rh. microphyllum* et *Rh. hardwickii* l'ample encoche entre talon et post-paracrête n'est pas présente, ou faiblement, rendant le bord distal plus droit et transversal; la part de la variation (inconnue) chez *C. handae* n. gen., n. sp. ne saurait effacer totalement cette différence.

M1 et M2. Chez *Rh. microphyllum* et *Rh. hardwickii* le bord labial est bien découpé: bi-ectoflexus marqué, et mésostyle saillant. *C. handae* n. gen., n. sp. a la même structure, moins accentuée. Semblablement, l'ectolophe est moins profond chez *C. handae* n. gen., n. sp. que chez les espèces actuelles, et cet écart est plus sensible sur M1. Au protocône, la postprotocrête des espèces actuelles perd de son relief sur M1, de façon sujette à variation, et sur ce point *C. handae* n. gen., n. sp. est plus conservateur. Cette crête est plus marquée et plus constante sur M2. Chez *C. handae* n. gen., n. sp. et chez les espèces actuelles: le talon est semblablement développé, plus ample et plus prolongé distalement sur M1 que sur M2. Son attache linguale est à mi-hauteur du protocône, plus basse sur M2. Dans la variation observée, sur M1 surtout, elle peut se faire directement au sommet du protocône, et dans ce cas la postprotocrête est résorbée. L'attache labiale du talon est au niveau de l'origine linguale du métacône, un peu plus labiale pour M1 que pour M2. Dans son ensemble, cette structure chez les rhinopomatidés, fossiles et actuels, est fortement réminiscente de celle d'un emballonuridé typique, comme illustrée par le genre fossile classique du Quercy *Vespertiliavus* Schlosser, 1887 et ses diverses espèces récemment définies (Maitre 2008), et elle a bien peu à voir avec celle d'un rhinolophoïde! Chez les espèces actuelles, de même que chez *C. handae* n. gen., n. sp., la M2 se différencie de M1 par: sa plus grande transversalité; les proportions de l'ectolophe; le bord labial moins oblique; la moindre projection du talon.

M3. Celle de *C. handae* n. gen., n. sp. n'est pas documentée dans le matériel disponible.

TABLEAU 1. — Éléments des rangées supérieure et inférieure de *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. de Baixas, Pyrénées-Orientales, France, caractéristiques et dimensions (en mm). Abréviations : **n°**, numéro de catalogue du spécimen ; **rang**, nature du spécimen (**C** ou **c** pour canine supérieure ou inférieure ; **P** ou **p** pour prémolaire ; **M** ou **m** pour molaire) ; **Lat.**, latéralité ; **dex.**, dextre ; **sen.**, senestre ; **us.**, état d'usure ; **u1**, usure nulle ou faible ; **u2**, usure moyenne ; **u3**, usure forte ; **k**, éléments cassés, mesure impossible ; **més.**, mésostyle ; **mé.**, métacone ; **méts.**, métastyle ; **pa.**, paracône ; **R. ant.**, racine antérieure ; **t.**, teinte naturelle ou artificielle ; **e**, claire ; **f**, brune ; **g**, noire ; **h**, métallisée ; **Lo.**, longueur latérale ; **La.**, largeur transversale ; **h**, hauteur.

n°	rang	Lat.	us.	k	t.	Lo.	La.	H	n°	rang	Lat.	us.	k	t.	Lo.	La.	H
Denture supérieure									Denture supérieure (suite)								
1	M2	sen.	u1	–	f/h	1,76	2,21		34	M2	dex.	u3	–	e	1,83	2,15	–
2	M2	sen.	u3	–	e	1,82	2,24		35	P4	dex.	u3	–	h	1,26	1,27	–
3	M2	sen.	u1	–	e	1,88	2,13		36	C	dex.	u2	–	h	1,33	0,75	2,01
4	M2	sen.	u3	–	e	1,81	2,22		37	C	dex.	u2	–	h	1,35	0,81	1,95
5	M2	sen.	u3	–	?	1,78	2,22		38	C	dex.	u1	–	g	1,36	0,74	2,11
6	M2	sen.	u1	–	e	1,94	2,33		39	C	dex.	u2	racine	e	1,19	0,71	1,88
7	M2	sen.	u1	–	e	1,62	2,16		40	C	dex.	u2	–	f	1,14	0,67	1,62
8	M2	sen.	u3	méts.	e	1,72	k		41	C	sen.	u3	apex	e	1,28	0,74	k
9	M2	sen.	u3	–	?	1,81	2,16		42	C	sen.	u3	–	h	1,14	0,65	1,89
10	M2	sen.	u2	–	g	1,71	2,11		43	C	sen.	u1	racine	e	1,23	0,71	2,09
11	M2	sen.	u1	méts.	e	1,75	k		44	C	sen.	u2	apex	f	1,29	0,71	k
12	M2	sen.	u2	pa., mé.	e	1,61	2,02		45	C	sen.	u1	racine	f	1,38	0,73	2,11
13	M2	sen.	u3	–	?	1,63	2,09		46	C	sen.	u2	apex	e	1,31	0,71	2,19
14	M2	sen.	u2	–	?	1,81	2,17		Denture inférieure								
15	M2	sen.	u1	–	e	1,74	2,17		47	c	dex.	u1	apex	g	0,82	0,64	k
16	M2	sen.	u2	–	e	1,83	2,35		48	c	sen.	u1	racine	f/h	0,85	0,66	2,03
17	M1	sen.	u1	–	e	1,83	2,08		49	c	dex.	u2	–	f/h	0,87	0,53	1,67
18	M1	sen.	u2	–	h	1,94	2,12		50	p2	dex.	u1	–	e/h	0,96	0,44	–
19	M1	sen.	u2	–	e	1,81	2,06		51	p4	dex.	u1	–	f/h	1,11	0,67	–
20	M1	sen.	u3	–	e	1,78	1,93		52	p4	dex.	u1	r.ant.	e	1,01	0,61	–
21	M1	sen.	u2	–	e	1,72	2,01		53	p4	dex.	u2	–	f/h	1,16	0,65	–
22	M1	sen.	u2	me-méts	f	k	k		54	p4	sen.	u1	r.ant.	f	1,09	0,65	–
23	M1	sen.	u2	–	f	1,87	2,07		55	p4	sen.	u2	–	e	1,08	0,68	–
24	M1	sen.	u2	–	e	1,94	1,98		56	p4	sen.	u1	–	e	1,06	0,65	–
25	M1	sen.	u2	–	f	1,83	2,05		57	m1-2	dex.	u1	–	f	1,67	1,36	–
26	M1	sen.	u3	–	e	1,81	1,95		58	m2	sen.	u1	–	e	1,54	1,42	–
27	M1	dex.	u1	–	e	2,01	2,13		59	m2	sen.	u2	–	e	1,55	1,29	–
28	M1	dex.	u1	–	e	1,86	2,09		60	m1	sen.	u1	–	f/h	1,59	1,31	–
29	M1	dex.	u1	–	f/h	1,82	2,11		61	m2	sen.	u1	–	e/h	1,54	1,41	–
30	M2	dex.	u2	–	e	1,71	2,14		62	m1-2	sen.	u1	–	e	1,61	1,32	–
31	M2	dex.	u3	–	h	1,73	2,24		63	fg.md.	dex.	u2	–	f/h	–	–	–
32	M2	dex.	u2	–	g	1,81	2,28		63	m2	dex.	u2	–	f/h	1,61	1,21	–
33	M2	dex.	u3	–	f	1,91	2,31		63	m3	dex.	u2	–	f/h	1,39	1,05	–

Denture inférieure

Incisives. Elles ne sont pas représentées dans le matériel fossile. Les *Rhinopoma* actuels en possèdent deux par demi-rangée, à couronne pectinée trifide. Il en allait vraisemblablement de même chez *C. handae* n. gen., n. sp.

Canine. Cet élément en stylet aigu est structurellement identique chez *C. handae* n. gen., n. sp. et les espèces actuelles, mais chez ces dernières le croc est nettement arqué, mieux différencié, plus étendu basalement. Les crêtes séparant les trois faces du croc

sont bien marquées chez *Rh. microphyllum*, et de même le prolongement basal distal, étendu, pourvu d'un cingulum et d'une cuspile, éventuellement aiguë. Chez cette espèce et chez *Rh. hardwickii*, le cingulum lingual, plus ou moins développé, peut former une cuspile à son extrémité mésiale.

p2. Cette dent uniradiculée, de profil conique simple, sub-symétrique, plus longue que large, bordée d'un cingulide régulier, saillant aux extrémités, est représentée pour *C. handae* n. gen., n. sp. Implantée obliquement chez les actuels, dans un axe mésio-

lingual-disto-labial : il en allait vraisemblablement de même chez *C. handae* n. gen., n. sp. Généralement p2 est plus courte et plus basse que p4, mais la variation est forte chez *Rh. microphyllum*, jusqu'à une p2 plus longue (spécimen a, Tableau 2) et pratiquement aussi haute que p4 (spécimen c, Tableau 2). Chez *Rh. hardwickii* la p2 est plutôt régressée dans ses proportions, et ses cuspules sont réduites.

p4. Comme la précédente qu'elle chevauche partiellement, la p4 biradiculée a une disposition quelque peu oblique sur l'axe de la rangée. Chez *Rh. microphyllum* sa hauteur est intermédiaire entre celles de la canine et des molaires, et il n'y a pas de différence structurelle marquée avec *C. handae* n. gen., n. sp. Chez *Rh. hardwickii* par contre, la cuspide principale tend à être aiguë et styloforme, ressemblant ainsi à la canine, et sa fonction de poinçon est nettement indiquée. Sur ce point, vraisemblablement lié pour *Rh. hardwickii* à une spécialisation alimentaire, *C. handae* n. gen., n. sp. est plus rapproché de *Rh. microphyllum*, au régime présumé plus généraliste.

m1-2. Ces molaires sont semblables pour *C. handae* n. gen., n. sp. et les espèces actuelles : par le faible relief du cingulide labial, la structure nettement nyctalodonte, l'entoconide relativement fort, isolé ou relié par une crête au métaconide (les deux situations simultanément présentes sur certains spécimens). La différence entre m1 et m2 est plus marquée chez les formes actuelles, de façon classique par l'ouverture un peu plus grande du trigonide, la paracristide de m1 plus basse, mais rarement coudée, et le débord labial plus important du talonide de m1. Chez *C. handae* n. gen., n. sp., il est éventuellement difficile de statuer sur le rang m1 ou m2 d'une molaire inférieure isolée. Chez les actuels (surtout *Rh. microphyllum*) la crête de l'entoconide ou l'hypoconulide au métaconide est plus affirmée, et généralement le cingulide plus distinct. Sur ce dernier point, *C. handae* n. gen., n. sp. est plus proche de *Rh. microphyllum*.

m3. La nette obliquité d'ensemble du talonide, donnée chez *C. handae* n. gen., n. sp. par le bord lingual et la direction générale de la cuvette, en

elle-même peu réduite dans ses proportions, se retrouve chez *Rh. hardwickii*, et semblablement (mais variablement) la conservation des cuspidés, notamment l'hypoconulide, projeté distalement. Chez *Rh. microphyllum* le talonide de m3 peut présenter une réduction, éventuellement importante, notamment une disruption de la crête linguale, singularisant l'hypoconulide. Dans la rangée inférieure, l'obliquité mentionnée plus haut positionne le talonide de m3 dans l'axe fonctionnel de la rangée, compensant ainsi l'obliquité générale liée à l'écartement des mâchoires (Fig. 5K). Le fait que la m3 de *C. handae* n. gen., n. sp. présente cette déviation du talonide traduit la réalité de l'écartement distal accentué des deux rangées, caractère évolué distinctif, tôt acquis chez les rhinopomatidés, comme bien montré par *Corbarhina handae* n. gen., n. sp.

Conclusion

Au total, la comparaison morphologique dentaire de *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. avec les deux espèces actuelles majeures du genre *Rhinopoma* témoigne d'une répartition mosaïque des caractères : à côté du fond commun, certains caractères de *C. handae* n. gen., n. sp. sont retrouvés (en plus grande proportion) chez *Rh. microphyllum*, et d'autres chez *Rh. hardwickii*. Une divergence plus significative vient de la spécialisation de *Rh. hardwickii* par sa P4 à tendance styloforme, accroissant la fonction perforante et décorticante de la denture antérieure, signe d'une présumable spécialisation alimentaire.

EMBALLONURIDÉS

Le débat courant des affinités et relations phylogéniques de *Rhinopoma*, et par extension des rhinopomatidés, entre autres leur relation phylogénique alléguée (e.g., Simmons 2005) avec les rhinolophoïdes, rend importante et significative la comparaison contradictoire du taxon ici décrit avec les emballonuridés. Celle-ci prend en compte les formes actuelles, et les fossiles bien documentés, et si possible indisputés. Comme souligné par Miller (1907: 84), le concept familial original est celui de Gervais (1855). Les classifications les plus stables et opérationnelles sont celles, proches, de Miller (1907) et Hill & Smith (1984). La plus grande diversité générique est celle des emballonuridés

TABLEAU 2. — Dimensions dentaires de : *Corbarhina handae* n. gen., n. sp., Miocène de Baixas, *Rh. microphyllum* Brünnich, 1782 et *Rh. hardwickii* Gray, 1831, d'après des spécimens de diverse provenance géographique et collections. Abréviations : a-j, voir références muséologiques de l'Annexe 1 ; u, donnée hors d'accès ; *, valeurs moyennes.

valeurs (mm)	<i>C. handae</i>										
	n. gen., n. sp.	<i>Rh. microphyllum</i>				<i>Rh. hardwickii</i>					
	Baixas M*	Maur a	Maur b	Inde c	Inde d	Inde e	Inde f	Inde g	Inde h	Inde i	Afgh. j
i1-m3	u	8,73	8,61	9,28	9,05	7,81	7,51	7,51	7,72	7,05	7,56
c-p4	u	3,01	2,95	3,18	3,11	2,84	2,48	2,58	2,51	2,94	2,27
c-m3	u	8,03	7,98	8,54	8,32	7,13	6,87	6,97	6,98	6,51	6,67
p4-m3	u	6,13	6,24	6,41	6,52	5,41	5,38	5,42	5,49	5,12	5,41
m1-m3	u	5,15	5,15	5,49	5,43	4,45	4,49	4,51	4,53	4,23	4,44
m2-m3	2,85	3,35	3,48	3,37	3,59	2,95	3,01	2,91	3,01	2,81	3,07
c Lo	0,85*	1,08	1,11	1,17	0,79	0,97	0,91	0,78	0,62	0,59	0,84
c la	0,61*	0,81	1,01	1,02	0,81	0,77	0,65	0,65	0,64	0,59	0,65
c h	1,85*	2,68	2,29	2,91	2,53	2,31	1,94	1,92	1,76	1,73	1,88
p2 Lo	0,96	1,28	1,07	1,38	1,12	0,83	0,72	0,84	0,76	0,64	0,81
p2 la	0,44	0,59	0,51	0,76	0,51	0,61	0,59	0,46	0,53	0,46	0,52
p4 Lo	1,10*	1,22	1,24	1,27	1,29	1,15	0,99	1,04	1,04	1,05	1,01
p4 la	0,68*	0,79	0,76	0,84	0,85	0,79	0,72	0,67	0,63	0,62	0,69
m1 Lo	1,59*	1,78	1,86	1,96	2,01	1,66	1,62	1,78	1,69	1,57	1,48
m1 la	1,31*	1,49	1,61	1,69	1,56	1,41	1,38	1,28	1,26	1,24	1,54
m2 Lo	1,56*	1,86	1,99	1,99	1,99	1,71	1,74	1,77	1,69	1,61	1,61
m2 la	1,33*	1,41	1,55	1,62	1,47	1,39	1,29	1,26	1,24	1,26	1,34
m3 Lo	1,37*	1,66	1,64	1,71	1,73	1,43	1,47	1,42	1,45	1,33	1,46
m3 la	1,15*	1,15	1,25	1,37	1,29	1,15	1,11	1,04	1,05	1,14	1,31
C-P4	u	2,87	2,91	3,31	3,23	2,79	2,46	2,61	2,61	2,52	u
C-M3	u	7,25	7,41	7,65	7,55	6,47	6,26	6,37	6,49	6,02	u
P4-M3	u	5,77	6,01	6,25	6,05	5,09	5,12	5,13	5,16	4,82	u
M1-M3	u	4,44	4,61	4,82	4,61	3,91	3,85	3,84	3,99	3,66	3,84
C Lo	1,26*	1,79	1,69	1,91	1,91	1,59	1,32	1,43	1,28	1,17	u
C la	0,72*	0,86	1,09	0,99	0,84	0,73	0,82	0,83	0,74	0,79	u
C h	1,98*	2,82	2,31	3,07	2,28	2,52	2,01	2,08	2,11	2,18	u
P4 Lo	1,26*	1,61	1,52	1,53	1,62	1,36	1,32	1,36	1,28	1,21	u
P4 la	1,27*	1,61	1,52	1,51	1,77	1,36	1,39	1,39	1,31	1,27	u
M1 Lo	1,89*	2,01	1,91	2,11	2,01	1,74	1,64	1,77	1,85	1,62	1,63
M1 la	2,05*	2,17	2,24	2,48	2,29	1,98	1,98	2,09	1,96	1,87	2,03
M2 Lo	1,85*	1,93	1,98	1,95	1,93	1,61	1,97	1,56	1,71	1,49	1,57
M2 la	2,20*	2,41	2,57	2,63	2,63	2,29	2,21	2,11	2,12	2,09	2,12
M3 Lo	u	1,08	1,03	1,03	0,99	0,82	0,91	0,76	0,91	0,76	0,83
M3 la	u	2,13	2,22	2,25	2,35	1,87	1,93	1,75	1,85	1,76	1,75

du Nouveau Monde (neuf à dix genres suivant les classificateurs), variablement répartis entre les deux tropiques. Ceux de l'Ancien Monde, également inter-tropicaux, comptent trois genres : *Taphozous* Geoffroy Saint-Hilaire, 1818 (incl. *Saccolaimus*) montrant la plus vaste répartition, de l'Afrique à l'Australie, les deux autres à dispersion plus restreinte et plus insulaire (Hill & Smith 1984).

La forme fossile classique, *Vespertiliavus*, pluri-spécifique, jusqu'ici connue seulement d'Europe, est richement représentée par différentes lignées de

l'Eocène moyen à l'Oligocène supérieur dans le vaste contexte paléokarstique du Quercy, SW France (révision extensive *in* Maitre [2008]). D'autres formes anciennes sont décrites d'Europe, notamment *Tachypteron* Storch, Sigé & Habersetzer, 2002 de Messel, faisant remonter l'ancienneté emballonuride à l'Éocène moyen basal (Storch *et al.* 2002). À son sujet, l'information dentaire reste partielle et ambiguë : des caractères emballonurides (e.g., canines fusiformes sans cingulum) contrastent avec des caractères plus généralisés (trois prémolaires

inférieures, dont une p3 biradiculée consistante; force des cingulides des dents jugales; molaires supérieures pourvues d'un talon fuyant, effilé, mais non étalé ni creusé). Les caractères squelettiques du membre antérieur sont plus déterminants dans le sens emballonuride. De nombreuses espèces d'emballonuridés sont récemment décrites du Paléogène ancien d'Afrique du Nord (Ravel 2012). *Eppsinyceris* Hooker, 1996, de l'Éocène inférieur d'Angleterre (Hooker 1996), connu à ce jour par une branche jugale de mandibule, bien lisible pour la rangée droite p3-m3, est sujet à doute pour certains auteurs, d'où son report dans un ensemble ancien hétérogène (Smith *et al.* 2012). Cependant la morphologie des dents jugales est bien compatible pour un emballonuridé ancien (option ici privilégiée, à l'opposé de ces récents auteurs, ceux-ci arguant du principe de non-prise en compte de tels chiroptères anciens, au titre ancestral imprécisé, ou dénié de leur part). *Dhofarella* Sigé, Thomas, Sen, Gheerbrandt, Roger & Al-Sulaimani, 1994, de l'Oligocène inférieur d'Oman, est un emballonuridé très typique, plus progressif que *Vespertiliavus* dans la direction de *Taphozous* (Sigé *et al.* 1994). Une espèce plus petite, de l'Éocène terminal d'Égypte, est attribuée à *Dhofarella* (Gunnell *et al.* 2008). *Taphozous* est connu à l'état fossile du Miocène inférieur d'Afrique orientale (Butler 1984), et d'un remplissage paléokarstique sub-contemporain des Corbières, S-France (Legendre 1980).

La présente comparaison se fera :

- 1) notamment avec *Vespertiliavus*, bien documenté et l'objet d'une révision systématique récente (Maitre 2008), et qui apparaît comme une forme généralisée plausible;
- 2) sur des points particuliers avec les autres formes fossiles attribuées;
- et 3) avec les emballonuridés actuels.

Denture supérieure

Incisives. L'incisive supérieure n'est pas documentée chez *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. Les espèces actuelles en possèdent généralement une, très petite. Deux incisives styliformes sont présentes chez *Tachypteron*, comme chez l'actuel *Emballonura* Temminck, 1838, et une seule chez les autres emballonuridés actuels, petites et dépassant à peine l'épaisse

gomme labiale. La situation réelle n'est pas établie pour *Vespertiliavus*, ni *Dhofarella*. Compte-tenu des aspects conservateurs de *Vespertiliavus*, l'échancrure antérieure du palais, entre les canines, est suffisante pour que la lame nasale prémaxillaire porte chez ce genre deux incisives styliformes par rangée; néanmoins cela reste une hypothèse.

Canine. Comme les rhinopomatidés, les emballonuridés ont un croc maxillaire simple, puissant et arqué chez les grandes formes (*Tachypteron*, *Vespertiliavus*, *Taphozous*), ou relativement droit et peu élevé, comme celui d'*Emballonura*. Les seules crêtes marquées sont celles qui délimitent la face mésio-labiale, de section bien convexe, et la face linguale, très plane. Le cingulum, sur les deux faces, est plus ou moins net, plus accentué et plus ascendant lingualement chez *Taphozous*, moindre ou effacé chez *Vespertiliavus* et *Tachypteron*, portant à des degrés variés des spicules aux angles mésial et distal (e.g., *Emballonura*, *Coleura* Peters, 1867). Les rhinopomatidés, et particulièrement *Corbarhina* n. gen., reproduisent cette morphologie, encore simplifiée par une moindre épaisseur du croc, et par la régression ou disparition des reliefs cingulaires, sauf aux angles mésial et distal. Cette morphologie de canine en simple lame ou demi-poinçon est l'une des synapomorphies remarquables des rhinopomatidés et emballonuridés.

Prémolaires. La régression du secteur prémolaire anté-P4 est complète chez *Rhinopoma*. Chez les emballonuridés, *Vespertiliavus* et *Tachypteron* sont conservateurs d'une P2 uniradiculée et une P3 biradiculée, longue, à haute cuspidé. *Taphozous* a une P3 réduite mais encore consistante, pourvue d'une cuspidé différenciée et d'un talon postéro-lingual. Les autres genres actuels de cette famille ont une P3 vestigiale, généralement simple spicule. Dans l'ensemble, sauf le rameau de *Taphozous*, ce secteur prémolaire montre une forte régression. Celle des rhinopomatidés est la plus avancée.

P4. Celle des rhinopomatidés, comme exposé par les formes actuelles et fossiles, où le spécimen de Baixas montre une amplification lobiforme bien marquée du contour occlusal, est construite semblablement à celle des emballonuridés. Cela dans sa

structure principale et ses proportions, où le talon lingual forme une expansion de même forme et rôle occlusal que ceux des molaires. La P4 du *Vespertiliavus* paléogène d'Europe (quoique plus ramassée que chez les rhinopomatidés, particulièrement *Corbarbina* n. gen., et sans les vastes échancrures qui s'y trouvent), est la plus représentative de cette ressemblance. *Taphozous* reste à cet égard très proche de *Vespertiliavus*. Les autres genres, notamment les néotropicaux, montrent à des degrés variables une moindre ampleur du talon lingual, sans échancrures latérales marquées. *Diclidurus* Wied-Neuwied, 1819 a une P4 de type plus laminaire, par la prépondérance et l'étroitesse du paracône.

M1- M2. Une homogénéité morphologique partagée de ces dents est réelle chez les emballonuridés de l'Ancien Monde et du Nouveau, et elle inclut dans une large mesure les rhinopomatidés. Les points communs significatifs sont les suivants :

- 1) la dominante transversale du schéma dentaire ;
- 2) la réduction plus ou moins avancée des préparacête et flanc mésio-labial de M1 ;
- et 3) l'incorporation du talon, bien développé de P4 à M2, dans la surface d'attrition. Ce dernier point demande un développement particulier : ce talon forme une vaste cuvette bordée d'un fort cingulum, qui chez plusieurs genres d'emballonuridés, notamment néotropicaux, inclut un « hypocône », formant butée. Dans cet espace vient en poussée et friction une partie importante du trigonide antagoniste (ceux de m1, m2, m3, pour les talons de P4, M1, M2 respectivement) et, de façon standard, l'hypoconide s'engage dans la profossa des supérieures de même rang (Fig. 6). La part additive de surface broyeuse antagoniste dans l'espace interdentaire, croissante au cours de l'évolution du groupe, depuis au moins l'Eocène moyen avec *Vespertiliavus*, est une autaporphie majeure des emballonuroïdés. Les autres groupes naturels de chiroptères entomophages, notamment les rhinolophoïdés, ne l'ont pas développée, ou l'ont esquissée par un talon plus ou moins projeté. Mais il n'est jamais aussi ample, tendant à réaliser une surface mâcheuse fonctionnelle doublant la profossa, et bordée par un cingulum continu. Cet état et stade évolutif structurel demande à être clairement pris en compte.

TABLEAU 3. — Dimensions dentaires comparées des espèces *C. handae* n. gen., n. sp., *Rh. microphyllum* Brünnich, 1782 et *Rh. hardwickii* Gray, 1831. *, valeurs moyennes ; i-v, intervalle de variation approché, d'après l'échantillon étudié.

valeurs (mm)	<i>C. handae</i>	<i>Rhinopoma</i>	<i>Rhinopoma</i>
	n. gen., n. sp.	<i>microphyllum</i>	<i>hardwickii</i>
	Baixas		
	M*	i-v	i-v
c Lo	0,85*	0,79-1,17	0,59-0,97
c la	0,61*	0,81-1,02	0,59-0,77
c h	1,85*	2,21-2,91	1,73-2,31
p4 Lo	1,10*	1,22-1,29	0,99-1,15
p4 la	0,68*	0,76-0,85	0,62-0,72
m1 Lo	1,59*	1,78-2,01	1,48-1,78
m1 la	1,31*	1,49-1,69	1,24-1,54
m2 Lo	1,56*	1,86-1,99	1,61-1,77
m2 la	1,33*	1,41-1,62	1,24-1,39
m3 Lo	1,37	1,64-1,73	1,33-1,47
m3 la	1,15	1,15-1,25	1,04-1,31
C Lo	1,26*	1,69-1,91	1,17-1,59
C la	0,72*	0,84-1,09	0,73-0,83
C h	1,98*	2,28-3,07	2,01-2,52
P4 Lo	1,26	1,52-1,62	1,21-1,36
P4 la	1,27	1,51-1,77	1,27-1,39
M1 Lo	1,89*	1,91-2,11	1,62-1,85
M1 la	2,05*	2,17-2,48	1,87-2,03
M2 Lo	1,85*	1,93-1,98	1,49-1,97
M2 la	2,20*	2,41-2,63	2,09-2,29

Les emballonuridés néotropicaux partagent un caractère évolué distinctif, dans l'évidement plus ou moins total du bord labial de l'ectolophe, laissant en fort relief le mésostyle, et parallèlement une réduction avancée, parfois presque la résorption, de la préparacête de M1. Alors que les formes paléotropicales, *Taphozous*, *Emballonura*, *Coleura* (et semblablement *Rhinopoma*), et au stade le plus conservateur connu, *Vespertiliavus*, conservent un ectolophe plein ou plus faiblement évidé entre ses crêtes (sinon, à un degré variable, l'encoche pré-mésostyle). D'autre part la tendance fusionnelle des bassins de broyage, profossa et talon postéro-lingual, est généralement avancée chez les emballonuridés néotropicaux, comme elle l'est chez *Taphozous* et *Dhofarella*, alors qu'elle est moins marquée chez *Vespertiliavus* et chez les rhinopomatidés, notamment *Corbarbina* n. gen., qui conservent un relief, posprotocrête plus ou moins vive, séparant la profossa du bassin du talon postéro-lingual (Fig. 3C-E). À cet égard, *Corbarbina* n. gen. sem-

ble rester plus proche de la souche emballonuride que ne le sont les formes récentes. Pour les formes plus anciennes, emballonurides ou alléguées telles, soit l'information fait défaut (*Eppsinycteris*), soit l'apomorphie emballonuride du talon, étalé distalement et creusé en cuvette, n'est pas exprimée (*Tachypteron*).

M3 (et incisives inférieures). Ces éléments sont absents du matériel recueilli de Baixas. Le degré modéré de réduction de m3 induit une situation de même ordre pour M3. Quant aux incisives inférieures: les espèces actuelles de *Rhinopoma* en possèdent deux. Il n'est pas exclu que *Corbarhina* n. gen. en ait eu 3, si l'on considère que *Vespertiliavus*, forme ancestrale plausible à plusieurs égards, possède trois petites incisives pectinées, de même que la plupart des emballonuridés récents, et que par ailleurs *Corbarhina* n. gen. présente quelques aspects conservateurs.

Denture inférieure

Canine. Le stylet très simplifié décrit pour *Corbarhina* n. gen., et tel qu'observable chez les *Rhinopoma* actuels, a son correspondant le plus proche chez *Emballonura*, notamment par la face linguale. Mais labialement le fût est ici moins colonnaire, marqué d'une arête postéro-labiale vive et d'un cingulum labial variablement différencié, complet ou sub-absent. Les structures cingulaires sont davantage soutenues chez *Coleura*. Comme observé chez ses diverses espèces (Maitre 2008), *Vespertiliavus* possède un croc à base plus allongée et très inclinée vers l'arrière, et soutenue par un cingulum lingual bien différencié et complet, alors que le bord basal labial est simplement renflé, mais sans cingulum. Les formes néotropicales actuelles ont une canine inférieure très élançée, en aiguille, à section sub-triangulaire, avec un prolongement basal distal bien marqué, et un cingulum complet (*Diclidurus*) ou plus (*Saccopteryx* Illiger, 1811, *Cormura* Peters, 1867) ou moins régressé, notamment au flanc labial (*Peropteryx* Peters, 1867, *Rhynchonycteris* Peters, 1867).

p2. La prémolaire antérieure uniradiculée de *Rhinopoma* est généralement désignée p2. Cette désignation postule la disparition d'une p3, et la pertinence

à cet égard de Miller (1907: 25, 26) est notable. De fait, si l'on se réfère à une forme ancestrale ou proche-ancestrale plausible, comme *Vespertiliavus*, il existe à ce stade une p3 biradiculée, disposée obliquement, observable dans différentes espèces (Revilliod 1920: fig. 22; Sigé 1995: fig. 1); de même chez *Tachypteron*. Déjà chez *Vespertiliavus* cette p3 est petite, régressée, en comparaison de la p2 uniradiculée et puissante, quasi-autant que p4, et de structure coronaire simple en « chapeau de gendarme ». C'est ce même type morphologique de p2, toutefois plus réduit, qui est conservé chez les emballonuridés modernes et chez les rhinopomatidés, dont *Corbarhina* n. gen., avec des variations mineures (taille relative, bombement relatif, stade de différenciation du bourrelet basal et ses cuspsules mésiale et distale).

p4. Cet élément, important dans son expression évolutive, requiert un développement explicite. Par plusieurs lignées sur une longue durée paléogène (Maitre 2008), *Vespertiliavus* documente abondamment un type ancestral de p4, réminiscent d'une souche ancienne, « yinochiroptérienne », pour l'ensemble emballonuroïde (sensu Miller 1907). *Eppsinycteris* plus ancien n'est pas éloigné de ce schéma (confortant ainsi son attribution « classique », déniée in Smith *et al.* 2012, *v. ante*). Il consiste ici en une dent unicuspidée simple, longue, légèrement plus haute que les molaires. La large face labiale est symétrique, en deux parois sub-planes de part et d'autre d'une crête médiane douce; sa base bilobée est bordée d'un cingulide modéré, venant mésialement sous un parastyliide aigu et, distalement: ceinturant un court rebord transversal. La face linguale est plus redressée, pourvue de cingulides surtout nets mésialement et distalement.

Succédant à ce schéma structural, deux grands types sont distingués au sein des emballonuridés plus récents et actuels. Un premier type original est celui de *Taphozous*: la p4 est différenciée en poinçon, par une cuspidée effilée, de section sub-circulaire, sans crête labiale marquée; elle a une étroite face linguale plane, bordée d'une crête postérieure vive, rejoignant l'angle lingual. Le contour basal rectangulaire est soutenu par un cingulum continu, bilobé sur ses faces latérales.

S'opposant nettement au type *Taphozous*, l'autre type de p4 est commun aux autres emballonuridés, paléotropicaux et néotropicaux. Chez *Emballonura* pris comme exemple : la cuspidé est de section triangulaire ; ses faces, mésio-labiale bombée et linguale sub-plane, sont limitées postérieurement par des crêtes vives, bien inclinées en avant, la labiale rectiligne et la linguale incurvée basalement, qui délimitent un large plan distal, à concavité modérée d'axe médian. Cette surface porte plus ou moins nettement une usure, oblique (du bord lingual haut au labial bas), qui est celle de la friction d'occlusion avec le bord mésial du paracône de P4. Le cingulide est surtout différencié sur les parties antérieures, et relevé autour du rebord postéro-labial et distal, qui reçoit et contraint, avec le précingulide de m1 : l'apex de P4, qui généralement y marque une encoche d'usure. Ce stade structural est retrouvé chez *Coleura*, *Saccopteryx*, *Cormura*, *Rhynchonycteris*, etc, avec toutefois de nettes variations (dans le degré d'inclinaison mésiale de la cuspidé, l'acuité de ses crêtes, le relief ou les projections mésiale ou distale du cingulide). Il est aussi celui de *Diclidurus*, avec ici toutefois une forte originalité dans la présence d'une cuspidé additive en position d'hypoconide, développée sur la crête labiale, et dont une fonction semble être celle de guide dans le contact de P4, son glissement dirigé du côté lingual.

Dans ce contexte bimodal de la variation emballonuroïde, *Rhinopoma*, et c'est clair dès le Miocène inférieur avec *Corbarhina* n. gen., se place et reste, comme certains genres actuels (e.g., *Peropteryx*) : à un stade précoce de la morphologie dominante. *Rhinopoma*, à cuspidé non projetée, crêtes douces et face distale étroite, où le contact de P4 se marque surtout par l'encoche du bord labial distal, est en fort contraste à l'égard de formes plus progressives et divergentes, comme *Emballonura* ou *Diclidurus*.

m1-2. Ces éléments sont moins expressifs de synapomorphies des emballonuridés. Chez *Vespertiliavus* ou *Dhofarella*, le schéma est généralisé, les éléments fondamentaux bien différenciés et proportionnés. Les axes des plis des trigonide et talonide sont transversaux ou modérément et variablement obliques en avant sur l'axe de la rangée, répondant ainsi à l'obliquité de l'ectolophe ; le cingulide labial est différencié, continu, relativement peu saillant, plus mince au niveau du

talonide ; l'hypoconulide est lingual et distal, petit, relié par la postcristide (nyctalodontie) ; l'entoconide est conique et élevé, et l'échancrure pré-entoconide du bord lingual assez longue, profonde et de profil sub-symétrique. Le paraconide, plus petit que le métaconide, est projeté quelque peu mésialement, davantage sur m1 que sur m2. Chez *Eppsinyceris*, taxon réduit à la mandibule-type, l'allure générale emballonuride est plausible, sinon probable (voir toutefois le doute ou l'indécision portés par certains auteurs à l'identité chiroptérienne). Concernant *Vespertiliavus* : le cingulide est plus faible, le trigonide de m1 transversalement plus étroit, l'hypoconulide distal sub-médian, l'entoconide peu consistant, crestiforme, l'échancrure pré-entoconide relativement courte.

Les emballonuridés actuels paléo- et néotropicaux ont un fond morphologique commun des molaires inférieures, dont les traits dominants sont : l'orientation oblique en avant et bien marquée des vallées des trigonide et talonide ; le pincement plus ou moins prononcé des protoconide et hypoconide ; le cingulide présent, rarement soutenu (*Taphozous*), rarement indistinct (*Rhynchonycteris*) ; l'ampleur du bassin du talonide ; la faible différenciation de l'hypoconulide, simple angle disto-lingual plus ou moins net, parfois infime, cependant toujours rejoint par la postcristide (nyctalodontie constante du groupe). Soumis à variation d'un genre à l'autre sont : l'extension labiale plus forte du talonide de m1 (très prononcée chez *Taphozous*) ; l'ampleur et profondeur de l'échancrure linguale pré-entoconide ; la projection en avant de la paracristide de m1 ; le profil bilobé ou non du bord labial et du cingulide. Des morphologies à dominante plésiomorphe sont celles de *Coleura*, *Emballonura*, *Cormura*, *Saccopteryx*, *Peropteryx*, *Balantiopteryx* Peters, 1867, *Cyttarops* Thomas, 1913. Les apomorphies les plus remarquables sont observées :

1) chez *Rhynchonycteris*, par : le fort resserrement des crêtes du trigonide, sans projection mésiale de la préparacrête ; le très large bassin du talonide ; l'échancrure pré-entoconide, sa crête distale aplanie en facette de contact occlusal ;
et 2) chez *Diclidurus*, par : la forte obliquité vers l'avant des faces labiales des trigonide et talonide, et l'importance en longueur et profondeur de l'échancrure pré-entoconide.

Corbarhina n. gen. apparaît sans écarts très marqués avec la morphologie dominante des emballonuridés fossiles et actuels. Il en partage notamment : le débordement labial du talonide, quoique modéré ; la discrétion du cingulide, ici indistinct au niveau du pli des protoconide et métaconide ; la faible différenciation de m1, à peine distincte de m2 au niveau du trigonide ; l'échancrure pré-entoconide modérément longue et profonde ; la jonction de la postcristide avec l'hypoconulide. Pour *Corbarhina* n. gen., les différences tiennent dans : la moindre obliquité des vallées linguales ; l'aspect peu galbé et plus plan des parois labiales ; l'état plus saillant en arrière et moins lingual de l'hypoconulide ; l'ambivalence de la postcristide, nyctalodonte, éventuellement accompagnée (deux cas nets sur sept) d'une jonction additive à l'entoconide. Dans l'ensemble : ces différences dénotent chez *Corbarhina* n. gen. une condition des molaires plus plésiomorphe que celle des emballonuridés actuels.

m3. Pour chaque taxon, cet élément partage les structures et caractères majeurs des m1-2, et il est considéré ici dans ses particularités. La m3 d'*Epsinycteris* est relativement consistante et bien formée. L'hypoconulide et l'entoconide sont confondus en un seul élément distal médian. Le bord lingual du talonide est oblique en direction postéro-labiale. La m3 de *Vespertiliavus* a une morphologie molaire standard, simplement réduite en taille, avec un talonide dans le prolongement axial du trigonide, et peu réduit, sinon dans la hauteur des cuspidés et la moindre différenciation de l'hypoconulide (Maitre 2008). Les emballonuridés récents se départagent en deux groupes :

1) Le premier correspond au seul *Taphozous*. Sa m3, au trigonide standard, comporte un talonide réduit en longueur, largeur, hauteur, où la seule cuspidé distincte est l'hypoconide, ici médian. En procédent une crête oblique s'abaissant vers la base linguale du métaconide, et d'autre part une crête linguale arrondie, sans cuspidés distinctes, qui ferme un bassin ovale très restreint. Le flanc labial du talonide est en outre évidé, et son bord lingual fuyant médialement.

et 2) Le second groupe comprend les autres genres. Ils ont une m3 relativement peu réduite en dimensions

et proportions, conservatrice à l'égard des m1-2. Le bord lingual du talonide est le plus souvent dans le prolongement de celui du protoconide ; plus rarement (e.g., *Coleura*) légèrement oblique médialement. L'hypoconulide n'est généralement pas différencié en tant qu'angle disto-lingual (*Emballonura* excepté), et la postcristide rejoint l'entoconide sur son bord distal. L'échancrure pré-entoconide est ample et bien creusée (particulièrement chez *Rhynchomycteris* et *Diclidurus*).

La m3 du *Corbarhina* n. gen. miocène, comme les deux espèces dominantes actuelles de *Rhinopoma*, est proche par ses proportions et sa morphologie de celle des emballonuridés, notamment les actuels néo+paléotropicaux, à l'exclusive de *Taphozous*. Elle en diffère significativement par l'obliquité généralisée et fortement marquée du bord lingual du talonide, et ainsi le déplacement labial du bassin (Fig. 5J). À première vue l'hypoconulide semble régressé et absent, comme il paraît l'être chez les actuels. En fait l'entoconide serait à peine distinct et vestigial sur la crête linguale, et la cuspidé linguale distale, rejointe par la postcristide, serait en réalité l'hypoconulide (deux spécimens sur les trois disponibles vont dans ce sens ; le troisième est usé).

CONCLUSIONS

ZOOGÉOGRAPHIE

Extension miocène nord-méditerranéenne de l'aire de Rhinopoma

Jusqu'à la découverte récente des *Rhinopoma* aff. *hardwickii* de Grèce égéenne (Hulva *et al.* 2005, 2007), puis la présente étude du *Corbarhina handae* n. gen., n. sp. de Baixas, il n'était pas attendu que ces chiroptères des contrées à dominante aride de l'Ancien Monde tropical soient présents anciennement au Nord de la Méditerranée. Telle est la réalité nouvellement reconnue, qui modifie notre questionnement. Il s'avère courant que nos données et conceptions « classiques » apparaissent restrictives, en deçà de la réalité, celle-ci tôt ou tard surprenante : il convient désormais de concevoir le caractère anciennement étendu de la distribution géographique, après l'initiation du groupe familial (i.e. celui des rhinomatidés). Celle-ci est d'âge paléogène, comme établi par le fossile d'Égypte (Gunnell *et al.* 2008). Il n'y a pas de certitude, mais

du moins une vraisemblance, que cette différenciation soit africaine. Elle semble impliquer une souche bien adaptée aux milieux tropicaux à tendance aride, son expansion nord-téthysienne sur une certaine durée du Néogène inférieur, puis sa restriction progressive au modèle actuel, péri-saharien et circum-indien (Fig. 1), préservant ainsi l'étendue de l'environnement favorable à ces chiroptères.

Tout au moins pour l'Ancien Monde: il pourrait s'agir d'une différenciation suivie d'extension géographique lente, avec colonisation opportuniste des milieux limites, péri-désertiques, réduisant vraisemblablement la compétition, et comportant des extensions sporadiques, voire maintien momentané, dans des zones mixtes, incluant circum-méditerranéenne, par l'Est (zone égéenne au Miocène supérieur, Proche-Orient au Quaternaire), et par l'Ouest (bordure ibérique et roussillonnaise; cette dernière au Miocène inférieur et/ou moyen). La permanence actuelle de *Rhinopoma* au Maroc et en Mauritanie (e.g., Aulagnier & Thévenot 1986) contribue à soutenir cette dernière hypothèse. Cette colonisation nord-téthysienne semble dans une notable mesure paralléliser celle de certains mégachiroptères (Aguilar *et al.* 1986a; Sigé & Aguilar 1987). Ces chiroptères pourraient faire partie du renouvellement faunique important observé chez les mammifères terrestres, lié à des modifications climatiques et/ou paléogéographiques, au cours de la fin du Miocène inférieur (Aguilar *et al.* 1999, 2010).

PHYLOGÉNIE

Affinités emballonuroïdes, versus rhinolophoïdes, des Rhinopomatidés

La morphologie dentaire et l'anatomie osseuse de *Rhinopoma* soutiennent sa proximité des emballonuridés, claire pour les auteurs classiques (e.g., Miller 1907), et son écart prononcé vis-à-vis des rhinolophoïdes.

La diversité de détail de la morphologie dentaire au sein des emballonuridés, groupe pantropical, supporte aisément l'inclusion du type *Rhinopoma*, plus proche à cet égard d'un modèle emballonuride général, plésiomorphe, que certains genres de cette même famille, plus particuliers, plus apomorphes, dans la morphologie dentaire (e.g., *Rhynchonycteris*, *Diclidurus*). D'autres caractères, inobservables à l'état fossile, ont soutenu sa distinction au titre familial (e.g., Miller 1907).

L'important renforcement des ceintures osseuses scapulaire et pelvienne des rhinolophoïdes basiques (hipposidériidés) est attesté depuis le Miocène inférieur (Sigé 1968), et présumablement plus ancien. Cet état évolutif devrait devenir, et sans doute deviendra: contrôlable avec des gisements favorables d'âge paléogène (au Quercy par exemple), où les hipposidériidés sont fortement, sinon majoritairement, représentés au sein des chiroptères (Maitre 2008). Emballonuridés et rhinopomatidés restent, semblablement, à l'écart de ce caractère évolué bien distinctif: le renforcement par soudures des éléments constitutifs des ceintures squelettiques, acquis précocement, et attesté au Miocène dans le groupe-souche des rhinolophoïdes (i.e. hipposidériidés, les rhinolophidés représentant à l'évidence une branche subséquente des premiers). L'approche anatomique des tissus durs, zoologique et paléontologique, conduit à soutenir ici une systématique « établie », et considérer fondé et valable le concept des emballonuroïdes (Weber 1928), groupant emballonuridés et rhinopomatidés.

Tous ces éléments morphologiques ne sont pas en accord avec une interprétation radicalement différente liée aux résultats de la phylogénie moléculaire (mitochondriale), et leur interprétation cladistique rapprochant *Rhinopoma* des rhinolophoïdes (e.g., Hulva *et al.* 2005, 2007).

Remerciements

Le présent mémoire et les travaux de terrain et d'élaboration qui l'ont précédé ont bénéficié d'une mise à disposition d'équipements techniques, informatiques, favorables à la mise en commun de matériaux découverts sur le terrain par l'un des présents auteurs (Pierre Mein), puis sur le long terme par la recherche, découverte, préparation, documentation, communication, étude, comparaison, élaboration, illustration: des documents scientifiques originaux de différentes institutions muséologiques. Les supports logistiques ont été assurés dans le cadre des Universités de Lyon-1 et de Montpellier-2. Les dessins reproduits sont réalisés par Laurence Meslin, (Université de Montpellier). Marguerite Hugueneq, Annemarie Ohler et un rapporteur anonyme sont remerciés pour leurs remarques constructives.

RÉFÉRENCES

- AGUILAR J.-P. 1980. — Rongeurs du Miocène inférieur et moyen en Languedoc. Leur apport pour les corrélations marin-continental et la stratigraphie. *Palaeovertebrata* 9 (6): 155-203.
- AGUILAR J.-P. 1995. — Évolution de la lignée *Megacricetodon collongensis-Megacricetodon roussillonensis* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia) dans le sud de la France. *Palaeovertebrata* 24: 1-45.
- AGUILAR J.-P. 1999. — Les rongeurs de deux sites karstiques du Miocène moyen des Pyrénées-orientales (Sud de la France) avec une nouvelle espèce de *Pseudofahlbuschia* (Rodentia, Mammalia). *Eclogae geologicae Helvetiae* 92: 475-481.
- AGUILAR J.-P., CALVET M., CROCHET J.-Y., LEGENDRE S., MICHAUX J. & SIGÉ B. 1986a. — Première occurrence d'un mégachiroptère ptéropodidé dans le Miocène moyen d'Europe méridionale. *Palaeovertebrata* 16: 173-184.
- AGUILAR J.-P., CALVET M. & MICHAUX J. 1986b. — Découvertes de faunes de micromammifères dans les Pyrénées-Orientales (France) de l'Oligocène supérieur au Miocène supérieur; espèces nouvelles et réflexion sur l'étalonnage des échelles continentale et marine. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, II, 303: 755-760.
- AGUILAR J.-P., ESCARGUEL G. & MICHAUX J. 1999. — A succession of Miocene rodent assemblages from fissure fillings in southern France: palaeoenvironmental interpretation and comparison with Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 145: 215-230.
- AGUILAR J.-P., MICHAUX J., AUNAY B., CALVET M. & LAZZARI V. 2010. — Compléments à l'étude des rongeurs (Mammalia, Rodentia, Cricetidae, Eomyidae, Scuridae) du gisement karstique de Blanquatère 1 (Miocène moyen, Sud de la France). *Geodiversitas* 32 (3): 515-533. <http://dx.doi.org/10.5252/g2010n3a8>
- AULAGNIER S. & THÉVENOT M. 1986. — Chiroptères, in Catalogue des Mammifères sauvages du Maroc. *Mémoires Institut Scientifique, Rabat, Série Zoologique* 41: 1-164.
- BUTLER P. M. 1984. — Macroscelidae, Insectivora and Chiroptera from the Miocene of East Africa. *Palaeovertebrata* 14: 117-198.
- GERVAIS F. L. P. 1855. — *Mammifères. Animaux nouveaux, ou rares, recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud*. Bertrand, Paris, 116 p.
- GUNNELL G. F., SIMONS E. L. & SEIFFERT E. R. H. 2008. — New Bats (Mammalia: Chiroptera) from the Late Eocene and Early Oligocene, Fayum depression, Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (1): 1-11.
- HILL J. E. & SMITH J. D. 1984. — *Bats, a Natural History*. British Museum (Natural History), London, 243 p.
- HOOVER J. J. 1996. — A primitive emballonurid bat (Chiroptera, Mammalia) from the Earliest Eocene of England. *Palaeovertebrata*, vol. jubilé. D. E. Russell, 25: 287-300.
- HUGUENEY M. & MEIN P. 1968. — Les Éomyidés (Mammalia, Rodentia) néogènes de la région Lyonnaise. *Geobios* 1: 187-204.
- HULVA P., HORACEK I. & BENDA P. 2005. — Phylogeography of Rhinopomatidae. Abstracts, Xth European Bat Research Symposium. *Bat Research News* 47: 101.
- HULVA P., HORACEK I. & BENDA P. 2007. — Molecules, morphometrics and new fossils provide an integrated view of the evolutionary history of Rhinopomatidae (Mammalia: Chiroptera). *BMC Evolutionary Biology* 7: 165.
- KOCK D., AL-JUMAILY M. & NASHER A. K. 2001. — On the genus *Rhinopoma* E. Geoffroy 1818, and a record of *Rh. muscatellum* Thomas 1903 from Yemen (Mammalia, Chiroptera, Rhinopomatidae). *Senckenberg Biology* 81: 285-287.
- LAZZARI V. & AGUILAR J.-P. 2007. — Les *Megacricetodon* du gisement karstique Miocène moyen de Blanquatère 1 (Pyrénées-Orientales, Sud de la France): nouvelles espèces, implications biochronologique et phylogénique. *Geobios* 40: 91-111.
- LEGENDRE S. 1980. — Un chiroptère emballonuridé dans le Néogène d'Europe occidentale; considérations paléobiogéographiques. *Geobios* 13: 839-847.
- MAITRE E. 2008. — *Les Chiroptères paléokarstiques d'Europe occidentale, de l'Éocène moyen à l'Oligocène inférieur, d'après les nouveaux matériaux du Quercy (SW France): systématique, phylogénie, paléobiologie*. Thèse de l'Université Claude Bernard, Lyon, 282 p. *Swiss Journal of Paleontology* (in press).
- MCKENNA M. C. & BELL S. K. 1997. — Classification of Mammals Above the Species Level. *Columbia University Press*, New York, 631 p.
- MEIN P. 1958. — Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 5, 1-122.
- MILLER G. S. 1907. — The Families and Genera of Bats. *Bulletin of the United States National Museum* 57, 282 p. <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.55695>
- RAVEL A. 2012. — *Origine et radiations des chiroptères modernes; implication des faunes paléogènes d'Afrique du Nord et d'Asie du Sud*. Thèse, Université Montpellier 2, 327 p.
- REVILLIOD P. 1920. — Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires. 2^e Partie. *Mémoire de la Société Paléontologique Suisse* 44: 63-128, figs 11-46, pls 2, 3.
- SCHLOSSER M. 1887. — Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs und deren Beziehungen zu ihren lebenden und fossilen aussereuropäischen Verwandten Teil. *Beiträge zur Paläontologie von Österreich-Ungarns und des Orients* 6: 1-224.
- SIGÉ B. 1968. — Les Chiroptères du Miocène inférieur de Bouzigues. Étude systématique. *Palaeovertebrata* 1: 63-135.

- SIGÉ B. 1995. — Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. 5. Chiroptères. *Palaeontographica* 236: 77-124.
- SIGÉ B. & AGUILAR J.-P. 1987. — L'extension stratigraphique des mégachiroptères dans le Miocène d'Europe méridionale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, Paris II, 304: 469-471.
- SIGÉ B., THOMAS H., SEN S., GHEERBRANDT E., ROGER J. & AL-SULAIMANI M. 1994. — Les chiroptères de Taqah (Oligocène inférieur, Sultanat d'Oman). Premier inventaire systématique. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 26: 35-48.
- SIMMONS N. B. 2005. — Order Chiroptera, in WILSON D. & REEDER D. M. (eds), *Mammal Species of the World. 3rd Edition*. John Hopkins University Press, Baltimore: 312-529.
- SIMPSON G. G. 1945. — The principles of classification and a classification of Mammals. *Bulletin of the United States National Museum* 85, 350 p.
- SMITH T., HABERSETZER J., SIMMONS N. B. & GUNNELL G. F. 2012. — Systematics and paleobiogeography of early bats, in GUNNELL G. F. & SIMMONS N. B. (eds), *Evolutionary History of Bats. Fossils, Molecules and Morphology. 2*. Cambridge University Press, Cambridge: 23-66, 17 figs.
- STORCH G., SIGÉ B. & HABERSETZER J. 2002. — *Tachypteron franzeni* n. gen., n. sp., earliest emballonurid bat from the Middle Eocene of Messel (Mammalia, Chiroptera). *Paläontologische Zeitschrift* 76: 189-199.
- WEBER M. 1928. — *Die Säugetiere*. Jena, vol. 2, Systematischer Teil (mit Othenio Abel collaboration), XXIV + 898 p.

*Soumis le 1^{er} août 2012;
 accepté le 10 décembre 2013;
 publié le 27 juin 2014.*

ANNEXE 1. — Matériel d'étude et comparaison (spécimens décrits ou consultés; espèces actuelles et fossiles). Abréviations (collections) : **A**, Collection Hélène Jousse, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; **B**, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, coll. Mammifères & Oiseaux (*, coll. André Brosset); **C**, British Museum of Natural History, Londres, Mammal Section; **D**, Université de Montpellier-2, Chiroptères (zoologie et paléontologie); **E**, Musée d'Histoire naturelle de Montauban; **F**, Senckenberg Museum, Frankfurt am Main; **G**, University of New South Wales, Sydney.

RHINOPOMATIDAE

RHINOPOMA MICROPHYLLUM

- A : sans n°, Guelb el Raoui, SW Chinguetti, Mauritanie, momie & squelette (Tableau 2[a]);
- B : 1995-3142, col. F. Colas, Moudjeria, Mauritanie, squelette dissocié (Tableau 2[b]);
- B : 1985-1965 (*), Archa, Inde, crâne & mandibule (Tableau 2[c]);
- B : 1985-1392 (*), Fathepur Sikri, Agra, Inde, crâne & mandibule (Tableau 2[d]).

RHINOPOMA HARDWICKII

- B : 1962-343 B (*), Vigayunagar, Inde, crâne & mandibule (Tableau 2[e]);
- B : 1985-1386-1 (*), Gadami, Inde, crâne & mandibule (Tableau 2[f]);
- B : 1985-1387-221 (*), Gadami, Inde, crâne & mandibule (Tableau 2[g]);
- B : 1985-1388 (*), Hampi, Inde, crâne & mandibule (Tableau 2[h]);
- B : 1902-502 A, col. M. Maindron, Genji, Coromandel, Inde, crâne & mandibule; D : moulages rangées dentaires (Tableau 2[i]);
- C : 68.456, col. Gaisler, Afghanistan, crâne & mandibule; D : moulages rangées dentaires (Tableau 2[j]).

EMBALLONURIDAE

VESPERTILLIVUS

- D & E : *Vespertiliavus*, diverses espèces, anciennes Collections des phosphorites du Quercy; Université de Montpellier; crânes et mandibules.

TAPHOZOUS

- B : *T. (Saccolaimus) peli* 1985-559, dét. P. J. Taylor, Côte d'Ivoire, Afrique, crâne & mandibule;
- G : *T. georgianus*, col. B. Sigé, Probe Cave, N Queensland, Australie; mandibule, humérus, radius (Coll. UNSW);
- D : *T. hackensis*, 042-002, coll. D. Helmer, Euphrate, Proche-Orient, crâne & mandibule.

COLEURA

- B : *C. afra*, 2000-552, coll. P. Bates & M. Pearch, Djibouti, crâne & mandibule.

EMBALLONURA

- B : *E. monticola*, 1975-537, Sihanoukville, Cambodge, crâne & mandibule;
- B : *E. semicaudata*, 1889-31, coll. A. Marche, Seychelles, crâne & mandibule; D : moulages des rangées dentaires.

CORMURA

- B : *C. brevirostris*, 1977-355, coll. Olalla, Bobonaza, Sarayacu, Equateur; D : moulages des rangées dentaires.

PEROPTERYX

- B: *P. trinitatis* 1896-205, coll. J.-M. Pons & J.-F. Cosson, St-Eugène, Guyanne Fr.
- B: *P. m. macrotis* 1952-849; D: moulages des rangées dentaires.

RHYNCHONYCTERIS

- B: *R. naso* 1932-2967, coll. Olalla, Bobonaza, Sara Jaen, Equateur; D: moulages des rangées dentaires.

SACCOPTERYX

- B: *S. bilineata* 1952-844, col. J. M. Schunke, Pucalya, Pérou; D: moulages des rangées dentaires.
- B: *S. bilineata* 1986-571, col. L. Gomez, Pimocha, Rio Bahahoyo, Equateur; D: moulages des rangées dentaires.
- B: *S. leptura* 1952-847, col. J. M. Schunke, Pucalya, Pérou; D: moulages des rangées dentaires.

DICLIDURUS

- B: *Diclidurus* sp. 1903-74 (Anc. Coll. Anat. Comp.); D, idem (043-001): moulages des rangées dentaires.

BALANTIOPTERYX

- F: *B. p. plicata* 133-19, coll. Felten, Hac. Santa Rosa, El Salvador.

CYTTAROPS

- F: *C. alecto* 69 627, coll. H. Stephan u. B. Cock, W. Acarouany, Guyane Fr.