

**MORPHOTYPES DENTAIRES ACTUELS ET FOSSILES DES
CHIROPTERES VESPERTILIONINES
2EME PARTIE : IMPLICATIONS SYSTEMATIQUES ET PHYLOGENIQUES**

par

Henri MENU*

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	79
Rappel des caractères anatomiques des vespertilionidés actuels	80
Implications systématiques et phylogéniques	82
I. Les leuconoïdes	82
1. Les leuconoformes	82
Genre <i>Leuconoe</i> BOIE, 1830 et ses sous-genres	83
Genre <i>Pizonyx</i> MILLER, 1906	89
Genre <i>Perimyotis</i> MENU, 1984	89
2. Les plécotiformes	90
Genre <i>Euderma</i> ALLEN, 1892	91
Genre <i>Plecotus</i> GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1818	91
Genre <i>Corynorhinus</i> ALLEN, 1865	92
3. Position systématique particulière du genre <i>Eudiscopus</i> CONISBEE, 1953	93
II. Les nyctaloïdes	94
1. Les nyctaliformes	95
Genre <i>Pipistrellus</i> KAUP, 1829	95
Genre <i>Glischropus</i> DOBSON, 1875	97
Genre <i>Philetor</i> THOMAS, 1902	98
Genre <i>Scotoecus</i> THOMAS, 1901	99
Genre <i>Nyctalus</i> BOWDICH, 1825	101

* UA 327, CNRS, Institut des Sciences de l'Evolution, USTL, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.
Adresse personnelle : rue des Grands Clos, Cauroy-lès-Hermonville, 51220 Hermonville

Mots-clés : Chiroptères, Vespertilioninés mondiaux, Systématique, Phylogénie

2. Position systématique particulière du genre <i>Lasionycteris</i> PETERS, 1865	102
3. Position systématique particulière du genre <i>Barbastella</i> GRAY, 1821	103
4. Les eptésiformes	104
5. Démembrement du genre <i>Eptesicus</i> RAFINESQUE, 1820 et création d'un taxon nouveau : <i>Nycterikaupius</i> gen. nov.	107
6. Révision des statuts génériques de <i>Ia io</i> et <i>Pipistrellus tasmaniensis</i> , leur rattachement au genre <i>Eptesicus</i> (n. s.)	109
7. Genres dépendant du Premier Ensemble dentaire	111
8. Genres dépendant du Second Ensemble dentaire	112
9. Le complexe <i>Chalinolobus</i> PETERS, 1866 - <i>Glauconycteris</i> DOBSON, 1875	114
10. Considérations sur les Nycticeini TATE, 1942	116
11. Position systématique particulière du genre <i>Scotophilus</i> LEACH, 1821	121
12. Les néoeptésiformes	123
Genre <i>Hypsugo</i> KOLENATI, 1856	123
Genre <i>Tylonycteris</i> PETERS, 1872	125
Genre <i>Mimetillus</i> THOMAS, 1904	125
Le Groupe Collectif : <i>Attalepharca</i> nov.	126
13. Les Lasiurini TATE, 1942	128
Conclusion	132
Grands traits des modalités évolutives dentaires des vespertilioninés	132
Difficultés méthodologiques	132
Incidences systématiques	133
Essai de représentation de la parenté odontologique chez les vespertilioninés actuels	135
Essai d'intégration des données paléontologiques	135
Note sur l'illustration photographique	142
Remerciements	143
Bibliographie	144
Légendes des planches	148

RESUME

La première partie de cette étude était consacrée à la description et à l'analyse des morphologies dentaires des vespertilioninés ; elle conduit à une tentative synthétique de reconsidération des affinités et de la systématique.

Les résultats s'ordonnent par rapport à trois objectifs distincts mais intimement liés: 1 - l'apurement des contenus génériques pour tendre à faire des genres des taxons homogènes susceptibles de représenter les aboutissants de lignées évolutives ; 2 - la recherche du degré de parenté entre les genres actuels afin d'en déduire les possibilités d'origines communes ; 3 - en fonction des éléments précités, mais aussi des tendances évolutives constatées, l'élaboration d'une hypothèse phylogénique modeste et prudente.

De nombreux contenus génériques ont été apurés : le sous-genre *Leuconoe* prend rang de genre, et *Myotis* devient sous-genre du premier ; les espèces myotodontes sont retirées du genre *Pipistrellus* ; *Glischropus* et *Scotozous* tombent en synonymie de *Pipistrellus* ; *Hypsugo* est élevé au niveau générique ; des espèces provenant du genre *Pipistrellus*, constituant un ensemble hétérogène, sont provisoirement rassemblées en un Groupe Collectif : *Attalepharca* nov. ; le genre *Eptesicus* est démembré, les espèces exclues constituent le genre *Nycterikaupius* gen. nov. ; la tribu des Nycticeini est redéfinie après le retrait des genres *Otonycteris*, *Scotoecus*, *Scotophilus* et l'adjonction du genre *Hesperoptenus* ; *Ia io* et *Pipistrellus tasmaniensis* sont mutées dans le genre *Eptesicus* (n. s.) ; *Pipistrellus dormeri* est rattaché au genre *Scotoecus* .

La considération des divers modes évolutifs de II/, principalement, soutient la notion de regroupements de genres en des ensembles dont la valeur est souvent corroborée par la proximité morphologique d'autres dents. Cette tentative est à la base de la distinction des radiations majeures survenues dans l'histoire du groupe.

La schématisation proposée à la fin de ce travail met en évidence la parenté odontologique qui existe entre les genres actuels, et représente l'infrastructure d'une phylogénie présumable. Deux points prépondérants sont à souligner : l'isolement précoce du rameau leuconoïde, les accessions successives à la myotodontie par les formes issues du courant nyctaloïde. Les éléments paléontologiques connus d'après la littérature sont intégrés ponctuellement dans cette trame évolutive, à titre hypothétique.

ABSTRACT

The first part of this study was devoted to a descriptive analysis of teeth morphologies among the vespertilionine bats. This leads now to a tentative synthesis, providing views on the systematics of the group. The results could be seen according to three distinct but closely related purposes : 1 - the sorting of the genera contents in order to conform the genera units to homogeneous taxa that could represent natural issues of evolutionary lineages ; 2 - the investigation of relationships between extant genera in order to infer the possibilities of common origin ; 3 - according to the preceding items and to the observed evolutionary trends, a tentative phylogeny, modest and cautious.

The contents of many genera are sorted : *Leuconoe* is removed from subgeneric to generic position, whereas *Myotis* becomes a subgenus of it ; the myotodont species are cleared away from the *Pipistrellus* genus ; *Glischropus* and *Scotozous* are synonymized within *Pipistrellus* ; *Hypsugo* is raised to the generic level ; some species previously ranged within *Pipistrellus* will form provisionally a collective group, *Attalepharca* nov. ; the *Eptesicus* genus is broken up, the excluded species being grouped within *Nycterikaupius* gen. nov. ; the Nycticeini tribe is defined again after exclusion of *Otonycteris*, *Scotoecus*, *Scotophilus*, and addition of *Hesperoptenus* ; the species *Ia io* and *Pipistrellus tasmaniensis* are removed to *Eptesicus* (n.s.) and *Pipistrellus dormeri* to *Scotoecus*.

Groupings of genera are stated according to the main evolutionary trends of II/. The relevance of these is often warranted by close morphologic similarities of other teeth. This leads to a recognition of the major evolutionary radiations which occurred in the group.

The filiations schematized at the end of the work show the dental relationships observed between the extant genera, and could represent a phylogenic framework. Two major facts are to be underlined : 1 - the early divergence of leuconoids ; 2 - the successive crossings to myotodonty from the nyctaloid flow.

Fossil data from the literature are punctually and tentatively incorporated within phylogenic sketches.

RAPPEL DES CARACTERES ANATOMIQUES DES VESPERTILIONIDES ACTUELS

Tous les vespertilionidés présentent, en commun, les caractères suivants :

- présence de prémaxillaires soudés aux autres parties osseuses du crâne ;
- ischions non soudés ;
- péroné rudimentaire pratiquement non fonctionnel ;
- réalisation d'une articulation à double contact entre l'humérus et l'omoplate ;
- 7ème vertèbre cervicale non soudée à la première dorsale (exception faite des Tomopeatinae) ;
- adaptation au vol très avancée sans toutefois atteindre les possibilités remarquables de la famille voisine des Molossidae ;
- au niveau de la denture, malgré la variété des morphologies déjà acquises et les indéniables tendances évolutives en cours de développement, il subsiste de nombreux caractères non spécialisés qui suggèrent que les possibilités d'évolution de cette famille ne sont pas épuisées.

Classiquement, les vespertilionidés étaient répartis en six sous-familles, mais la mise au point faite par Koopman (1984) réduit leur nombre à cinq. Il nous paraît probable que certaines devront, assez rapidement, être révisées et apurées.

1. Kerivoulinae

Leur sternum court, sur lequel trois ou quatre côtes seulement prennent appui, les différencie de tous les autres vespertilionidés.

Les P2/ et P3/ sont très réduites. Les trois prémolaires inférieures sont standardisées. Les autres dents ne montrent aucun caractère particulier, et la myotodontie est nettement acquise. Tate (1941) s'est appuyé sur la morphologie des prémolaires pour démontrer que les kérivoulinés sont, au niveau de la denture, les moins évolués des vespertilionidés. Cette opinion peut être remise en cause, et la standardisation des prémolaires pourrait résulter d'une évolution particulière, comme cela a été observé sur le vespertilioniné *Pizonyx* par exemple.

2. Miniopterinae

Cette sous-famille homogène ne comporte qu'un seul genre très spécialisé : *Miniopterus*. Le lobe médian du présternum constitue un bréchet élevé et nettement plus fort que chez les autres chiroptères. L'apophyse coracoïde, longue et droite, est dirigée vers l'intérieur ; c'est le seul exemple de cette orientation chez les vespertilionidés. A ces particularités il faut ajouter le remarquable allongement de la seconde phalange du troisième doigt, qui fait que les minioptérinés sont les meilleurs voiliers de la famille

La denture est particulière : un sillon distal caractérise I1/ ; la seconde incisive supérieure est forte ; P2/, très développée et triradiculée, montre l'amorce d'un lobe postéro-interne ; ce même lobe est important sur M1/ et M2/. La rangée inférieure présente une I/3 particulièrement forte et complexe. P/2 et P/3 tendent vers une standardisation morphologique, et les molaires sont nyctalodontes.

La publication de Mein et Tupinier (1977) met en évidence la présence d'une petite prémolaire, placée immédiatement à l'arrière et à l'extérieur de la canine supérieure. L'observation de cette dent vestigiale n'est pas toujours évidente. Cette rectification de la formule dentaire ne nous semble pas prépondérante, et ne justifie pas, à elle seule, l'isolement du genre dans une famille distincte. Toutefois, elle s'ajoute aux nombreuses autres particularités anatomiques dont l'ensemble justifie la distinction du groupe au rang supra-générique.

3. Murininae

Les membres de cette sous-famille sont caractérisés par leurs narines tubulaires s'ouvrant latéralement. Cette particularité n'est pas observée par ailleurs, exception faite du genre *Nyctyneme* (Pteropodidae). On peut s'interroger sur la part qu'ont les convergences (narines tubulaires et fourrure de l'uropatagium) parmi les critères retenus lors de la création de cette sous-famille qui, peut-être, devrait être réduite au seul genre *Murina*. En effet, *Murina* est très proche des Vespertilioninae dont il ne diffère que par le fort développement de P2/, particularité qui ne semble pas devoir être interprétée comme un caractère primitif, mais plutôt comme la manifestation d'une tendance évolutive inverse de celle généralement observée. Par contre, *Harpiocephalus* possède une denture dont le degré de spécialisation est remarquable. P2/ est très développée ; P4/ est plus forte que M1/ ; cette dernière plus volumineuse que M2/ ; M3/ est strictement résiduelle. Ces structures dentaires inhabituelles laissent présumer une évolution indépendante de longue date.

4. Nyctophilinae

Les deux genres qui composent cette sous-famille sont très différents à bien des égards. Ils ont cependant un point commun : le museau est tronqué et les narines s'ouvrent sous un pli cutané semi-circulaire. Chez les *Nyctophilus*, ce pli cutané est surmonté par une très petite et simple feuille nasale. Les opinions quant à la validité de cette sous-famille ont été les plus diverses. Dobson (1878) groupait les deux genres, *Antrozous* et *Nyctophilus*, dans l'ensemble des "Plecotines bats" alors que H. Allen (1893) considérait le second comme proche des vespertilionidés, et faisait dériver *Antrozous* du stock primitif des phyllostomatidés. Miller (1907) a maintenu cette sous-famille parmi les vespertilionidés, sans commentaire particulier. Koopman (1984) fait remarquer que cette sous-famille n'est, à l'évidence, pas valide. Il la supprime et inclut les composants dans la sous-famille des vespertilioninés ; il crée à cet effet deux tribus : les Antrozoïni et les Nyctophilini. Au regard de l'odontologie sa décision apparaît fondée. Malheureusement, cette information nous étant parvenue récemment, il n'était pas possible de réunir rapidement le matériel nécessaire à une étude satisfaisante. C'est pourquoi les deux nouvelles tribus proposées par Koopman ne sont pas comprises dans le présent travail.

5. Tomopeatinae

Cette sous-famille est réduite à un seul genre monospécifique, *Tomopeas*, propre à l'Amérique centrale et du sud. *Tomopeas* diffère de tous les autres vespertilionidés par sa septième vertèbre cervicale soudée à la première dorsale. Selon Miller (1907), *Tomopeas* combine de façon remarquable les caractères vespertilionidés et ceux des molossidés. Le péroné est plus développé que chez les autres vespertilionidés (exception faite de *Tylonycteris*). Les bulles auditives sont en forme de disque. Ces deux derniers caractères se retrouvent chez les molossidés. Par contre, et exception faite des oreilles, la morphologie externe est bien celle d'un vespertilionidé.

6. Vespertilioninae

Ce taxon regroupe un grand nombre de genres. Ceux-ci sont les moins différenciés de la famille, et ils répondent à la définition donnée pour cette dernière. C'est avant tout l'absence de particularité qui justifie leur position de base, centrale et typique, au sein de la famille.

IMPLICATIONS SYSTEMATIQUES ET PHYLOGENIQUES

I. LES LEUCONOIDES

Les leuconoïdes peuvent être divisés en deux groupes distincts, appelés ici leuconoformes et plécotiformes.

Le premier de ces groupes comprend essentiellement les espèces rattachables aux genres *Leuconoe* (incluant *Myotis*), *Pizonyx* et *Perimyotis*. Ce sont les leuconoïdes les plus caractéristiques ; ils répondent à toutes les particularités morphologiques de l'ensemble.

Le second groupe est constitué par trois genres : *Plecotus*, pour l'Ancien Monde, *Corynorhinus* et *Euderma* pour le continent américain. Ils présentent des caractères, dentaires et généraux, plus évolués que ceux du premier groupe.

Les plécotiformes ont été rattachés, non sans hésitation, au rameau leuconoïde parce que les espèces composantes présentent des caractères communs avec les *Myotis* (*auct.*), et que souvent ces caractères ne se retrouvent pas chez les nyctaloïdes. Cette conception était déjà préconisée pour des raisons de morphologie générale par plusieurs auteurs, notamment la proposition de Tate (1942) : "It seems preferable that the Plecotini be regarded instead as a specialized offshoot of the *Myotis* line", retenue d'ailleurs par Handley (1959), qui suppose que l'isolement des plécotiformes a pu se produire au cours de l'Eocène.

Notre opinion sur la parenté entre leuconoformes et plécotiformes est nuancée. Si la parenté paraît incontestable pour les *Plecotus*, des réserves sérieuses peuvent être émises pour les *Corynorhinus*.

Chez les derniers, l'évolution de I1/ ne suit pas le mode évolutif E à F" (I,82)¹, ce qui peut être interprété différemment selon l'importance que l'on attache à ce caractère: soit qu'il est question de la survivance dans le potentiel leuconoïde, et à une époque lointaine, de la possibilité pour I1/ d'évoluer de façon particulière, ce qui pourrait entrer dans le cadre de l'évolution mosaïque ; soit que le mode évolutif suivi par la dent est témoin d'une origine étrangère à la radiation leuconoïde ; dans ce cas, les similitudes des systèmes auditifs relèveraient de la convergence. Dans l'impossibilité présente d'apporter une réponse motivée, nous avons maintenu *Corynorhinus* dans l'articulation systématique des plécotiformes, mais c'est une position provisoire doublée d'une mise en garde aux réviseurs.

1. LES LEUCONOFORMES

Tate, en 1941, a établi des divisions hiérarchisées au sein de la tribu des Myotini (*s. str.*) (en opposition à ses Myotini (*s. l.*), lesquels comprenaient en outre les Plecotini). Ses conclusions sont relativement proches des nôtres, en ce sens que les Myotini (*s. str.*) correspondaient, à très peu près, aux espèces que nous regroupons sous le nom de leuconoformes.

1 - Les références (I, OO ou II, OO) renvoient aux pages correspondantes de la première ou de la seconde partie du travail.

De l'ensemble admis par Tate, nous avons soustrait le genre *Lasionycteris*, à partir des motivations exposées (II, 102), et ajouté le genre *Perimyotis*, créé en 1984, pour l'ex-"*Pipistrellus* " *subflavus* .

Le principal point de litige entre les deux conceptions est relatif à la valeur accordée au taxon *Myotis*, auquel nous préférons *Leuconoe* pour les multiples raisons exposées (II, 84 et suivantes).

Selon notre point de vue, une nouvelle articulation systématique peut être proposée.

Genre *Leuconoe* S.g. *Leuconoe*, sous-genre nominal, incluant :
Selysius, *Isotus*, *Paramyotis* et *Rickettia*
 S. g. *Myotis*
 S. g. *Cistugo*
 S. g. *Chrysopteron*

Genre *Pizonyx*
 Genre *Perimyotis*

Diagnose odontologique des leuconoformes :

I1/	seconde voie évolutive, types E-E" (I,82), exception pour <i>Perimyotis</i> (II, 89) ;
I2/	type A (I,83), morphologie complexe, forte taille, plus large que I1/, exception chez <i>Perimyotis</i> type B (I,84) ;
C. sup.	type actuel A (I,90) ;
P2/-P3/	type A (I,99), morphologie particulière de <i>Pizonyx</i> (II, 89) ;
P4/	type A (I,101), transition entre les types A et B parfois très engagée ;
M1/-M2/	types A et B (I,113 et suivantes), voir morphologie particulière de <i>Perimyotis</i> (II, 89) ;
M3/	type A (I,122) chez les <i>Leuconoe</i> (<i>s. str.</i>) et le s.g. <i>Cistugo</i> ainsi que chez les genres <i>Pizonyx</i> et <i>Perimyotis</i> ; type B (I,122) chez les s.g. <i>Myotis</i> et <i>Chrysopteron</i> ;
I.1-I/2-I/3	morphologies A (I,85), morphologie B pour <i>Perimyotis</i> (I,86) ;
C. inf.	type A1 (I,93) pour l'ensemble, et type A2 (I,94) pour le s.g. <i>Myotis</i> ;
P/2	type A (I,105) ;
P/3	description valable pour tous les vespertilioninés qui en sont porteurs (I,107), voir cependant la morphologie particulière de <i>Pizonyx</i> (II, 89) ;
P/4	type A souvent peu stabilisé (I,108), exception chez <i>Cistugo</i> (II, 88) ;
M/1-M/2	toujours myotodontes (I,119) ;
M/3	types B (I,124) et C (I,125)

Genre LEUCONOE BOIE, 1830 et ses sous-genres

Ce taxon fut créé en 1830 par Boie, pour un groupe d'espèces : "Die Wasserfledermause", lequel comprenait les "*Vespertilio* " *daubentoni* , *nattereri* , *dasycneme* et *mystacinus*. A l'origine, *Leuconoe* avait rang de sous-genre de

Vespertilio. De la révision de Dobson (1878), seuls *dasycneme* et *daubentoni* subsistent parmi les espèces énumérées par Boie, mais une espèce-type n'est pas désignée. En 1904, Thomas admet *Leuconoe* comme sous-genre de *Myotis* ; il en précise aussi l'espèce-type : *daubentoni*. Le problème n'est pratiquement pas abordé par Miller (1907). Puis Thomas, en 1915, dans une révision des espèces indiennes, élève *Leuconoe* au rang de genre. Cette promotion au niveau générique n'est pas suivie d'effets, et Miller et Allen (1928) placent *Leuconoe* dans la liste des synonymes de *Myotis* ; ils laissent entendre toutefois qu'une étude ultérieure mènerait à un nouvel aménagement des structures de *Myotis*, et rappellent à cette occasion l'initiative de Thomas. La dernière révision importante, celle de Tate (1941), définit clairement la division du genre *Myotis* en ses sous-genres devenus classiques, concrétisant de la sorte la restriction apportée à l'importance de *Leuconoe*.

L'étude que nous avons faite conduit, au contraire, à accorder à *Leuconoe* un rôle prépondérant. Cette option qui tend à bouleverser l'ordre établi justifie quelques explications.

Nous avons constaté qu'entre les espèces rapportées au genre *Myotis* (*auct.*) il n'existe pas de différences fondamentales, de telle sorte qu'une seule parmi elles peut être représentative au niveau générique. Toutefois, des particularités sub-génériques sont décelables ; elles permettent de distinguer un ensemble pivot : *Leuconoe*, et des branches secondaires annexes constituées par *Myotis*, *Cistugo* et *Chrysopteron*.

Substituer *Leuconoe* à *Myotis* pose un problème car cela va à l'encontre d'habitudes solidement ancrées. Ce besoin avait déjà été ressenti dans le passé. Miller et Allen (1928) en font mention : "The name *Leuconoe* BOIE would then be available for great mass of species now called *Myotis*". Peut-être faut-il penser qu'ils n'ont pas matérialisé cette notion pour éviter quelques remous au niveau de l'interprétation de la nomenclature. Il ne nous semble plus possible de différer cette mise au point.

Nous étayons notre décision sur des bases qu'il est nécessaire de rappeler succinctement. Préalablement, précisons que les sous-genres *Cistugo* et *Chrysopteron* n'ont pas été inclus dans les considérations qui suivent ; leur indépendance sub-générique sera démontrée (II, 88 et 89). Volontairement, et dans un sens de simplification, les éléments avancés ci-après se résument à une comparaison multiforme entre *Leuconoe*, considéré comme sous-genre nominal et *Myotis* comme sous-genre subordonné.

- *Leuconoe*, incluant, comme nous le proposons, *Selysius*, *Isotus*, *Paramyotis* et *Rickettia*, est représentatif de plus de 90% des espèces rapportées jusqu'alors au genre *Myotis*.
- Ses constituants présentent, sur tous les plans, et particulièrement celui de la denture, une unité compacte de morphologies semblables ou voisines s'enchaînant sans hiatus notable.
- Il existe une discontinuité entre *Leuconoe* et *Myotis* (*s. str.*), notion reconnue par Miller et Allen (1928) : "This group, *Myotis* (*s. str.*) apparently, is not connected by intermediate stages of structure with any other members of the genus".
- Le relatif gigantisme de *Myotis*, l'évolution plus avancée de certaines de ses structures dentaires, ne vont pas à l'encontre d'une origine commune avec les *Leuconoe* (parenté générique), mais matérialisent une évolution marginale et indépendante probablement fort ancienne (indépendance sub-générique).
- Les apports paléontologiques, même les plus anciens, notamment les "*Myotis*" *salodorensis*, *sanctialbani*, *antiquus*, *boyeri* (II, 87), montrent que les *Leuconoe* (*n.s.*) actuels sont les aboutissants parfaits des formes fossiles connues, ce qui n'est pas le cas de *Myotis* (*s. str.*).
- La pénétration en Europe des lignées leuconéennes est largement documentée depuis l'Oligocène, alors que *Myotis* (*s. str.*) n'est rencontré que beaucoup plus tardivement ; il n'était pas présent dans la vague initiale des immigrants. Ces

remarques argumentent la thèse d'un développement indépendant extra-européen, probablement différé, responsable des particularités relevées sur les *Myotis* (*s. str.*) actuels.

Cette accumulation de faits mène à voir en *Leuconoe* (n.s.) les caractères fondamentaux d'un genre homogène et assure aux nombreuses espèces composantes des positions qui les situent dans la continuité morphologique des éléments fossiles disponibles (II, 87). Dans ce contexte, *Myotis* (*s. str.*) ne constitue qu'une branche mineure, non connectable directement au matériel paléontologique. Il semble d'ailleurs aberrant d'admettre, aux termes de la systématique usuelle, que le seul des aboutissants morphologiquement distant des autres soit représentatif du rameau majeur, celui qui a produit les nombreuses formes, moins spécialisées, tant fossiles qu'actuelles, que sont les *Leuconoe* ! *Myotis* (*s. str.*) n'est qu'une lignée déviante du faisceau originel leuconéen

L'espèce-type, *daubentoni*, sélectionnée par Thomas en 1904, dans un contexte plus restrictif, doit être maintenue. Elle correspond à un stade évolutif conservateur.

Sous-genre *LEUCONOE* BOIE, 1830

(Pl. 1, fig. 1 et 2)

Parmi les éléments qui justifient l'accession au rang générique de *Leuconoe*, peut figurer la nécessité d'un genre nominal étoffé, rassemblant les subdivisions arbitraires jusqu'alors admises que sont : *Selysius*, *Isotus*, *Paramyotis* et *Rickettia*, entre lesquelles n'apparaît aucune discontinuité odontologique notable.

Depuis Tate (1941), ces anciens sous-genres étaient définis théoriquement, sur des bases multiples, relatives tant à la morphologie externe qu'à des particularités de la denture. Ces caractères sont tous fluctuants, au point que leur utilisation, même à de simples fins de détermination, n'est pas fiable.

Deux de ces critères différenciateurs étaient particulièrement mis à contribution : la morphologie des molaires supérieures et le rapport entre les longueurs des pieds et tarses. Nos remarques porteront essentiellement sur l'emploi qui a été fait des morphologies cuspidiennes des M1/ et M2/. Une série, bien ordonnée, de mâchoires de *Leuconoe* peut montrer toutes les phases évolutives des molaires supérieures. Mais cette démonstration ne fait que mettre en évidence le développement d'une tendance évolutive, qui peut être constatée chez d'autres genres à forte diversification spécifique. Il est donc question de modifications successives très généralisées, qui se réalisent indépendamment d'autres caractères, partagées par des lignées très différentes. En d'autres termes, les subdivisions sub-génériques construites de cette façon correspondent à des coupures subjectives pratiquées à l'intérieur d'un morphocline.

L'examen que nous avons effectué justifie quelques observations sur ces cloisonnements arbitraires. L'ancien sous-genre *Leuconoe*, dans son sens restreint, était formé d'espèces caractérisées par la présence simultanée d'au moins deux éléments, l'un odontologique, le second relatif à la morphologie générale, et qui sont les suivants :

- a. présence d'un paraconule sur M1/ et M2/ ;
- b. développement du pied qui est plus long que la moitié du tarse

Or, si l'on considère le lot important des espèces rattachées à *Leuconoe* (*auct.*), une triple constatation peut être faite :

- le volume du paraconule est variable à l'intérieur du taxon ou même d'une espèce ;
- les rapports des longueurs du pied et du tarse sont fluctuants ;
- les deux caractères a et b ne sont pas en étroite corrélation

En outre, l'importance du métalophe est sujette à des fluctuations de même ordre. Par suite, la certitude est vite acquise que ces critères, dits déterminants, ont un côté conventionnel. Il est possible de trouver des molaires qui ne présentent plus qu'un paraconule minuscule, mal dessiné, un métalophe en voie d'oblitération. Si, de surcroît,

l'espèce considérée montre un pied dont le développement n'a rien d'excessif, on voit qu'il n'existe entre *Leuconoe* (*auct.*) et *Selysius* aucune discontinuité susceptible de valider la séparation des deux taxons. Les cas litigieux sont nombreux. Nous n'en citerons que deux : *L. brandti*, porteur d'un paraconule mal assuré, mais aussi d'un petit pied ; *L. aelleni*, qui présente un paraconule, alors que le rapport pied/tarse varie de 0,37 à 0,50 (Baud 1979).

Des remarques similaires sont valables pour l'ex-sous-genre *Selysius* BONAPARTE, 1841.

Un *Selysius* idéal montre à la fois les caractères suivants :

- a. molaires supérieures sans paraconule, porteuses d'un métaconule bas mais encore bien indiqué, et d'un métalophe fermant la profossa ;
- b. pied dont la longueur est inférieure à 50% de celle du tarse.

Ici aussi, les morphologies et rapports sont fluctuants, le problème de la limite *Leuconoe* - *Selysius* se retrouve, et à l'autre extrémité de la chaîne les mêmes difficultés sont reproduites pour la limitation *Selysius* - *Isotus*. En fait, *Selysius* concerne les espèces chez lesquelles le processus "régression-perte" des reliefs dentaires accessoires est plus engagé, mais qui s'oriente, sans hiatus, vers les morphologies encore moins conservatrices des espèces regroupées dans le sous-genre *Isotus*.

Les espèces de l'ex-sous-genre *Isotus* KOLENATI, 1856 correspondent, sur le plan dentaire, à des *Selysius* évolués. Le métaconule est en nette régression, les crêtes accessoires absentes ou à l'état de traces, la profossa ouverte vers l'arrière. C'est le constat d'une évolution normale dans l'éventail d'un morphocline, donc la réalisation d'une morphologie qui s'intègre dans le contexte nouveau de *Leuconoe* (s.g. nominal). Une seule particularité secondaire a été relevée : chez les deux espèces concernées, *nattereri* et *thysanodes*, la perte de P3/, sans être courante, n'est pas exceptionnelle. Il faut toutefois préciser que la disparition de cette dent est constatée, en de rares occasions, chez d'autres *Leuconoe*, et qu'elle est spécifiquement fixée chez *L. ridleyi*.

L'ancien sous-genre *Paramyotis* BIANCHI, 1916, est aussi absorbé par *Leuconoe* (*s. str.*). Les caractères dentaires ne sont pas différents. Tout au plus sont-ils un peu plus fluctuants au niveau individuel : le volume du métaconule est variable ; on décèle parfois un vestige de paraconule ; la rangée dentaire est plus longue et, conséquemment, les diastèmes plus importants. A notre sens, l'isolement sub-générique de *Paramyotis* reposait surtout sur les fortes dimensions du pavillon auditif, et l'existence d'une aile courte et large, qui se traduit par un indice de vol légèrement inférieur à ceux des espèces voisines.

L'ancien sous-genre *Rickettia* BIANCHI, 1916, monospécifique, se situe dans le même ensemble évolutif que *Leuconoe* (*s. str.*). Tate (1941) considérait *Rickettia* comme "a progressive offshoot of *Leuconoe*", probablement en se basant sur le très important développement du pied. Dans le même texte, l'auteur précise : "protoconule undeveloped", nous pensons à une erreur d'impression, puisque l'élément en cause (= paraconule) est bien développé, tant sur M1/ que M2/. L'ensemble de la denture est extrêmement proche de celui présenté par *Leuconoe macrotarsus* ; il n'en diffère essentiellement que par la taille. Ces considérations mènent à penser que le sous-genre *Rickettia* complique inutilement la nomenclature, et qu'il doit être placé en synonymie avec *Leuconoe* (*s. str.*).

Après avoir montré que le découpage sub-générique admis jusqu'ici ne donnait pas satisfaction aux zoologistes, il est intéressant de considérer aussi l'opinion des paléontologues.

Si la systématique en vigueur était efficace, on devrait pouvoir rapporter les formes disparues à l'une ou l'autre des subdivisions établies, et cela devrait être particulièrement facile avec les espèces fossiles du Pliocène et du Pléistocène. Or, Kowalski (1956) fait état de difficultés et cite divers exemples de formes ayant des caractères communs à deux sous-genres ou présentant des stades intermédiaires entre

eux. Il va jusqu'à conclure : "The majority, however, of the fossil forms cannot be surely referred to any of the established subgenera".

Il est probable que les formes les plus ancestrales, antérieures à celles que la paléontologie nous a livrées, présentaient toutes une morphologie généralisée des molaires supérieures. Cependant, très tôt, le processus régression-perte du paraconule est entré en action. Non pas uniformément sur des lignées données, mais en agissant ici et là comme on le constate encore chez les actuels. Déjà à l'Oligocène, et d'après la description de Revilliod (1922), *M. salodorensis*, des dépôts stampiens du canton de Soleure (Suisse), montrait une oblitération totale du paraconule. Alors qu'au Miocène, et selon Mein (1964), *M. sanctialbani* VIRET, 1951, décrit sur du matériel de la Grive-Saint-Alban, et *M. antiquus* GAILLARD, 1899 du même gisement, sont porteurs d'un paraconule ; ils diffèrent en cela de *M. boyeri* MEIN, 1964, du Miocène de Lissieu (Rhône) dont la molaire est dépourvue de ce relief accessoire.

Par ailleurs, ce mode évolutif des molaires supérieures n'est pas propre aux leuconofomes. Si le paraconule a maintenant disparu chez les *Pipistrellus*, la phase évolutive suivante, c'est-à-dire la perte des paralophe et métalophe, est visiblement en cours. La modification des structures des molaires supérieures est commune à l'ensemble de la sous-famille ; la progression est différente d'un groupe à l'autre chez les vivants ; c'est donc une constatation qui ne peut apporter des éléments discriminatoires dans un découpage sub-générique.

Paléontologues et néontologues sont confrontés aux mêmes difficultés, et c'est cette unanimité qui nous a convaincu de regrouper, en un taxon homogène, les espèces dispersées dans des sous-genres mal justifiés. Cette mesure nous dégage des structures établies, néfastes parce qu'artificielles, et libère un champ d'action à de futures investigations.

Espèces étudiées : *adversus* ; *aelleni* ; *bechsteini* ; *bocagei* ; *brandti* ; *californicus* ; *capaccinii* ; *chiloensis* ; *dasycneme* ; *daubentoni* ; *davidi* ; *emarginatus* ; *evotis* ; *fortidens* ; *goudoti* ; *leibii* ; *lucifugus* ; *macrotarsus* ; *muricola* ; *mystacinus* ; *nattereri* ; *nigricans* ; *peshwa* ; *ricketti* ; *ridleyi* ; *riparius* ; *rosseti* ; *ruber* ; *siligorensis* ; *thysanodes* ; *tricolor* ; *yumanensis*.

Distribution : mondiale.

Sous-genre *MYOTIS* KAUP, 1829

(Pl. 1, fig. 3)

Ce qui différencie le sous-genre *Myotis* des autres *Leuconoe*, notamment les *Leuconoe* (*s. str.*), est, pour l'essentiel, exposé dans le paragraphe réservé à ces derniers.

Le développement marginal de *Myotis* l'a orienté vers des morphologies différenciées relatives ou non à la denture ; elles sont précisées ci-après.

- Forte taille : l'avant-bras est toujours supérieur à 50 mm, dimensions jamais atteinte chez les *Leuconoe* (*s. str.*), exception faite de "*Rickettia* " *ricketti* et de quelques espèces du sous-genre *Chrysopteron* .
- Crâne massif : son profil dorsal s'élève assez régulièrement du rostre au sommet de la boîte crânienne ; il fait contraste avec celui des *Leuconoe* (*s. str.*) au rostre surélevé et à la boîte crânienne globuleuse.
- Denture robuste : le rapport longueur condylobasale / longueur I1-M3/ est légèrement inférieur à 2, alors qu'il varie de 2 à 2,15 chez les 10 espèces de *Leuconoe* (*s. str.*) qui ont été testées. Paradoxalement, c'est sur *Myotis* que le processus de resserrement au niveau des prémolaires, en particulier les inférieures, est le plus engagé.

- Sur les M1/ et M2/, le métaconule a pratiquement disparu ; sa régression est beaucoup plus nette qu'elle n'est constatée sur *L. nattereri*, le plus évolué sur ce point parmi les *Leuconoe* (n.s.).
- La canine inférieure a été retenue pour l'établissement du type A2 (I,94) : le pilier lingual est remplacé par une crête. La même dent, chez tous les *Leuconoe* (*s. str.*) est rattachable au type A1 (I,93).

Espèces étudiées : *myotis* ; *blythii*.

Distribution : euro-asiatique.

Sous-genre *CISTUGO* THOMAS, 1912

C'est surtout la présence de glandes sur l'aile qui a motivé l'isolement de "*Myotis*" *seabrai* THOMAS, 1912, en vue de créer un sous-genre particulier. Quelques années plus tard, en 1919, Roberts rapportait l'espèce *lesueuri* à ce sous-genre en précisant toutefois qu'il n'avait pas vu les glandes alaires. Il ne peut donc être tenu compte que de *seabrai* pour juger la valeur taxonomique de *Cistugo*.

Les particularités dentaires de *seabrai* s ont minimes : une forte réduction de P2/ et P3/, aussi nette d'ailleurs sur P2 et P3, et non moins forte réduction de P4/, cette dernière ayant même dépassé le stade évolutif caractéristique des leuconoformes. Ces morphologies situent *seabrai* dans une position avancée de la ligne évolutive normale des *Leuconoe* (n.s.). Les molaires supérieures, M1/ et M2/, ont atteint un niveau d'évolution important par le métaconule bas, l'oblitération des paralophe et métalophe, la profossa ouverte vers l'arrière. Toutefois, ce niveau évolutif est encore inférieur à celui réalisé chez *L. nattereri* ou *L. thysanodes*, et à plus forte raison chez les espèces du sous-genre *Myotis*.

Il semble qu'il existe un particularisme des lignées africaines, auquel pourraient être liés les caractères divergents de *Cistugo*. Il apparaît que *seabrai* est suffisamment éloigné des autres *Leuconoe* pour justifier le maintien d'un taxon sub-générique.

Espèce étudiée : *seabrai*.

Distribution : Angola ; Afrique du Sud.

Sous-genre *CHRYSOPTERON* JENTINK, 1910

L'historique du statut sub-générique de *Chrysopteron* montre à quel point il est difficile de définir la position systématique des formes, tant africaines qu'asiatiques, réunies sous ce taxon. L'espèce-type *weberi* fut d'abord rattachée au genre *Kerivoula* par Jentink, en 1890. Puis le même auteur créa pour elle le genre *Chrysopteron* (1910). En 1916, Bianchi proposait le genre *Dichromyotis* pour l'espèce *formosus* et, malgré cette appellation évocatrice, il fallait attendre 1923 pour que Thomas, lors de la description de *hermani*, précisât les relations étroites de cette dernière espèce avec le genre *Myotis* (*auct.*). Pourtant, dans sa révision des kérévoulinés, en 1929, Troughton y incluait toujours les formes rattachables à *Chrysopteron*. En 1941 Tate, enfin, considérait, à juste titre, *Chrysopteron* comme un sous-genre de *Myotis* (*auct.*).

La denture est typiquement leuconoïde. Il faut noter la régression de P4/ qui devient subcarrée, et le gain en hauteur de la canine supérieure par rapport à celle de P4/, alors que la canine inférieure n'a pas amorcé cette évolution. Les molaires supérieures sont morphologiquement voisines de celles de *L. nattereri*. La régression du métaconule, la disposition de la postprotocrista qui cesse au sommet du dit métaconule, déterminent une vallée étroite et profonde ouvrant la profossa vers l'arrière.

Il semble qu'on soit en présence d'un groupe qui évolue séparément des autres leuconoformes. La divergence est encore faible au niveau dentaire, mais la morphologie générale est bien différenciée puisque les *Chrysopteron* sont les seuls leuconoïdes qui possèdent des ailes bicolores. Ce groupe, à répartition géographique vaste et intercontinentale, est homogène ; son maintien au niveau sub-générique nous paraît justifié.

Espèces étudiées : *watasei* ; *welwitschii*.

Distribution : Est et Sud-Est de l'Asie ; Philippines ; Iles de la Sonde ; Angola ; Tanganyika.

Genre *PIZONYX* MILLER, 1906

L'origine leuconoïde de ce taxon est incontestable, et l'unique espèce trouve normalement place parmi les leuconoformes. Toutefois, des tendances évolutives bien particulières ont définitivement éloigné *Pizonyx* des *Leuconoe* (n.s.). Malgré l'absence d'une preuve paléontologique, les particularités morphologiques de *Pizonyx*, ainsi que sa localisation géographique, laissent supposer qu'il évolue indépendamment depuis longtemps.

Sur le plan de l'odontologie, la rupture morphologique avec les autres leuconoformes est nettement réalisée. Les P2/ et P3/ sont standardisées, elles sont allongées et portent une crête distale qui aboutit à une cuspide cingulaire postéro-externe. Les fortes P/2 et P/3 sont identiques entre elles et presque aussi hautes que P/4. La canine inférieure est particulièrement allongée distalement. Les molaires inférieures possèdent un paraconide bas et peu volumineux. Sur M/2 la crista obliqua atteint un point placé très bas sur la couronne sans établir le contact, habituellement observé, avec le côté interne du protoconide. Extérieurement, *Pizonyx* est facilement reconnaissable par le fort développement de ses pieds porteurs d'imposantes griffes, qu'il utilise pour gaffer ses proies. La présence d'une glande alaire est aussi caractéristique.

Miller, en 1906, avait accordé un rang générique à *Pizonyx*, mais l'usage a prévalu de le considérer comme un sous-genre de *Myotis* (auct.). Cependant, toutes les conditions nous paraissent réunies pour rendre à *Pizonyx* sa valeur taxonomique originale.

Espèce étudiée : *vivesi*.

Distribution : zone côtière de la Californie.

Genre *PERIMYOTIS* MENU, 1984

Récemment isolé, ce genre monospécifique est fondé sur l'espèce américaine *subflavus* (CUVIER, 1832), laquelle était, jusqu'alors, rattachée au genre *Pipistrellus*. L'ancien statut générique de *subflavus* était uniquement basé sur la formule dentaire ; l'absence permanente des troisièmes prémolaires, tant supérieures qu'inférieures, étant cause de la méprise.

Lors de sa description originale, le nouveau genre a été rapproché de *Myotis*, en accordant à ce dernier le sens qui lui était alors donné, c'est-à-dire celui d'un grand genre groupant pratiquement l'ensemble des actuels leuconoformes. A l'issue de la présente révision, *Myotis* a perdu de son importance taxonomique, cela du fait de l'accession de *Leuconoe* au niveau générique. Dans ce nouveau contexte, *Perimyotis* est plus proche de *Leuconoe* que de *Myotis*. Le critère de discontinuité entre *Leuconoe* et *Perimyotis* est suffisamment net pour que le dernier soit maintenu comme un genre indépendant.

Les précisions relatives à la morphologie externe et à l'ostéologie ont été données dans la description originale, à laquelle le lecteur est renvoyé. Nous ne rappellerons ici que les particularités odontologiques.

Perimyotis présente des structures dentaires globalement peu éloignées de celles de *Leuconoe* (*s. str.*) ; il s'en sépare cependant par les critères différenciateurs suivants :

- I1/-I2/ Montrent des structures plus simplifiées que chez les autres leuconoformes; l'implantation est particulière : I2/ est située à l'extérieur de l'axe déterminé par la plus grande longueur de I1/ ; la cuspide cingulaire postéro-interne de I2/ est en contact avec la cuspide cingulaire distale de I1/ ; les plus grands axes des deux dents constituent un angle pratiquement droit.
- I/1-I/2-I/3 Ces dents sont réduites en taille, sans trace de relief interne sur aucune d'elles ; les I/1 et I/2 sont disposées bout à bout, mais la présence d'un diastème entre I/2 et I/3 est constante. C'est un cas, très rare chez les vespertilioninés, de réduction des incisives inférieures sans raccourcissement corrélatif au niveau de la mandibule.
- P3/-P/3 Ces dents sont toujours absentes.
- M1/-M2/ La crête interne du paracône est déportée mésialement, sa base fusionne avec la préprotocrista ; cette dernière s'élève brusquement au niveau du point de contact, pour reprendre une disposition normale au-delà de ce point ; l'absence de métaconule est totale ; les pré- et postprotocrista constituent un angle bien marqué au niveau du protocône ; depuis ce dernier, la postprotocrista est directement orientée vers la base de la crête interne du métacône ; une telle morphologie n'est observable que sur *Perimyotis*.

Espèce étudiée : *subflavus*.

Distribution : Amérique du Nord.

2. LES PLECOTIFORMES

Handley (1959, pp. 210-212) a émis l'hypothèse qu'à l'Oligocène les ancêtres des plécotiformes auraient eu une répartition holarctique, qu'une segmentation se serait produite au Miocène, suite à l'établissement de conditions géologiques et climatiques nouvelles, et ces ruptures auraient favorisé les évolutions distinctes menant aux actuels. Dans son "Estimate of Chronological Distribution of Some Vespertilionid Genera" (*op. cit.*, p. 207), le même auteur situe au Miocène une dichotomie isolant *Plecotus* de *Euderma*. Cette prise de position suggestive ne peut être confirmée ou infirmée dans le présent. L'information paléontologique est bien minime pour qu'une phylogénie soit bâtie sur ses seules données !

Sur un autre plan, et dans la même estimation, Handley suppose la subdivision de *Plecotus* en sous-genres différenciés au Pliocène. Or, les documents actuellement disponibles peuvent mener à une interprétation différente. Rabeder (1973) a décrit du Miocène supérieur de Kohfidish (Autriche) un *Paraplecotus* n. sp. plus ou moins proche de *Plecotus crassidens* KORMOS, et des formes polonaises affines. Cette forme présente plusieurs caractères odontologiques nettement plus évolués que ceux des *Plecotus* (*s. str.*) actuels. Dès lors, ces derniers ne peuvent être les descendants directs des *Paraplecotus*, ce qui implique une divergence des deux groupes au moins miocène, et très vraisemblablement antérieure à cette époque. Si l'on accorde une priorité aux considérations odontologiques, et même aux caractères crâniens qui sont connus, on est amené à situer les *Paraplecotus* dans l'ensemble confus des lignées dont certaines menèrent à *Corynorhinus*. Les fossiles directement rattachables aux *Plecotus* vrais sont inconnus, si l'on excepte le matériel pléistocène. La logique voudrait que la forme

ancestrale des *Plecotus* vrais soit paléarctique et que les espèces actuelles, euroasiatiques et nord-africaines, procèdent des cladogénèses de cette forme hypothétique.

Ces considérations remettent en cause la conception d'un ensemble plécotiforme holarctique, réparti en deux genres, *Euderma* et *Plecotus*, ce dernier étant lui-même subdivisé en trois sous-genres distincts : *Plecotus*, *Corynorhinus* et *Idionycteris*. S'il existe une réelle homogénéité plécotiforme et si cette homogénéité n'est pas le résultat factice de convergences, éventualité qui ne peut être exclue dans le présent, la systématique des oreillardes pourrait s'articuler provisoirement selon les caractéristiques suivantes, bases de possibles diagnostics.

Genre *EUDERMA* ALLEN, 1892

(Pl. 1, fig. 4)

Diagnose odontologique :

- I1/ seconde voie évolutive, transition entre les types E" et F (I,82) ; seconde cuspidé très basse, projetée vers l'arrière ;
 I2/ type B (I,84) ;
 C. sup. type A (I,90) ; base de la couronne nettement allongée vers l'arrière ; sa hauteur est à peine plus élevée que celle de P4/ ;
 P4/ type D (I,102) ; présence d'une forte cuspidé antéro-interne ;
 M1/-M2/ type B (I,114) ; le métaconule est encore marqué ;
 M3/ type A (I,122) ;
 I/1-I/2-I/3 morphologie A (I,85) ; régression de I/3 nettement engagée ;
 P/3 toujours absente ;
 P/4 type B (I,108) ; présence d'un métaconide résiduel ; toujours uniradiculée.

Morphologie générale : apophyse médiane post-palatale bifide ; bulle auditive allongée ; présternum plus long que large ; lobe basal postérieur de l'oreille raccordé à la base du tragus, ce dernier sans lobe basal.

Espèce étudiée : *maculatum*.

Distribution : Sud-Ouest des U.S.A.

Genre *PLECOTUS* GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1818

(Pl. 2, fig. 1)

Diagnose odontologique :

- I1/ seconde voie évolutive, type F (I,82) ;
 I2/ type B (I,84) ;
 C. sup. type A (I,90) ; base ovale sans allongement distal ; plus haute que P4/ ;
 M1/-M2/ type B (I,114) ; métaconule en forte régression, à sommet indistinct et à base résorbée ; postprotocrista dirigée soit vers la base interne du métacône, soit vers la bordure cingulaire disto-linguale ;
 M3/ différences interspécifiques ;
 I/1-I/2-I/3 morphologie A largement modifiée ; I/1 tripectinée ; I/2, cuspidés latérales prolongées vers l'arrière ; relief postéro-interne toujours présent ; I/3, le type A reste bien visible sur certains spécimens, processus de régression très engagé ; la dent reste cependant la plus forte de l'ensemble ;
 P/3 toujours présente ;
 P/4 type A (I,108) ; légèrement plus longue que large ; pas de métaconide résiduel ; toujours biradiculée.

Morphologie générale :

apophyse médiane post-palatale simple et peu marquée ; bulle auditive arrondie ; "basial pits" absents ; présternum plus large que long ; lobe basal postérieur de l'oreille séparé de la base du tragus ; tragus présentant un lobe basal ; lobe basal antérieur du pavillon de l'oreille bien développé ; glandes nasales peu développées ; deuxième phalange du troisième doigt au plus égale à la première ; dernière vertèbre caudale libre.

Espèces étudiées : *auritus* ; *austriacus* ; *sacrimontis*.

Distribution : Europe ; Nord de l'Afrique ; Moyen-Orient ; zone centrale de l'Asie jusqu'au Japon inclusivement.

Genre *CORYNORHINUS* ALLEN, 1865

Diagnose odontologique :

- I1/ première voie évolutive, types B et B' (I,80) ;
 I2/ type B (I,84) ;
 C. sup. type A (I,90) ; dent à peine plus haute que P4/ ;
 P4/ type D (I,102) ;
 M1/-M2/ type B (I,114) ; même variabilité morphologique que chez *Plecotus* ;
 M3/ type A (I,122) ;
 I/1-I/2-I/3 extrêmement variables mais proches de celles de *Plecotus* ; processus de régression, surtout sur I/3, plus accentué ; le schéma propre aux leuconoïdes n'est pas toujours apparent ; sur I/2 et I/3 le prolongement vers l'arrière des cuspidés ou des denticules latéraux conditionne souvent la formation d'une cuvette interne, comme chez *Barbastella*, mais de façon moins nette ;
 P/3 toujours présente ;
 P/4 type B (I,108) ; pas de métaconide résiduel ; toujours uniradiculée.

Morphologie générale :

apophyse médiane post-palatale simple mais longue ; bulle auditive arrondie ; "basial pits" présents ; présternum plus large que long ; lobe basal postérieur de l'oreille séparé de la base du tragus ; tragus présentant un lobe basal ; lobe basal antérieur du pavillon de l'oreille pratiquement inexistant ; glandes nasales très développées ; deuxième phalange du troisième doigt plus grande que la première ; dernière vertèbre caudale prise dans l'uropatagium.

Dans cette acception systématique, nous n'avons pas isolé *Idionycteris* ANTHONY, 1923. Notre connaissance de la seule espèce *phyllois* est malheureusement livresque ; il ne nous a donc pas été possible de procéder à l'examen détaillé de sa morphologie dentaire, et nous avons préféré ne pas prendre position à son sujet.

Idionycteris a des caractères communs avec *Plecotus* et *Corynorhinus*. Avec le premier, il partage certaines particularités du pavillon de l'oreille et des lobes annexes, des arcades zygomatiques, ainsi que l'absence de "basial pits". Du second, il se rapproche par sa P4/ de type D, sa M3/ peu réduite, sa P/4 uniradiculée, le développement identique des éléments du troisième doigt, et l'inclusion de la dernière vertèbre caudale dans l'uropatagium. Il semble qu'on soit en présence des résultats d'une évolution indépendante, bien que très proche, de celle de *Corynorhinus*. Toutefois, seule une révision basée sur un matériel approprié pourra nous éclairer sur le statut possible du genre *Idionycteris*.

Espèces étudiées : les grands groupes spécifiques *townsendii* et *rafinesquii*.
Distribution : Amérique du Nord.

3. POSITION SYSTEMATIQUE PARTICULIERE DU GENRE *EUDISCOPUS* CONISBEE, 1953

Osgood (1932) a créé le genre *Discopus* pour une espèce nouvelle et seule référible : *denticulus*, laquelle avait été collectée au Laos en 1929. Suite aux travaux de Conisbee (1953), le taxon *Discopus*, préoccupé, a été invalidé, d'où le nomen novum *Eudiscopus*.

Dans la description originale, Osgood rapproche son nouveau genre de *Pipistrellus* compte tenu de son aspect externe, mais aussi de *Tylonycteris* et *Glischropus* à cause de la présence de disques adhésifs. Il met en outre en évidence le fort aplatissement de la boîte crânienne, caractère que *Eudiscopus* partage avec *Tylonycteris*. Il justifie ensuite la création d'un taxon générique par le fait qu'il est le seul, parmi les genres comparés, à conserver trois prémolaires inférieures. En 1942, Tate reprend les éléments de Osgood et hésite sur la place que doit occuper *Eudiscopus* dans la classification. Il pense un moment le ranger dans la tribu des Myotini, probablement en raison de la formule dentaire inférieure, mais est influencé par la présence des disques adhésifs qui ne sont observés, chez les vespertilioninés, que sur des représentants de la tribu des Pipistrellini. Cette position systématique est maintenue par Conisbee (1953) et Koopman (1970, 1972).

Diagnose odontologique :

- I1/ type F' (I,82) ; début d'absorption de la cuspidé 3 par la principale, caractère souvent rencontré chez les *Pipistrellus* ;
- I2/ conserve les structures de la morphologie A (I,85) ; forte par rapport à I1/ ; caractères très apparentés à ceux de la morphologie des leuconoformes ;
- C. sup. type A évolué (I,90) ; arrondi mésial du croc fortement atténué ; face linguale pratiquement plane ; morphologie à nette tendance leuconoforme ;
- P2/ type A (I,99) ; couronne circulaire ; sommet déporté vers l'avant comme chez les *Myotis* (*s. str.*) ; alignement des sommets des C-P2-P4 dans le prolongement du plus grand axe de la canine ; tendance leuconoforme ;
- P4/ type B (I,101) ; morphologie rencontrée sur de nombreux nyctaliformes, mais aussi sur les *Leuconoe* (*s. str.*) ;
- M1/-M2/ type A (I,112), à la limite du type B (I,114) ; trace de métalophe ; morphologie non différenciatrice ;
- M3/ type A (I,122) ; ce type, très généralisé, ne permet aucune déduction phylogénique ;
- I/1-I/2-I/3 morphologie B (I,86) ; pas observée chez les leuconoformes exception faite de *Perimyotis* ;
- C. inf. type A1 (I,93) ; à peine plus élevée que P4 ; ces proportions sont souvent observées chez les leuconoformes ;
- P/2 type B (I,106) ; triangle distal mal défini ; présence d'un relief résiduel sur la crête postéro-linguale ; pas de parenté morphologique directe avec les leuconoformes ;
- P/3 dent présente comme chez les leuconoïdes, vestigiale, nettement cingulée ; cuspidé unique globuleuse ; rejet de la dent du côté lingual ;
- P/4 type A évolué (I,108) ; ensemble des prémolaires relevant de la disposition A (I, 111) ; diastème entre P/2 et P/4 (BMNH. 4.0.819 ♀ Laos), mais contact des deux dents sur le spécimen figuré par Koopman (1972), en conséquence variabilité morphologique ; parenté des structures avec les leuconoformes ;

- M/1-M/2 myotodontie (I,119) ; les cuspidés internes tendent vers une même taille et à être équidistantes ; cingulum parallèle au bord supérieur de la mandibule ; cet ensemble de caractères est retrouvé chez les leuconoformes ;
- M/3 type B (I,124) ; dent non différenciatrice.

La morphologie dentaire exclut toute parenté proche entre *Eudiscopus*, *Tylonycteris*, *Glischropus* et *Mimetillus*. Le fait que les trois premiers ont pour point commun d'être dotés de disques adhésifs, et que *Eudiscopus*, *Tylonycteris*, *Mimetillus* possèdent un crâne aplati, doit être assimilé au constat de convergences adaptatives.

Si les données odontologiques étaient seules considérées, elles suggèreraient de classer *Eudiscopus* parmi les leuconoformes. La prise en considération de toutes les disciplines nous incite, pour ce cas particulier, à ne donner aux éléments issus de la morphologie dentaire qu'une valeur d'orientation. Une étude complémentaire, notamment du caryotype et de l'os pénién, pourrait être déterminante.

Dans le présent, la position que doit occuper *Eudiscopus* dans l'enchaînement des morphologies n'est pas rigoureusement définissable : tous les éléments dentaires en font un isolé de longue date. L'émergence de *Eudiscopus*, remontant à l'origine des Vespertilionini (sens de Koopman) ainsi que le préconise cet auteur (1972, p. 2), pourrait devoir être encore reculée. Il semble que l'isolement de l'ancêtre de *Eudiscopus* soit contemporain de la grande radiation leuconoïde, à un moment où l'ensemble des vespertilioninés conservait, de par sa non spécialisation, toutes ses possibilités évolutives.

Espèce étudiée : *denticulus*.

Distribution : Laos, Birmanie.

II. LES NYCTALOÏDES

Le rameau nyctaloïde est numériquement plus important que le rameau leuconoïde ; il est aussi beaucoup plus diversifié. Dans le cadre de notre hypothèse de travail, il constitue le prolongement du stock ancestral des vespertilioninés après l'isolement des leuconoïdes. L'information paléontologique est ici encore plus pauvre, et c'est surtout sur la diversité morphologique des actuels qu'il faut se baser pour imaginer ce que furent les structures dentaires des formes disparues. Une part de suggestion existe, qu'il ne faut pas minimiser ; nous devons donc nous borner à une vue prospective de ce qui pourrait être retrouvé par la paléontologie.

Il semble possible d'admettre qu'après la différenciation des leuconoïdes, l'évolution de certains caractères dentaires se soit poursuivie chez les nyctaloïdes, en même temps qu'un maintien de la nyctalodontie. Cependant, la phase nyctalodonte généralisée n'aurait été que d'une durée relativement courte, et de nouvelles dichotomies, correspondant à l'accession à la myotodontie de certains sous-rameaux, auraient séparé l'ensemble en deux groupes morphologiques distincts, les nyctaliformes et les eptésiformes, qui dès lors évoluèrent séparément.

Il ne serait pas réaliste de concevoir qu'une seule "mutation" ait isolé d'emblée un groupe devenu myotodonte, et que les radiations de ce dernier aient donné les eptésiformes actuels, ce qui impliquerait une parenté directe entre eux (monophylétisme). Il paraît plus plausible qu'il se soit produit une succession d'accessions à la myotodontie, dispersées dans le temps, et que les eptésiformes, vocable restreint au sens de grade morphologique, en représentent la somme. La grande diversité des niveaux évolutifs constatée chez les vivants nous incite à accorder une crédibilité à cette dernière conception. On trouve d'ailleurs quelques genres eptésiformes, donc myotodontes, qui sont extrêmement proches d'autres genres

nyctaliformes. Les points communs entre eux sont parfois si nombreux qu'il est fondé d'y voir l'expression d'une proche parenté, et le résultat d'une divergence peu éloignée ; c'est pourquoi les genres concernés ont été réunis sous le nom de néoeptésiformes (II, 123). Quant aux autres genres rattachables aux eptésiformes, ils montrent les résultats d'évolutions indépendantes plus élaborées, probablement d'origines plus anciennes.

1. LES NYCTALIFORMES

Cet ensemble morphologique, qui regroupe tous les vespertilioninés nyctalodontes, est composé de cinq genres : *Nyctalus*, *Pipistrellus*, *Philetor*, *Scotoecus* et *Lasionycteris*. Tous peuplent l'Ancien Monde, exception faite de *Lasionycteris*. Un sixième genre, *Lasiurus*, lui aussi américain, comporte une espèce nyctalodonte, parfois sub-myotodonte, alors que la myotodontie est acquise par les autres espèces ; constituant un cas particulier, il sera traité séparément (II, 128 et suivantes).

Les nyctaliformes, par la morphologie peu évoluée de leurs molaires inférieures, et malgré la réduction du nombre des dents, nous paraissent représenter l'une des images possibles du stock ancestral, l'autre étant documentée par les leuconoformes. Malheureusement, la pauvreté de l'information paléontologique ne nous permet pas la confirmation de cette hypothèse. Si l'on excepte le matériel pliocène et pléistocène, proche des espèces actuelles, nous ne pouvons rattacher aux nyctaliformes qu'une seule espèce du Stampien inférieur, considérée par son descripteur (Quinet, 1965) comme un *Myotis*. Le statut générique de "*Myotis* " *misonnei* est basé sur la formule dentaire et les particularités de la mandibule. Toutefois, la morphologie de P/4 et surtout la nette nyctalodontie des trois molaires excluent toute possibilité de maintenir cette forme dans son statut générique d'origine. A notre avis, *misonnei* doit être considéré comme un nyctaliforme encore primitif, non seulement caractérisé par sa nyctalodontie, mais aussi par la conservation de trois prémolaires et la réduction pratiquement nulle du talonide de M/3. En l'état actuel de nos connaissances, la création d'un taxon générique serait prématurée ; cette intervention ne peut survenir qu'après une révision ponctuelle, et l'inventaire d'un éventuel matériel complémentaire provenant du même gisement.

Genre *PIPISTRELLUS* KAUP, 1829

(Pl. 2, fig. 2, 3 et 4)

Ce genre, tel qu'il était compris jusqu'à présent, ne répondait plus à aucune réalité phylogénique. Kaup l'a créé en 1829 pour deux espèces, *Pipistrellus pipistrellus* et *Pipistrellus kuhlii*, décrites antérieurement et respectivement sous les noms de *Vespertilio pipistrellus* SCHREBER, 1774 et *Vesperugo kuhlii* NATTERER, 1819. A l'origine, la valeur générique du taxon était donc sans équivoque, mais des adjonctions abusives ont ruiné son homogénéité première. Il paraît évident, à notre époque, que la description de Kaup était superficielle, et c'est peut-être cette insuffisance qui est à la base des difficultés que nous connaissons. Les auteurs ont admis de rattacher au genre *Pipistrellus* bon nombre d'espèces précédemment réparties entre les genres "fourre-tout", *Vespertilio* et *Vesperugo*, sous le seul argument qu'elles présentaient une denture de 34 dents. Si l'on ajoute à cela les erreurs de comptage, les espèces redécouvertes et décrites une seconde fois, celles définies sur des spécimens anormaux, il devient possible d'expliquer pourquoi nous en sommes arrivés à un genre monstrueux, sur lequel il n'est plus possible de travailler sans risquer d'aggraver, en toute bonne foi, la confusion qui existe déjà.

Rangée supérieure

- I1/ Toutes les formes de transition sont représentées entre les types F et F'' (I,82).
- I2/ C'est toujours le type B qui est observé (I,84) ; I2/ est régulièrement plus petite que I1/ ; sur certaines espèces le processus de régression est très engagé et, au fur et à mesure de sa réduction, la dent tend à occuper une position plus labiale : elle quitte progressivement le prolongement théorique du grand axe de I1/.
- C. sup. C'est exclusivement le type B qui est concerné (I,91). Le plus souvent, la crête distale est crantée ; cependant, tous les stades de la régression de cette cuspidé secondaire peuvent être observés. Habituellement, il n'y a pas de contact entre les canine et P4/ ; cependant, le processus de resserrement des deux dents est engagé.
- P2/ Elle correspond strictement au type B (I,99) ; le rejet de la dent vers l'intérieur de la rangée dentaire est en cours de réalisation.
- P3/ Cette dent est toujours absente.
- P4/ Elle est rattachable, sans exception, au type B (I,101).
- M1/-M2/ Les morphologies observées sont référables au type A et s'inscrivent dans le contexte évolutif normal de ce dernier (I,112).
- M3/ La dent correspond, sans exception, au type A (I,122).

Rangée inférieure

- I/1-I/2-I/3 L'ensemble des incisives inférieures correspond à la morphologie B (I,86).
- C. inf. Une morphologie de type B1 est régulièrement observée (I,95).
- P/2 L'unique morphologie constatée est de type B (I,99) ; voir aussi la disposition des prémolaires, type B (I,111 - Fig. 27).
- P/3 Cette dent est toujours absente.
- P/4 Elle appartient au type B (I,108) ; en principe la P/4 est biradiculée, mais on remarque parfois un début de fusion des deux racines ; le stade uniradiculé est rarement atteint.
- M/1-M/2 Ces dents sont toujours nyctalodontes (I,119 et suivantes).
- M/3 Se rapporte au type B (I,124) ; la disposition de la postcristide est souvent confuse ; la myotodontie est quelquefois réalisée.

Les espèces qui ne présentent pas l'ensemble de ces caractères sont à exclure du genre *Pipistrellus*. Le plus souvent, elles se rattachent naturellement au groupe des néoéptésiformes (II, 123), par tous les détails de leur morphologie dentaire, et particulièrement pour avoir acquis la myotodontie. Cette restriction admise, le genre *Pipistrellus*, bien que comportant toujours de nombreuses espèces, correspond à un ensemble homogène dans lequel l'enchaînement morphologique entre composants est remarquable. La répartition de ce genre considérée mondiale se trouve, suite aux amputations pratiquées, restreinte à l'Ancien Monde.

En conséquence, les statuts génériques des espèces recensées ci-après doivent être reconsidérés. Signalons par ailleurs qu'il ne nous a pas été donné de pouvoir étudier toutes les espèces décrites : il faut donc considérer que la présente liste est susceptible d'être complétée. Pour chacun de ces taxons, la page de référence est indiquée si le rattachement à un genre a pu être opéré. Les précisions sur les espèces dont le nom est suivi de "Gr. Coll." (Groupe Collectif) sont données dans le chapitre réservé à ce dernier (II, 126 et suivantes).

- P. anchietae* (SEABRA, 1900) - Gr. Coll.
P. austenianus (DOBSON, 1871) - rattachement au genre *Hypsugo* (II, 123)
P. bodenheimeri HARRISON, 1960 - Gr. Coll.
P. crassulus THOMAS, 1904 - Gr. Coll.
P. hesperus (ALLEN, 1864) - Cette espèce correspond vraisemblablement à une entité générique indépendante. Selon une information récente (Bat Research News, 1985, n° 4, p. 62), une étude serait en cours.
P. inexpectatus AELLEN, 1959 - rattachement au genre *Nycterikaupius* (II, 107)
P. joffrei (THOMAS, 1915) - Gr. Coll.
P. kitcheneri THOMAS, 1915 - Gr. Coll.
P. macrotis (TEMMINCK, 1835) - Gr. Coll.
P. mordax (PETERS, 1866) - Gr. Coll.
P. musciculus THOMAS, 1913 - Gr. Coll.
P. pulveratus (PETERS, 1870) - rattachement au genre *Hypsugo* (II, 123)
P. savii (BONAPARTE, 1873) - rattachement au genre *Hypsugo* (II, 123)
P. tasmaniensis (GOULD, 1858) - rattachement au genre *Eptesicus* (n. s.) (II, 109)
P. vordermanni (JENTINK, 1890) - Gr. Coll.
E. flavescens (SEABRA, 1900) - Gr. Coll.
E. nilsoni (KEYSERLING et BLASIUS, 1839) - Gr. Coll.
Ia io THOMAS, 1902 - rattachement au genre *Eptesicus* (n.s.) (II, 109)

Espèces étudiées devant être maintenues dans le genre *Pipistrellus* :
 groupe *abramus* ; *aladdin* ; *babu* ; *ceylonicus* ; *collinus* ; *coromandra* ; *coxi* ; *culex* ;
eisentrauti ; *endoi* ; groupe *javanicus* ; *javanus* ; groupe *kuhlii* ; *mimus* ; *murrayi* ;
nanulus ; *nanus* ; *nathusii* ; groupe *papuanus* ; *permixtus* ; *pipistrellus* ; *ponceleti* ;
raptor ; *rueppelli* ; *rusticus* ; groupe *tenuis*.
Distribution : Ancien Monde.

Genre *GLISCHROPUS* DOBSON, 1875

La morphologie dentaire des espèces rassemblées sous ce taxon est identique à celle de *Pipistrellus*, et nous ne relevons qu'une particularité mineure relative à la position de I2/. La dent a très fortement pivoté sur elle-même, et sa face distale, large et concave, est orientée labialement. Cette disposition est l'aboutissement normal d'un mouvement déjà décelable chez certaines pipistrelles. Chez *Glischropus tylopus*, I2/ a quitté l'axe de la rangée dentaire et occupe une position externe, alors que sa face mésiale, devenue interne, est accolée à la partie postéro-labiale de I1/. Cette migration est normalement très avancée chez divers petits eptésiformes ; mais elle n'atteint jamais l'ampleur constatée ici. Malgré le diastème I1/-C, on constate un léger raccourcissement de la rangée dentaire, ce qui correspond à une tendance évolutive très souvent observée par ailleurs. La canine supérieure ne présente pas de cuspide secondaire sur la crête distale, mais l'existence de cette cuspide n'est pas constante chez *Pipistrellus*.

Au niveau de la morphologie générale, il faut mentionner la présence de bourrelets, probablement adhésifs, sur le pouce et la sole plantaire. Toutes ces particularités sont visibles sur l'espèce-type : *Glischropus tylopus* (DOBSON, 1875), et vraisemblablement sur *G. batjanus* MATCHIE, 1901, qui n'a pas été examiné, mais que Tate (1942) propose de placer en synonymie avec le précédent. Par contre, le spécimen-type de *Glischropus javanus* CHASEN, 1929 (RNH n° 15323), présente une morphologie crânienne un peu différente de celle de *tylopus*, et les particularités dentaires sont atténuées, notamment le degré de rotation de I2/. En outre, I1/ est plus étroite et, sur les molaires supérieures, le métaconule est bien mis en évidence par l'existence d'un net métalophe qui le contourne avant d'atteindre la postprotocrista. Chez *G. javanus* les caractères adaptatifs du pied sont également moins évidents. Sur

tous les plans, *javanus* occupe une place intermédiaire entre les *Pipistrellus* et *G. tylopus*. Il en résulte qu'un ensemble sub-générique "*tylopus-javanus*" n'est pas homogène, alors que les deux espèces trouvent place dans le taxon, plus spacieux, qu'est le genre *Pipistrellus*, sans créer une discontinuité. Ces considérations nous incitent à proposer la mise en synonymie de *Glischropus* et de *Pipistrellus*.

Espèces étudiées : *tylopus* ; *javanus*.

Distribution : Bornéo ; Java ; Moluques.

Genre *PHILETOR* THOMAS, 1902

Nous avons examiné, à Leiden, le type de *Philetor brachypterus* (TEMMINCK, 1840), soit le ♂ "a" du Catalogue de Jentink (1888). Le corps, monté, et le crâne fragmentaire ne se prêtent guère à une vérification de la description originale. Cependant les rangées dentaires sont en bon état et on peut y relever de nombreux caractères odontologiques qui ne correspondent qu'à ce seul genre. Nous en rappelons ci-dessous l'essentiel.

Rangée supérieure

- I1/ C'est une lame allongée comportant une légère cuspidé à mi-hauteur de son tranchant. Le cingulum est pratiquement inexistant, toutefois on remarque la présence d'un petit relief à la base distale de la couronne. Cette morphologie n'est pas observable chez les autres vespertilioninés.
- I2/ Elle conserve ses caractères classiques malgré sa réduction marquée ; son sommet est au niveau du relief basal de I1/. Il existe un net diastème entre I1/ et I2/ et un second, non moins important, entre I2/ et la canine.
- C. sup. Le sommet de la canine est plus élevé que celui de P4/ ; les deux dents sont en contact serré. La canine correspond au type B (I,91), mais subit de fortes modifications. Le lobe basal interne est étendu et très visiblement échancré postérieurement malgré l'absence de P2/. Sa crête distale porte une forte cuspidé secondaire, plus marquée que sur la plupart des pipistrelles. La crête mésiale est nette ; elle tend à devenir linguale vers sa base. En vue occlusale, l'aspect trilobé du croc est bien réalisé.
- P4/ Cette dent est relativement faible par rapport à celles immédiatement voisines ; elle procède du type D (I,102), mais la crête antéro-labiale s'est transformée en un bourrelet nettement labial. Cette dernière modification provient sans équivoque du très important resserrement de la dent entre ses voisines.
- M1/-M2/ Elles sont du type B évolué (I,114) ; le cingulum interne est pratiquement nul ; le mésostyle est en léger retrait, surtout sur M2/.
- M3/ La dent correspond au type A moyennement évolué (I,122).

Rangée inférieure

- I/1 à I/3 Elles sont longues et trilobées, la troisième à peine plus forte que les deux premières ; elles sont disposées bout à bout.
- C. inf. La couronne est basse, sa réduction dans le sens de la longueur très accentuée ; son bord lingual, encore bien développé, contraste avec l'étroitesse du bord externe. Elle procède des morphologies B (I,95), mais est fortement modifiée. Son cingulum est pratiquement nul, même

du côté interne ; il n'y a donc pas prolongement de la crête mésiale par une carène cingulaire. Il n'existe qu'un relief légèrement cuspidé à l'extrémité antéro-interne de la couronne, semblable à celui remarqué à l'extrémité postéro-interne.

P/2-P/4 La grande déformation des P/2 et P/4 rend délicat leur rattachement à l'une ou l'autre des structures types décrites. Leurs morphologies sont proches de celle de la canine, c'est-à-dire en lame, et les deux dents sont standardisées. La P/4 de cette espèce constitue le cas extrême de réduction observée chez les vespertilioninés.

M/1-M/2-M/3 M/1 et M/2 sont nettement nyctalodontes ; elles sont très allongées, et le méplat cingulaire est à peine décelable. En vue occlusale, le talonide est faiblement plus large que le trigonide sur M/1, alors que leurs largeurs sont identiques sur M/2. Sur les deux dents, le paraconide est projeté vers l'avant, nettement plus que sur aucune autre molaire de vespertilioniné. L'ouverture de la préfosse est profondément échancrée, et ce caractère donne à la dent son aspect particulier. Ces observations sont aussi valables pour la M/3 très peu réduite.

La morphologie dentaire, apparemment anarchique, de *Philetor* suggère que des tendances évolutives inhabituelles se sont exercées. Les diastèmes entre les incisives et les fortes molaires de la rangée supérieure constituent une contradiction à la constriction de P4/. De même, sur la rangée inférieure, les incisives disposées bout à bout, les molaires allongées, apparaissent aussi en contradiction avec l'extrême resserrement des canine - P/2 - P/4. Ce mode d'évolution des rangées dentaires ne s'observe sur aucun autre vespertilioniné. L'importance des particularités constatées, notamment au niveau structural, justifie le maintien de l'indépendance de ce taxon.

Les affinités phylogéniques du genre *Philetor* sont problématiques. Certes, son plus proche voisin reste *Pipistrellus*. Il est possible que l'avènement des deux genres soit contemporain, tous deux issus d'une même radiation évolutive. *Philetor* pourrait être aussi un rameau annexe de *Pipistrellus*, tôt détaché de ce dernier, dont il se différencie par sa morphologie conservatrice sur certains points, tout autant qu'innovatrice sur d'autres.

Espèces étudiées : *brachypterus* ; *rohui*.

Distribution : Iles de la Sonde ; Nouvelle-Guinée.

Genre *SCOTOECUS* THOMAS, 1901

(Pl. 3, fig. 1)

Ce genre a été créé pour l'espèce *albofuscus* (THOMAS, 1890), initialement rattachée à *Scotophilus*. Dans les années antérieures à 1900, ce dernier était un genre fourre-tout.

Scotoecus a été maintenu au niveau générique par Miller (1907), qui cependant suggérait l'existence d'une parenté proche entre *Scotoecus*, *Nycticeius* et "*Scoteinus*". Allen G.M., en 1939, le considérait aussi comme un genre distinct, mais strictement africain, opinion confirmée par Tate (1942). Ensuite, Simpson (1945) en fait un sous-genre de *Nycticeius* ; dès lors, la majorité des auteurs adoptèrent ce point de vue, et seul Rosevear (1965) a persisté à préconiser l'isolement générique.

La révision de Hill (1974) a mis fin à ces tergiversations, en démontrant que *Scotoecus* constitue une entité naturelle. Il en donne une diagnose précise, établie sur un matériel important, qui tient compte des habituels caractères externes et crâniens, mais aussi des structures dentaires et de leur variabilité. Ses deux conclusions sont les suivantes : a. le niveau générique est incontestable ; b. le genre n'est pas strictement

africain, il faut y inclure l'espèce indienne *pallidus* (DOBSON, 1876).

Bien qu'effectuée sur un matériel plus restreint, l'étude odontologique que nous avons menée confirme, sans restriction, la proposition de Hill. De plus, une identité certaine apparaît entre le genre *Scotoecus* et l'espèce indienne *dormeri*.

Dobson, en 1875, a créé le genre *Scotozous* à l'occasion de la description originale de l'espèce *dormeri* ; mais, à son insu, sa décision était établie sur un spécimen anormal dépourvu de I2/. Toutefois, les individus examinés par la suite étaient porteurs de cette dent, remarquable d'ailleurs par son extrême degré de réduction. Par assimilation, les pipistrelles du groupe *rueppelli* (FISCHER, 1829), elles aussi présentant des I2/ très réduites, ont été mutées dans le genre *Scotozous* . Ce dernier genre, basé sur un spécimen anormal, était un taxon artificiel, et opportunément il est devenu un *nomen dubium* . Depuis, les auteurs classent les espèces composantes dans le genre *Pipistrellus* . Si les formes du groupe *rueppelli* montrent ce caractère évolué qu'est la réduction de I2/, elles n'en restent pas moins de vraies pipistrelles, qui se situent parfaitement dans les limites du genre *Pipistrellus* tel que nous l'avons défini (II, 95) ; elles répondent à tous les critères le caractérisant sans laisser apparaître une quelconque discontinuité par rapport aux autres espèces. Or, il n'en est pas de même pour *dormeri* ; sa denture est semblable à celles observées chez les *Scotoecus* : toutes les dents sont référables aux mêmes types morphologiques. La conformité est telle que, dans les deux cas, la P/4 est uniradiculée. Les différences se résument à ce que *dormeri* conserve une I2/ résiduelle, et que la réduction de P2/ est moins engagée. Ces caractères mineurs n'ont pas une signification générique ; la régression plus tardive des deux dents montre simplement un point moins avancé du processus, bien connu, menant à leur disparition, et ne constitue pas pour autant une coupure morphologique avec les autres espèces. Ces considérations nous mènent à placer *dormeri* dans le genre *Scotoecus* .

Diagnose odontologique :

I1/	type C' (I,80) ;
I2/	absente, exception faite de <i>dormeri</i> ;
C. sup.	type C (I,91) ; face antérieure sillonnée ; crête antéro-linguale dédoublée à la base ;
P2/	type B (I,99) ; processus de régression très avancé ; absence fréquente de la dent ;
P4/	type D (I,102) ;
M1/-M2/	type A (I,112) ; processus évolutif menant au type B très engagé ; métalophes souvent à l'état de traces ;
M3/	type A (I,122) ;
I/1-I/3	morphologie C (I,87) ; tendance à la formation d'un pédoncule interne ;
C. inf.	type B1 (I,95) ;
P/2	type B (I,106) ;
P/4	type B (I,108) ; uniradiculée ;
M/1-M/2	nyctalodontes (I,119) ; vérification faite pour les quatre espèces (J.E. Hill <i>in litteris</i> , 16.11.1977) ;
M/3	type B (I,124) ; restée nyctalodonte.

Cette diagnose odontologique permet aussi de différencier *Scotoecus* des Nycticeini (sens de Tate), notamment, et surtout, par le maintien de la nyctalodontie chez le premier.

Espèces étudiées : *albofuscus* ; *dormeri* ; *hindey* ; *hirundo* ; *pallascens*.

Distribution : Afrique : du Sénégal à l'Ethiopie au nord, de l'Angola au Mozambique au sud ; Asie : Inde ; Pakistan

Genre *NYCTALUS* BOWDICH, 1825

(Pl. 3, fig. 2)

L'historique de ce genre a été rapporté en détail par Tate (1942) ; nous n'en donnerons donc ici qu'une relation succincte.

La création du nouveau taxon par Bowdich (1825), pour l'espèce *verrucosus*, est pleinement justifiée. Malheureusement sa publication n'a pas été suffisamment diffusée, et il en est résulté qu'en 1829 Kaup proposait le genre *Pterygistes* pour l'espèce *noctula* (SCHREBER, 1775). *Pterygistes* a seul été utilisé jusqu'en 1907, y compris par Miller.

Cependant, en 1908, Andersen reconnaissait la synonymie de *Nyctalus verrucosus* et de *Pterygistes madeirae* BARRETT-HAMILTON, 1906 ; c'est ce qui lui a permis d'établir la priorité de *Nyctalus*, non contestée depuis.

Le genre *Nyctalus* est pratiquement caractérisé par sa morphologie dentaire, notamment celle de I2/, et par la conformité des os péniens. Cependant, ce genre pose un problème : la I1/ des grandes formes est dépendante de la première voie évolutive (I,80) et la même dent chez les petites formes est incontestablement référable à la seconde voie évolutive (I,82). En principe, chez les vespertilioninés, la constance de la morphologie de I1/ est révélatrice d'une radiation unique, donc de l'homogénéité de l'ensemble des constituants. Aucune explication ne peut être avancée dans le présent, et l'examen de grandes séries sera nécessaire pour apporter, peut-être, une réponse à la question posée.

Par ailleurs, les espèces *montanus* BARRETT-HAMILTON, 1906, *labiatus* HODGSON, 1835, et *stenopterus* DOBSON, 1875, présentent quelques particularités dentaires. Les molaires supérieures de ces trois espèces sont du type B (I,114), c'est-à-dire que la protofossa est ouverte vers l'arrière. Chez les autres noctules, les mêmes dents sont du type A (I,112) ; la protofossa est fermée vers l'arrière, et la jonction postprotocrista - métalophe s'effectue en retrait du métaconule. Il faut aussi noter que *stenopterus* est bien reconnaissable par sa P/2 plus développée que la P/4, et que, d'autre part, la canine supérieure de *labiatus* est porteuse d'une forte cuspe secondaire placée sur la crête distale.

Diagnose odontologique :*Rangée supérieure*

- I1/ première voie évolutive (I,80) pour les grandes formes ; seconde voie évolutive (I,82) pour les petites ;
 I2/ type B (I,84) ; face distale évidée très caractéristique ;
 C. sup. type B (I,91) ; une petite crête relie le tiers inférieur de la crête mésiale à la partie la plus avancée du méplat cingulaire antérieur ; cette bifurcation détermine un triangle de surface concave, particulièrement net chez les grandes espèces ;
 P2/ type B (I,99) ;
 P4/ type B (I,101) ;
 M1/-M2/ type A (I,112) ; évolution vers le type B chez les petites formes exotiques ;
 M3/ type A (I,122).

Rangée inférieure

- I/1-I/2-I/3 morphologie C (I,87) ; toutefois morphologie B (I,86) pour *stenopterus* ;
 C. inf. type B2 (I,97), fort bourrelet cingulaire antéro-interne ;
 P/2 type B (I,106)

P/4	type B (I,108) ; fusion des racines non amorcée ; ensemble C-P/4 relevant de la disposition B (I,111) ;
M/1-M/2	nyctalodontes (I,119) ;
M/3	type B (I,124).

Espèces étudiées : *azoreum* ; *labiatus* ; *lasiopterus* et sa forme orientale *aviator* ; *leisleri* ; *montanus* ; *noctula* et ses formes d'Asie centrale ; *plancei* ; *stenopterus* ; *verrucosus*.

Distribution : de l'ouest européen au Japon ; Inde ; Extrême-Orient ; Malaisie ; Iles de la Sonde ; nord de l'Afrique ; Madère et Açores.

2. POSITION SYSTEMATIQUE PARTICULIERE DU GENRE *LASIONYCTERIS* PETERS, 1865

Lasionycteris est un genre monospécifique dont la position systématique est difficile à définir. F. Cuvier (1832), en plaçant le *Vespertilio noctivagans* LE CONTE, 1831 dans sa section des "Sérotinoïdes", basée sur des caractères crâniens, opposait cette espèce à celles de sa section des "Murinoïdes". Après que Peters, en 1865, ait créé le genre *Lasionycteris*, on note une période pendant laquelle le statut du nouveau taxon n'a pas été nettement défini. Nous le retrouvons, avec Dobson (1878), ramené au niveau sub-générique au sein de l'immense genre fourre-tout *Vesperugo*. Cet auteur l'opposait donc aussi aux espèces du genre *Vespertilio* dans lequel il groupait les actuels *Myotis* (*auct.*). Dès 1897, et plus clairement encore en 1907, Miller le classait près des *Myotis*. Après avoir montré des points communs entre les deux genres, et signalé des différences évidentes, il concluait : "In the dentition, *Lasionycteris* very closely resembles *Myotis*, differing only in the absence of the small, middle upper premolar. In the form of the skull and in peculiar short, broad ears, it shows greater specialization than some genera with more highly modified teeth". En 1942, la conception de Tate reste identique à celle de Miller.

Après examen des dents, il n'est plus possible de maintenir ces affirmations, et l'étude du crâne, autant que celle de la morphologie externe, mènent à la même conclusion.

Au niveau de la denture, les I2/ et I3 ne correspondent en rien à celles, très caractéristiques, des leuconofomes ; P/4 montre une morphologie du type B (I,108), et surtout les M/1 et M/2 sont nyctalodontes.

Si l'on considère l'aspect externe, les différences sont flagrantes ; elles portent sur la disposition des proéminences glandulaires du museau, l'écartement des narines, le dessin arrondi de l'oreille, la forme courte et large du tragus, l'importance des pilosités de l'uropatagium, etc.

La morphologie générale de *Lasionycteris*, et plus particulièrement sa nyctalodontie, le situent naturellement parmi les nyctaliformes et justifient le maintien d'un taxon générique particulier.

La paléontologie ne nous est encore d'aucun secours pour distinguer une parenté plus proche avec l'un ou l'autre des genres nyctalodontes. *Lasionycteris noctivagans* est, pour le présent, la seule espèce américaine de vespertilioninés ayant conservé la nyctalodontie. Ce caractère est d'ailleurs très peu affirmé, et dans sa phase la plus avancée vers l'acquisition de la sub-myotodontie. Sur le plan dentaire, *Lasionycteris* est le vespertilioniné le plus conservateur du continent américain, et son évolution présente un incontestable caractère d'indépendance.

Espèce étudiée : *noctivagans*.

Distribution : Amérique du Nord.

3. POSITION SYSTEMATIQUE PARTICULIERE DU GENRE *BARBASTELLA* GRAY, 1821 (Pl. 3, fig. 3)

Créé pour l'espèce européenne *Vespertilio barbastellus* (SCHREBER, 1774), ce genre était justifié et ne semblait pas devoir faire l'objet de malentendus.

Par méconnaissance, Keyserling et Blasius, en 1839, ont décrit le genre *Synotus*, lequel était, lui aussi, fondé sur *barbastellus*. Dans les années qui suivirent, divers auteurs, dont Wagner (1855) et H. Allen (1864), considérant qu'il existe une parenté entre la barbastelle et les "big-eared bats" néarctiques, utilisèrent le même taxon générique, *Synotus*, pour les deux groupes. Cette conception a mené à une certaine confusion dont les séquelles sont parvenues jusqu'à nous.

Bien que, dès 1865, H. Allen ait isolé les oreillardes américains sous le nom de *Corynorhinus*, que Miller (1897) ait confirmé cette opinion et qu'il ait restreint le taxon *Barbastella* aux seules espèces *barbastellus* et *darjelingensis*, il subsistait une préoccupation relative à la notion de parenté possible entre les deux genres. Le doute n'a pas été dissipé par les travaux suivants de Miller (1907), dans lesquels l'auteur attire l'attention sur les affinités qui, selon lui, rapprochent *Barbastella* des *Plecotus*, *Corynorhinus* et *Euderma*. Plus tard, Tate (1942) considère que les *Plecotini* dérivent du stock des *Myotini* (*s.l.*) et suppose que le genre *Barbastella* est issu du stock initial des *Pipistrellini*. En 1959, Handley repose le problème et insiste sur le fait que la ressemblance entre les dents des *Plecotus* (*s.l.*) et de *Barbastella* est particulièrement étroite. Il conclut que, si sa supposition est exacte, la plupart des caractères dentaires et crâniens communs aux deux genres ont été acquis avant que n'apparaisse la spécialisation de l'appareil auditif du premier et que, par conséquent, l'évolution indépendante de *Barbastella* a dû être très longue. Cette conception laisse supposer que *Barbastella* serait l'aboutissant d'une lignée conservatrice, témoignant, au moins au niveau crânien, de ce que furent les ancêtres des *Plecotus* avant la spécialisation qui caractérise les actuels. La notion d'une parenté directe subsiste.

L'examen des rangées dentaires nous oriente vers une conclusion différente de celle de Handley. Si le genre *Barbastella* devait être inclus dans l'ensemble que nous avons traité sous le nom de plécotiformes, il faudrait admettre qu'il soit issu de la grande radiation leuconoïde, notamment caractérisée par l'accession à la myotodontie ; or, *Barbastella* est typiquement nyctalodonte. Si des liens existent, ils sont antérieurs aux événements de la radiation leuconoïde : une parenté à ce niveau peut être accordée à tous les vespertilioninés actuels.

Diagnose odontologique :

- I1/ seconde voie évolutive, type F (I,82) ;
- I2/ type B réalisé (I,84) ;
- C. sup. type A modifié (I,90) ; formation d'une crête linguale ; partie distale de la couronne émaciée ; crête correspondante tranchante ;
- P2/ vestigiale et rigoureusement interne (I,100) ;
- P4/ type D (I,102) ; la réduction du flexus labial et le fort développement du lobe interne donnent à la dent son aspect étroit ;
- M1/-M2/ type B (I,114) ; important retrait du mésostyle sur les deux dents ;
- M3/ type A (I,122) ; tendance régressive vers le type B très engagée ;
- I/1-I/2-I/3 morphologie A (I,86 et 87, Fig. 6b), voir commentaire ci-après ;
- C. inf. type B1 (I,95) ;
- P/2 type A (I,99) ;
- P/4 type A évolué (I,108) ; dent fortement allongée ;
- M/1-M/2 nyctalodontie, stade a (I,121) ;
- M/3 type B (I,124) ; la dent est sub-myotodonte.

Cette diagnose montre que le genre *Barbastella* ne peut être particulièrement rapproché de l'un des autres genres, tout au moins dans le cadre des affinités dentaires.

Les rangées dentaires donnent l'impression d'être composites. Chacune des dents est assimilable, ou seulement emprunte, à l'un ou l'autre des types de référence, et leur assemblage ne reconstitue aucune des associations structurales habituelles. De plus, *Barbastella* présente une morphologie novatrice des incisives inférieures, et le groupe I/1-I/2-I/3 n'a pu être rattaché au groupe de référence A (I,86 et 87) qu'à titre de dérivé possible. Il est intéressant de préciser que cette particularité est, plus ou moins, partagée avec les plécotiformes. Chez *Barbastella*, I/1 est quadripectinée, voisine en cela de celles des leuconofomes, mais aussi de *Vespertilio*. Sur I/2, le denticule antérieur est prolongé vers l'arrière jusqu'à la cuspide postéro-interne, et forme un bourrelet qui circonscrit une cuvette centrale ; cette dent est différente de toutes ses homologues. La I/3 présente un point commun avec celles des leuconofomes : elle conserve un cingulum labial et quatre cuspides non alignées. Cependant, et c'est son originalité, la cuspide c se prolonge en bourrelet vers l'arrière jusqu'à la base de la cuspide d (I,84, Fig. 5a) ; c'est l'ébauche d'une cuvette interne, mais celle-ci reste incomplètement fermée (I,87, Fig. 6b).

Les apparences contradictoires relevées par l'odontologie vont à l'encontre d'un éventuel apparemment relativement récent dans le temps de *Barbastella* et des autres genres. Si l'on admet que le potentiel génétique était à l'origine homogène chez les vespertilioninés, l'isolement du genre *Barbastella* serait effectivement lointain. Son évolution étant devenue marginale, l'apparition des tendances évolutives a pu se faire dans un ordre très indépendant de ceux qui ont prévalu au sein de la sous-famille.

4. LES EPTESIFORMES

Les eptésiformes sont considérés issus de bourgeonnements successifs de la souche nyctaloïde ; il en résulte un ensemble composite ou paraphylétique. Cet ensemble groupe donc un grand nombre de genres et, conséquemment, de morphologies dentaires différenciées. L'étude de ce contexte odontologique éclaire d'un jour nouveau l'enchaînement des formes et structures constaté chez une importante partie des vespertilioninés, mais confirme aussi l'existence d'évidentes tendances évolutives toujours actives.

Ce serait faire abstraction de toute rigueur que de prétendre, en l'état actuel de nos connaissances, dater les bourgeonnements et définir avec exactitude les particularités des radiations qui suivirent. Toutefois, et pour les radiations qui ont des prolongements jusqu'à nous, divers recoupements et constatations permettent une vue synthétique de la progression évolutive suivie par le groupe. Un point d'ordre général doit être précisé d'emblée : les radiations ont eu des ampleurs différentes. La puissance d'une radiation est caractérisée par le nombre des espèces qui portent sa marque, et par l'importance de la dispersion géographique de ces espèces.

Parmi les critères susceptibles de permettre la distinction des radiations, et d'aider à l'élaboration d'une phylogénie des eptésiformes, se trouve la possibilité de reconnaître chez ces derniers des structures dentaires différenciatrices. Malheureusement, dans ce cas de recherche, la dent la plus instructive est la première incisive supérieure. Les autres dents ayant des structures plus généralisées, leur rôle, au moins sur le plan pratique, revêt moins d'importance ; c'est une donnée peu encourageante si l'on considère ses possibilités d'application en paléontologie.

Deux Ensembles dentaires ont été discernés chez les *Eptesicus* (*auct.*). Encore peu éloignés en leurs états actuels, ils procèdent vraisemblablement d'un substrat génétique commun, et les I1/ suivent le même mode évolutif de part et d'autre.

L'importance numérique des espèces rattachables au Premier Ensemble dentaire, de même que la présence d'au moins un genre issu de la différenciation endémique américaine après la dispersion de la souche, montre que cette radiation était dotée d'un dynamisme important. Son expansion mondiale ne peut cependant être comparée, sur le plan de la diversité spécifique, à celle des leuconofomes. L'autre radiation, documentée par les représentants du Second Ensemble dentaire, aurait eu un impact moindre sur la formation et la répartition des populations actuelles. Bien que les espèces concernées soient relativement nombreuses, l'expansion géographique n'a pas dépassé les limites de l'Ancien Monde.

D'autres bourgeonnements, actuellement insituables dans le temps, ont donné naissance à des radiations complémentaires des précédentes. En effet, si l'on excepte II/, la correspondance morphologique entre dents homologues, notamment avec celles du Second Ensemble dentaire, laisse apparaître un écart évolutif réduit, lequel témoigne en faveur de l'hypothèse de développements différés d'un même potentiel génétique. En d'autres termes, ces radiations pourraient être des productions de second rang. Ici aussi, leur mise en évidence est fondée sur les modes évolutifs de la première incisive supérieure. La première de ces radiations montre les points communs entre les genres *Nycticeius*, *Scotomanes* et *Hesperoptenus* ; c'est un groupe à dispersion géographique discontinue (II, 116). La seconde radiation correspond au complexe *Chalinolobus* - *Glauconycteris* ; ces genres, présumés de même origine, occupent maintenant des zones géographiques distinctes et sans contact possible entre elles (II, 114).

Dans le contexte eptésiforme, d'autres lignées myotodontes trouvent place ; elles paraissent avoir des origines différentes et seraient donc indépendantes des radiations précitées. Tel est le cas du genre *Scotophilus*, maintenant si différencié que toute affirmation de rapprochement morphologique avec les précédents est, *a priori*, entaché d'arbitraire (II, 121). C'est aussi le cas des Lasiurini, chez lesquels la myotodontie n'est nettement acquise que par une partie des espèces (II, 128), ce qui laisse supposer un développement conforme aux normes des vespertilioninés mais dans une lignée autonome.

Par ailleurs, le processus de formation d'espèces myotodontes s'est manifesté plus près de nous ; il est même toujours actif. Une série de radiations, touchant un nombre restreint d'espèces, est facilement constatable. La grande proximité des diagnoses odontologiques de ces espèces et de celle du genre *Pipistrellus* suggère une parenté très proche. Cette opinion est surtout confortée par la constatation du mode évolutif de II/, identique de part et d'autre. Il serait donc question d'espèces issues directement du potentiel génétique de *Pipistrellus*. Pour la commodité, nous leur donnons le nom de néoeptésiformes, en opposition aux grands courants myotodontes qui se sont manifestés avant eux.

L'ensemble des néoeptésiformes est plurigénérique. Si certaines espèces peuvent être constituées en genres distincts, déjà présents dans la nomenclature, d'autres ne se prêtent pas à cette éventualité. Des espèces, jusqu'alors classées à tort dans le genre *Pipistrellus*, de par leur formule dentaire (maintien de P2/), ont été provisoirement rassemblées en un Groupe Collectif : *Attalepharca* nov. La décision a été prise après constatation faite que, pour des raisons diverses de morphologie, le plus souvent extra-dentaires, ce rassemblement est vraisemblablement hétérogène (II, 126). Par contre, le genre *Hypsugo*, proche des précédents au niveau odontologique, peut être isolé ; nous lui rendons son statut générique d'origine (II, 123). Il convient aussi de mentionner le genre *Tylonycteris* ; c'est celui qui, sur le plan de la denture, est resté le plus lié aux pipistrelles (II, 125).

Nous précisons plus avant que le processus évolutif menant à la formation des néoeptésiformes n'était pas éteint ; la remarque est fondée sur l'observation de *Pipistrellus nanus*. Cette espèce accède actuellement à la myotodontie, et une réelle anarchie est constatée au niveau structural des molaires inférieures. L'examen d'une

série suffisante de spécimens montre des dispositions différentes de la postcristide d'une rangée à l'autre, voire entre M1/ et M2/ chez un même individu, et les cas de sub-myotodontie (I,121) sont fréquents. Ce grade évolutif de transition a aussi été remarqué sur *Pipistrellus eisentrauti*, mais nous n'avons pu examiner qu'un seul individu de cette espèce, aussi peut-il s'agir d'un cas aberrant.

Il convient d'autre part de rappeler l'apport paléontologique acquis. Les espèces énumérées ci-après feront l'objet d'un commentaire.

- *Eptesicus noctuloïdes* (LARTET, 1851), du Miocène moyen de Sansan (France) ; documenté et commenté par Baudelot (1972).
- *Eptesicus campanensis* BAUDELLOT, 1970, provenant du même gisement que le précédent ; commentaire de Baudelot, *op. cit.*
- *Miostrellus risgoviensis* RACHL, 1983, du Miocène moyen de Goldberg (sud de l'Allemagne).
- *Vespertilio* sp. Rachl, 1983, de même provenance.
- *Scotophilus* ? Engesser, 1972, du Miocène supérieur de Steinheim (Allemagne).
- *Paleptesicus priscus* (ZAPFE, 1950), du Miocène moyen de Neudorf an der March (Tchécoslovaquie).
- *Samonycteris majori* REVILLIOD, 1922, du Pontien de Samos (Grèce).
- *Simonycteris stocki* STIRTON, 1931, du Pliocène de l'Arizona (USA).

Les eptésiformes constituant un rassemblement paraphylétique, le degré de proximité existant entre les composants ne peut être qu'exceptionnellement celui d'une parenté proche. Dans ces conditions, les documents fossiles ne doivent pas être placés d'emblée à la base d'un essai de schématisation générale des eptésiformes. Il faut préalablement essayer de situer chacun d'eux dans un, ou près d'un, groupe adéquat d'actuels. Cette méthodologie n'est pas toujours d'une application évidente : les pièces exhumées sont souvent fragmentaires et ne permettent pas une détermination certaine, mais dans bien des cas elles sont susceptibles d'une approximation non négligeable.

Eptesicus noctuloïdes a fait l'objet d'un commentaire de Baudelot (1972) dans lequel est il précisé : "Le seul genre moderne auquel on puisse rapprocher cette espèce, tout au moins au stade actuel de nos connaissances, est le genre *Eptesicus*". Si l'on se rapporte à la description des détails structuraux et à l'iconographie donnés par cet auteur, la proposition faite est admissible. Toutefois, si la pièce considérée semble bien correspondre à un *Eptesicus* (*auct.*), il n'est pas possible, notamment suite à l'absence de la canine et de la première incisive supérieure, de confirmer l'appartenance au Premier Ensemble dentaire.

Eptesicus campanensis est connu par un fragment de mâchoire inférieure ayant sans aucun doute appartenu à un eptésiforme. Une canine supérieure de même origine, trouvée isolément, et rapportée à l'espèce par l'auteur (Baudelot, 1970), correspond à la morphologie de son homologue dans le contexte du genre *Eptesicus* (*n.s.*). Il reste toutefois à démontrer que l'association est justifiée.

Miostrellus risgoviensis, décrit par Rachl (1983) du Miocène moyen (Goldberg, sud de l'Allemagne), est une petite espèce eptésiforme. Toutes les dents sont connues, à l'exception des incisives et de P/2. L'auteur en fait un genre particulier, et au point de vue odontologique sa décision apparaît fondée. La taille de l'alvéole de I2/, la morphologie de la canine supérieure, la disposition de la postprotocrista sur les molaires supérieures écartent notamment *risgoviensis* du genre *Eptesicus* (*auct.*), lequel cependant reste le plus proche voisin. La présence d'une P2/ fait que la formule dentaire de ce fossile est identique à celle de *Pipistrellus*, d'où le nom qu'il porte. Mais le maintien de P2/, à notre sens, n'a pas valeur de critère de discrimination générique. *Miostrellus* montre que le processus de régression - perte de P2/ était déjà engagé à cette époque, et que ce phénomène a dû se produire chez toutes les lignées éteintes

comme chez celles qui ont directement mené aux actuels *Eptesicus* et *Nycterikaupius*. Ce processus reste actif puisque, chez certaines espèces vivantes, la P2/ subsiste à l'état rudimentaire : *Eptesicus io* (= *Ia io*), *Eptesicus circumdatus*, *Eptesicus tasmaniensis*.

Par ailleurs, la mandibule, trouvée dans le même gisement que *Miostrellus*, et rapportée par Rachl (1983) à un *Vespertilio* sp., de même que la mandibule de Steinheim (Miocène supérieur), décrite et considérée par Engesser (1972) comme un *Scotophilus* ?, doivent aussi être signalées. Ce sont des eptésiformes qui, comme *Paleptesicus* et *Miostrellus*, semblent devoir être situés dans un ensemble de lignées parmi lesquelles se trouve celle de *Eptesicus* (auct.). L'intéressant apport paléontologique permet donc de distinguer une "zone provisoire d'indétermination générique" situable à la base de la radiation principale des eptésiformes. Cette radiation s'est probablement montrée riche en tentatives évolutives, mais de nombreuses lignées seraient restées sans descendance, et les témoins fossiles épars sont difficilement connectables aux représentants des lignées qui survécurent.

L'iconographie de *Paleptesicus priscus*, due à Zapfe (1950), montre un ensemble de caractères opposés. Peuvent être considérés conservateurs : la présence d'une P2/, le non-engagement du processus de raccourcissement de la rangée dentaire, les diastèmes entre I2/-C/ et C/-P2/, la longueur comprise entre l'alvéole de I1/ et la P4/, supérieure à celle de l'ensemble M1/-M3/. Par contre, on constate les structures évoluées des M1/ et M2/, apparemment rattachables aux types B et B évolué (I,115), et la forte régression de M3/. L'absence de document pour la rangée inférieure est regrettable, et la myotodontie de *Paleptesicus* ne peut être prouvée. C'est donc à titre provisoire, et sous réserve, que ce fossile est rattachable aux eptésiformes. Par ailleurs, le fait qu'il ne soit pas accordable à un genre actuel conduit à le considérer comme représentant une lignée éteinte.

La perte précoce de I2/ écarte *Samonycteris major* du courant menant à *Eptesicus*. La rangée inférieure n'a pas été étudiée, pour ménager la pièce, et le grade myotodonte n'a donc pu être établi. Cependant, malgré cette lacune, sa place parmi les eptésiformes est suggérée par les nombreux points communs relevés sur sa rangée supérieure et celles des Nycticeini. La remarque la plus importante paraît résider dans l'absence de I2/ et au niveau de la morphologie de I1/. Pour cette dernière, Revilliod (1922) précise : "La pointe est à base triangulaire avec un bord antérieur fortement convexe en avant et une paroi postérieure concave" ; cette définition s'applique assez bien au type C (I,80).

Simonycteris stocki est cité ici pour rappeler que son descripteur en fait un Vespertilionidae plus proche de *Eptesicus* que des autres genres. Les précisions et l'iconographie de Stirton (1931) laissent subsister le doute quant à la place exacte que doit occuper ce fossile dans la classification, et notamment s'il doit être assimilé aux eptésiformes : l'absence de la rangée inférieure fait que la myotodontie ne peut être déterminée. Le fort raccourcissement du rostre, caractère évolué, n'est pas égalé chez les vespertilionidés actuels, et si le fossile appartenait effectivement à cette famille il devrait être considéré comme n'ayant pas laissé de descendant direct.

5. DEMEMBREMENT DU GENRE *EPTESICUS* RAFINESQUE, 1820 (AUCT.) ET CREATION D'UN TAXON NOUVEAU : *NYCTERIKAUPIUS* GEN. NOV.

Parmi les eptésiformes, le genre *Eptesicus* (auct.) ne constitue pas un ensemble suffisamment homogène pour justifier le maintien du statut systématique établi. L'examen des espèces groupées jusqu'à présent sous ce taxon générique laisse apparaître qu'elles correspondent aux aboutissants de deux radiations. C'est du moins ce que suggère l'isolement de deux Ensembles dentaires chez les actuels.

La mise en évidence de deux lignées évolutives distinctes, bien que proches, implique qu'un démembrement du genre *Eptesicus* (*auct.*) est devenu nécessaire, et qu'un découpage doit être proposé. L'application des règles de la nomenclature zoologique conduit à regrouper sous un taxon générique inédit les espèces répondant aux caractères morphologiques du Second Ensemble dentaire. Ce remaniement systématique, qui correspond à une déduction odontologique, est corroboré par la constatation de deux répartitions géographiques distinctes des espèces actuelles. La distribution du genre *Eptesicus* (*n.s.*) est mondiale. Par contre, celle du genre *Nycterikaupius* est limitée aux contrées chaudes de l'Asie et de l'Afrique, à l'Indonésie et à l'Australie.

Genre *EPTESICUS* (*n.s.*) (Premier Ensemble dentaire)

(Pl. 3, fig. 4)

Ce genre, ramené à une homogénéité remarquable après le retrait des formes référables au Second Ensemble dentaire, ne pose aucun problème particulier au niveau de la nomenclature. L'espèce-type reste *fuscus*, conformément à la description originale de Rafinesque.

Diagnose odontologique :

- I1/ première voie évolutive ; types B et B' (I,80) ;
- I2/ type B (I,84) ; processus de réduction engagé ;
- C. sup. type C (I,91) ; net renfort lingual en bourrelet ;
- P2/ type B (I,99), quand la dent est présente, ce qui est rare ;
- P4/ type C (I,102) ;
- M1/-M2/ type B évolué (I,114) ; la hauteur du métaconule et l'orientation de la postprotocrista sont fluctuantes ;
- M3/ tous les intermédiaires entre les types B et C (I,122) ; la stabilité morphologique spécifique semble assurée ;
- I1-I2-I3 morphologie C (I,87) ; disposition particulièrement imbriquée des dents ;
- C. inf. morphologies de transition menant de B1 à B3 (I,96) ;
- P2 type B (I,106) ;
- P4 type B (I,108) ; fusion des racines jamais amorcée ;
- M1-M2 myotodontes (I,119) ;
- M3 myotodonte ; types B (I,124) et C (I,125) ; prédominance du dernier.

Composition spécifique du genre Eptesicus (n.s.) : *bottae* (et formes affines, *hingstoni*, *innesi*, *ognevi*) ; *brasiliensis* (et ses subdivisions géographiques) ; *circumdatius* ; *diminutus* ; *furinalis* ; *fuscus* ; *hottentotus* ; *innoxius* ; *serotinus* (et les formes affines, *pachyomus*, *shirazensis*, *sinensis*, *turcomanus*). Cette liste n'est pas limitative.

Genre *NYCTERIKAUPIUS* *gen. nov.* (Second Ensemble dentaire)

(Pl. 4, fig. 1)

Origine du nom : du grec *Nycteris* (chauve-souris) et de J. Kaup, mammalogiste allemand. Il est établi en hommage à ce dernier pour ses travaux sur les *Vespertilionidae*.

Espèce-type : "*Eptesicus* " *pumilus* GRAY, 1841.

Le genre *Nycterikaupius* est odontologiquement homogène, et notre investigation est

limitée à cette seule considération. Il est vraisemblable que ce taxon fera plus tard l'objet d'une révision, et que les raisons de le scinder seront autres que celles liées aux structures dentaires. Il semble prématuré de s'engager présentement dans cette démarche, qui nous obligerait à utiliser d'autres méthodologies que l'odontologie. Cette probable mise au point comporte d'ailleurs un préalable : la révision des types spécifiques et leur comparaison avec les pièces muséologiques, afin de limiter la confusion qui règne actuellement à ce niveau.

Diagnose odontologique :

I1/	première voie évolutive ; types B' et B" (I,80) ;
I2/	type B (I,84) ; processus de régression engagé ;
C. sup.	type B (I,91) très modifié ; la crête mésiale s'estompe, elle laisse place à un arrondi antérieur ; la face plane interne devient moins importante ; par ailleurs pas de renfort sur la face interne, comme cela est le cas sur les dents du type C (I,91) ;
P2/	type B (I,99) quand la dent est présente ;
P4/	type D (I,102), dent morphologiquement fluctuante ;
M1/-M2/	type A (I,112) peu souvent ; type B (I,114) communément ; dans les deux cas la partie linguale de la dent est fluctuante ;
M3/	intermédiaire entre les types A et B (I,122) ;
I/1-I/2-I/3	nombreux intermédiaires entre les morphologies B et C (I,86-87) ; disposition imbriquée ou non ;
C. inf.	type B1 (I,96) ;
P/2	type B (I,106) ;
P/4	type B (I,108) ; fusion des racines parfois amorcée ; type uniradiculé quelquefois réalisé (I,111) ;
M/1-M/2	myotodontes (I,119) ;
M/3	myotodonte, types B et C (I,124-125).

Composition spécifique du genre *Nycterikaupius* gen. nov. : *brunneus* ; *capensis* ; *inexpectatus* ; *matroka* ; *melkorum* ; *nasutus* ; *pumilus* ; *rendalli* ; *somalicus* ; *tenuipinnis*. Cette liste n'est pas limitative.

6. REVISION DES STATUTS GENERIQUES DE *IA IO* ET *PIPISTRELLUS TASMANIENSIS*. LEUR RATTACHEMENT AU GENRE *EPTESICUS* (N.S.)

Nous avons remarqué que l'espèce sud-asiatique *Ia io* et l'espèce australo-tasmanienne *Pipistrellus tasmaniensis* qui, à bien des égards, paraissent proches des *Eptesicus*, partageaient avec ces derniers les morphologies du Premier Ensemble dentaire. Cette constatation conduit à la révision de leurs statuts génériques.

- Révision du statut de *Ia io* THOMAS, 1902

La comparaison de *Ia io* et de *Eptesicus serotinus* montre qu'il existe une unité de plan entre les deux espèces et que les seules dissemblances résident dans l'ordre d'avancement des tendances évolutives en jeu ; ces différences relèvent de la distinction spécifique.

Thomas, lors de la description originale, avait fort bien cerné le problème et précisait : "To the Serotine it is related by its general form, the proportions of its ears and tragus, and the structure of its incisors and molars ; and its retention of the little premolar above is only point in which it agrees with the Pipistrelle". La mise au point de

Topal (1970) confirme aussi la parenté de *Ia* et de *Eptesicus* ; l'auteur s'appuie pour cela sur des éléments anatomiques nouveaux, et particulièrement sur l'extrême similitude des os péniens.

Dans les comparaisons qui suivent entre *Ia io* et *Eptesicus serotinus*, les points mis en évidence ne portent que sur les dents homologues présentant une différence. Les autres dents sont morphologiquement semblables.

- I1/ L'évolution de la dent est plus avancée sur *Ia* que sur *Eptesicus* ; la cuspidé 2 se situe au stade ultime de sa régression. La phase unifide peut être atteinte par certains spécimens : c'est le cas de l'individu retenu par Pen *et al.* (1962) pour établir le type de *longimana*, tombé depuis en synonymie.
- I2/ La dent est plus réduite chez *Ia* ; elle est aussi plus déplacée vers l'extérieur de la rangée dentaire.
- P2/ Cette dent résiduelle à cuspidé unique basse, circulaire et complètement cingulée, est toujours présente chez *Ia*. Rejetée à l'intérieur de la rangée dentaire, elle ne fait pas obstacle au contact des canines et P4/. P2/ est régulièrement absente chez les autres *Eptesicus*.
- M3/ La dent est moins réduite chez *Ia io* qu'elle ne l'est chez *Eptesicus serotinus*. On sait toutefois que cette dent varie dans son développement selon l'espèce considérée, et qu'elle ne constitue pas une référence appréciable lors d'une distinction générique.

La réelle absence de caractères de discontinuité nous autorise à poser le problème de la validité du genre *Ia*. Notre conception de la notion de genre, c'est-à-dire celle d'une unité naturelle (I,74), nous incite à ne pas maintenir *Ia* au rang des taxons génériques, et à inclure la seule espèce existante, *io*, dans le genre *Eptesicus* (n.s.). La présence d'une P2/ est insuffisante pour s'opposer au redressement systématique que nous proposons. Nous avons exposé plus avant (I,100) les grands principes qui régissent la réduction du nombre des prémolaires supérieures, et nous considérons que l'état de régression constaté chez *Ia* en est une illustration normale.

- Révision du statut de *Pipistrellus tasmaniensis* (GOULD, 1858)

L'examen des rangées dentaires de cette espèce australienne exclut son appartenance au genre *Glischropus*, préconisée par Irelade et Troughton (1934), de même que son rattachement au genre *Pipistrellus* admis par Tate (1942).

De par sa denture, *tasmaniensis* matérialise sa conformité avec les grandes formes du genre *Eptesicus* (n.s.), particulièrement avec celles du groupe *serotinus*. Ce sont ces deux espèces qui ont fait l'objet d'une comparaison odontologique.

- I1/ Bifide chez *serotinus*, elle est unifide chez *tasmaniensis* ; la morphologie du second se situe strictement dans le développement normal de la tendance évolutive A-B" (I,80), qui constitue une des caractéristiques du genre *Eptesicus*.
 - P2/ Comme *io*, *tasmaniensis* est porteur d'une P2/ résiduelle.
 - M3/ Une différence se constate au niveau de M3/ : chez *tasmaniensis* la dent est du type A (I,122), alors que chez *serotinus* elle s'inscrit dans le cadre du type C (I,122). Cette dissemblance n'a qu'une valeur spécifique.
 - P2/ La dent est un peu plus réduite chez *tasmaniensis*.
 - M3/ Le moindre degré de régression constaté chez *tasmaniensis* correspond à une corrélation logique avec le développement de la troisième molaire supérieure. Son incidence en systématique est confinée à la distinction spécifique.
- Ces précisions paraissent largement suffisantes pour proposer le rattachement de *tasmaniensis* au genre *Eptesicus* (n.s.).

7. GENRES DEPENDANT DU PREMIER ENSEMBLE DENTAIRE

Deux genres présentent, à des degrés très différents, une morphologie dentaire apparemment liée à celle des *Eptesicus* n.s., donc au Premier Ensemble dentaire. Ce sont : *Histiotus* et *Otonycteris*.

Ces genres sont porteurs, au niveau de la denture, de particularités uniquement partagées avec les *Eptesicus* n.s., ce qui implique une éventuelle parenté privilégiée. La similitude odontologique laisse pressentir que les deux genres concernés sont des aboutissants différenciés d'une seule morphologie ancestrale. L'examen approfondi valide l'hypothèse, avec une quasi certitude, pour *Histiotus*. L'affirmation est plus délicate pour *Otonycteris*. Les légères divergences constatées paraîtraient résulter non pas d'une origine différente, mais des effets de tendances évolutives semblables qui se seraient développées chez ce genre dans un ordre et à des vitesses autres que ceux reconnus chez les *Eptesicus* n.s., puis aussi à la manifestation de tendances évolutives, *a priori* nouvelles, encore non décelables chez les *Eptesicus*.

Il convient toutefois de retenir, tant pour *Histiotus* que pour *Otonycteris*, que notre proposition vise uniquement à établir un degré de parenté avec les *Eptesicus* n.s., et non à rassembler des éléments menant à l'absorption des deux premiers genres par le dernier. La réalité générique de *Histiotus* et *Otonycteris* est définitivement acquise ; elle est, de part et d'autre, confortée par des particularités anatomiques extra-dentaires.

- *Commentaire sur le genre Histiotus* GERVAIS, 1855 (Pl. 4, fig. 2)

Ce genre fut créé par Gervais, en 1855, pour *Plecotus velatus* I. GEOFFROY, 1824. Dans sa révision de 1878, Dobson ne tient pas compte de *Histiotus*, et assimile les espèces concernées au sous-genre *Vesperus*, lui-même rattaché au taxon générique fourre-tout *Vesperugo*. Thomas, en 1900, rend à *Histiotus* sa place initiale : "Skull as in *Eptesicus*, but more elongated and with larger audital bullae, their diameter more than double width of space between them". Il met clairement en évidence la parenté des deux taxons, et la particularité anatomique majeure qui les différencie. En 1942, Tate est encore plus affirmatif lorsqu'il précise : "Derived from the line leading to *Eptesicus*".

L'odontologie permet une confirmation, sans restriction, des postulats antérieurs. Les comparaisons faites entre *Histiotus montanus* et des *Eptesicus* de même taille, notamment plusieurs formes géographiques de *brasiliensis*, montrent des différences dentaires extrêmement minimales, dont l'importance relève de la distinction spécifique ou de la variabilité individuelle.

La différenciation du genre *Histiotus* repose essentiellement sur le développement considérable du système auditif. Cette orientation évolutive apparaît çà et là dans d'autres groupes : les plécotiformes, parmi les leuconoïdes ; *Laephotis*, chez les tenants du Second Ensemble dentaire ; *Otonycteris*, qui atteint un degré encore plus avancé de cette spécialisation.

Espèces étudiées : *montanus* ; *velatus*.

Distribution : Amérique du Sud.

- *Commentaire sur le genre Otonycteris* PETERS, 1859

Ce taxon a été décrit pour l'espèce *hemprichi* PETERS, 1859. C'était, à l'époque, une prise de position systématique éclairée, justifiée par les particularités morphologiques qui caractérisent l'unique espèce connue.

Le crâne présente de nombreux points communs avec ceux des *Eptesicus* (n.s.) induisant une parenté. Il en diffère cependant par la plus grande taille des bulles auditives. Il existe une corrélation entre ces dernières et l'extrême développement du

pavillon auditif, plus marquée encore que chez *Histiopus* ou *Laephotis*. La morphologie de l'oreille externe confère à l'animal l'apparence d'un grand *Plecotus*. Cette ressemblance est si trompeuse qu'elle est à l'origine d'une méprise de Laurent (1936), qui avait décrit son *Plecotus auritus saharae* sur un spécimen de *O. hemprichi*.

Caractéristiques odontologiques :

I1/	type B" (I,80)
I2/	toujours absente ;
C. sup.	type C (I,91) ;
P2/	toujours absente ;
P4/	type C (I,102) ;
M1/-M2/	type B, mais possible morphologie de transition entre les types B et C (I,116) ;
M3/	type C, cas extrême de réduction observé chez les vespertilioninés (I,122) ;
I/1-I/2-I/3	morphologie C, fusion des premier et deuxième denticules sur les trois dents (I,88) ;
C. inf.	type B1 menant à B3 (I,96) ;
P/2	type B, plus réduite que chez <i>Eptesicus</i> (I,106) ;
P/4	type B (I,108) ; biradiculée ; processus de caninisation engagé (I,110) ;
M/1-M/2	myotodontes (I,119) ;
M/3	type D (I,126).

Les structures dentaires mènent donc à classer *Otonycteris* parmi les genres qui nous paraissent pouvoir dériver d'une morphologie ancienne proche de celle des actuels *Eptesicus* (n.s.).

Espèce étudiée : *hemprichi*.

Distribution : Afrique du nord, du Maroc à l'Egypte ; Arabie ; Tadjikistan ; Afghanistan ; Cachemire.

8. GENRES DEPENDANT DU SECOND ENSEMBLE DENTAIRE

Deux genres, *Vespertilio* et *Laephotis*, parfaitement distincts entre eux tout autant que de *Nycterikaupius*, partagent avec ce dernier des caractères dentaires qui induisent une origine proche sinon commune.

Vespertilio, par certaines structures conservatrices, fournit une image, au moins partiellement valable, des formes qui l'on précédé. *Laephotis* serait une production endémique africaine, dont la denture est conforme au Second Ensemble dentaire ; la justification de sa vocation générique réside dans le développement de l'oreille.

- **Commentaire sur le genre *Vespertilio* LINNAEUS, 1758** (Pl. 4, fig. 3)

Ce taxon a été créé pour sept chiroptères dont la seule parenté était d'appartenir à l'Ordre ; parmi eux, deux seulement étaient des vespertilioninés. Les conditions initiales étaient suffisantes pour susciter de nombreux remaniements, et il ne serait pas opportun d'analyser ici les vicissitudes taxonomiques de ce genre. Rappelons seulement la source supplémentaire de confusion née de la nouvelle définition du genre *Vespertilio* par Keyserling et Blasius en 1839, et de la tendance de l'époque qui était de concevoir des genres de regroupement. Il en est résulté que les vespertilioninés, dans un fort pourcentage, étaient alors rattachables à un genre qui avait perdu toute signification.

La définition rationnelle du taxon est due à Miller (1907) : *Vespertilio* ne regroupait plus que deux espèces : *murinus* et *superans* . Une troisième espèce, *orientalis*, a été ajoutée depuis par Wallin (1969).

Ce genre se singularise en présentant au niveau de I1/ une morphologie tricuspidée de type A, supposée primitive, et la série des modifications structurales menant directement au type B, lequel ouvre la série B, B', B'' (I,80), l'une des caractéristiques des Premier et Second Ensembles dentaires. De par cette constatation, *Vespertilio* fait office de morphologie témoin, suggérant celles qui seraient à la base des deux proches radiations. Si toute la denture est considérée, l'appartenance au Second Ensemble dentaire devient prépondérante ; ici aussi, et malgré la présence de quelques caractères évolués, *Vespertilio* correspond à la forme la plus conservatrice. Pour concrétiser cette affirmation, dans la diagnose ci-dessous les dents porteuses des caractères les moins évolués seront distinguées par un astérisque.

I1/*	type A, et son développement menant au type B (I,80) ;
I2/*	type B (I,84) ; peu réduite, légèrement décalée vers l'extérieur ;
C. sup.*	type B (I,91) ; retrait vestigial du cingulum à l'emplacement de P2/ ;
P2/-P3/	absentes : caractère évolué ;
P4/	type D (I,102) ;
M1/-M2/*	intermédiaires allant des types A à B (I,112 et suivantes) ; variabilité de l'espace compris entre le métaconule et la base du métacône ;
M3/*	type A (I,122) ; une des moins réduites de la sous-famille ;
I/1-I/2-I/3	morphologie B (I,86) ; I/1 parfois porteuse de quatre denticules ;
C. inf.	type B1 menant à B3 (I,96) ;
P/2	type B (I,99) ; ensemble des prémolaires présentant la disposition B (I,111) ;
P/4	type B (I,109) ; processus de caninisation en cours (I,110) ;
M/1-M/2	myotodontie nettement acquise (I,119) ;
M/3	type B (I,124).

Sur un tout autre plan, les présences simultanées d'un pseudobaculum et d'un baculum, notamment mises en évidence par Wallin (1969), constituent, à notre connaissance, un cas unique chez les vespertilioninés. La morphologie du pseudobaculum est proche de celles des baculums des genres conservateurs (*Pipistrellus* - *Nyctalus*), alors que le baculum proprement dit est de type évolué. Cette curieuse anatomie pourrait documenter une phase évolutive de transition, dépassée par les autres épétésiformes.

Espèces étudiées : *murinus* (*s. str.*) ; *murinus ussuriensis* ; *superans*.

Distribution : de la Grande-Bretagne à la Sibérie orientale ; Afghanistan ; Chine ; Corée ; Japon.

- *Commentaire sur le genre Laephotis THOMAS, 1901*

Ce taxon générique, créé pour l'espèce *wintoni* THOMAS, 1901, était à l'origine considéré comme monospécifique ; il rassemble maintenant d'autres espèces isolées postérieurement : *angolensis* MONART, 1935 ; *botswanae* SETZER, 1971 ; *namibensis* SETZER, 1971.

Le matériel qu'il nous a été donné d'étudier est insuffisant pour définir valablement les limites d'une morphologie générique. *Laephotis* a souvent été comparé avec le genre *Histiotus*, pratique motivée probablement par la ressemblance relative du développement du pavillon auditif, laquelle ne semble correspondre qu'à une

convergence. Nous avons préféré rechercher les similitudes odontologiques qui existent entre *Laephotis* et l'ensemble des espèces du Second Ensemble dentaire. Des constatations restreintes faites, il ressort cependant que le genre peut être compris parmi les diversifications morphologiques issues de cette radiation, dont il a conservé la denture.

La diagnose odontologique correspond à celle donnée (II, 108) pour *Nycterikaupius*, aussi ne nous paraît-il pas nécessaire de la reporter ici. Le seul point particulier se rapporte à P/2 : le processus de resserrement longitudinal est très nettement engagé ; en vue linguale, l'espace compris entre l'avancée cingulaire postéro-interne de la canine et celle antéro-interne de P/4, est des plus minimales : $\pm 0,10$ mm.

Espèce étudiée : *botswanae*.

Distribution pour l'ensemble du genre : Angola ; Zaïre ; Ethiopie et, en partie, Afrique du sud.

9. LE COMPLEXE *CHALINOLOBUS* PETERS, 1866 - *GLAUCONYCTERIS* DOBSON, 1875

La radiation qui est à l'origine de ces deux taxons n'est pas situable dans la chronologie de l'évolution des vespertilioninés ; de même, il est impossible de préciser auquel, du complexe *Chalinolobus - Glauconycteris* ou du Second Ensemble dentaire doit être attribué un état d'antériorité. La radiation qui est à l'origine du premier est-elle fondamentalement indépendante, c'est-à-dire directement issue de la souche nyctaloïde comme pourrait le suggérer le mode évolutif de I1/ ? Est-elle seulement complémentaire de la radiation qui a constitué les formes du Second Ensemble dentaire ? Aucune preuve paléontologique ne peut dans le présent conduire à la solution du problème. Considérant les seuls aboutissants actuels, le complexe *Chalinolobus - Glauconycteris* correspond à une entité supra-générique ayant de multiples points communs avec le Second Ensemble dentaire, constatation qui pourrait favoriser l'hypothèse d'une radiation de second rang.

Si la valeur générique de *Chalinolobus* fut très tôt reconnue, les arrangements taxonomiques proposés à l'intérieur du genre n'ont jamais fait l'unanimité. Le genre *Chalinolobus* a été créé par Peters, en 1866, pour l'espèce *tuberculatus* FORSTER, 1844, rattachée lors de sa description initiale au genre *Vespertilio*. Par la suite, on a rassemblé sous ce taxon de nombreuses espèces, plus ou moins affines, provenant des zones australienne et éthiopienne.

En 1875, Dobson a entrepris la révision du genre *Chalinolobus* qu'il a subdivisé en deux sous-genres : *Chalinolobus* et *Glauconycteris*. La conception de Dobson est précisée dans le travail qu'il fit publier en 1878 : "These subgenera, however, similarly artificially based upon the presence or absence of the minute first upper premolar, separate the species into two very natural groups distinguished by other more important characters and unhabiting respectively a great continent".

Miller, en 1907, s'appuyant sur les formules dentaires, les particularités morphologiques de l'aile, mais aussi sur les positions respectives de I1/ et I2/, a élevé *Glauconycteris* au niveau générique. Tate, en 1942, ne modifie en rien la classification établie.

Les travaux de Ryan (1966) ont montré que la P2/ était parfois absente chez *Chalinolobus*, qu'il était question d'une dent résiduelle et que ce seul caractère ne justifiait pas l'existence de deux genres. C'est sur cette base que cet auteur a proposé de rendre à *Glauconycteris* son statut sub-générique d'origine.

L'analyse de Ryan a été reprise par Koopman en 1971, qui a vérifié les autres caractères de différenciation avancés par Miller. Il a remarqué que le déplacement latéral de I2/ est engagé chez certains *Glauconycteris* ; en d'autres termes, qu'il n'existait pas une discontinuité marquante entre les deux genres sur ce point précis. Il a démontré par

ailleurs que les particularités biométriques de l'aile, mises en évidence par Miller, ne sont pas applicables à l'ensemble des espèces, et il ne constate pas de rupture dans les rapports de taille. Bien au contraire, il précise : "The degree of graduation in the lengths of metacarpals 3, 4 and 5 reveals a similar pattern". La conclusion de Koopman est donc de se rallier à l'opinion de Ryan.

Les examens auxquels nous avons procédé mènent à une conception quelque peu différente. Il nous semble, en effet, qu'une discontinuité peut être établie au niveau de la denture, et que nous sommes en présence de deux genres. De plus, une nette coupure de la distribution géographique, non encore datée par un apport paléontologique mais à coup sûr ancienne, est suffisante pour que, de part et d'autre, se soient constituées des unités génériques définitivement distinctes.

Critères odontologiques de distinction des deux genres

Les comparaisons sont restreintes aux dents de la rangée supérieure et aux incisives inférieures. Les autres dents sont identiques entre elles et semblables à celles du Second Ensemble dentaire.

- I1/ Chez *Glauconycteris*, la morphologie de la dent se situe exactement dans la première voie évolutive : le type D et son prolongement D' (I,81) ont seuls été observés. Chez *Chalinolobus*, cette dent est assimilable à la même voie évolutive, toutefois, et dans tous les cas étudiés, sa morphologie n'est jamais rigoureusement conforme à celle de l'un des types décrits. Nous sommes en présence d'un développement marginal des structures, dont l'interprétation est délicate. De plus, le problème est compliqué par une tendance à la variation intra-spécifique.
- I2/ Chez *Chalinolobus* la dent est conforme au type B (I,84) : sa régression s'effectue sans altération majeure de la structure de base. Chez *Glauconycteris*, la réduction de l'unique cuspide est telle qu'en vue occlusale la dent apparaît clypéiforme. Elle est nettement ovalaire, le méplat cingulaire est complet, très large, et le relief central de faible hauteur ; cette cuspide, pyramidale ou conique, est encore acuminée. Ces caractères différentiels sont constants sur le matériel étudié.
- La migration labiale de I2/, son pivotement sur elle-même, ne sont pas réalisés chez *Glauconycteris*. Le processus est à peine amorcé sur certaines espèces, mais I1/-I2/ et C. sup. sont toujours alignées et en contact. Par contre, chez *Chalinolobus*, le déplacement labial de I2/ est très avancé, voire réalisé. Ces dispositions font que chez *Glauconycteris* il n'y a pas de diastème entre I2/ et la canine, ou, s'il en existe un, il est insignifiant, alors qu'il est toujours nettement marqué sur *Chalinolobus*.
- C. sup. Cette dent n'apporte aucune contribution majeure à la distinction des deux genres. Une seule remarque : la hauteur du croc par rapport à celle de P4/ est régulièrement plus importante chez *Glauconycteris* que chez *Chalinolobus*.
- P2/ La P2/ est toujours absente sur *Glauconycteris*. Elle est normalement présente sur *Chalinolobus*. Des manques ont été signalés sur ce dernier genre : le fait est normal puisqu'il s'agit d'une dent en voie de disparition qui se situe ici au dernier stade de sa régression.
- P4/ Le resserrement longitudinal de la dent est bien visible sur les deux genres. Il est toutefois plus marqué chez *Glauconycteris* ; la disposition la plus constrictive est observable sur *G. variegata*. Il n'y a pas de cuspide cingulaire antéro-interne chez *Glauconycteris*. Ce relief, nettement acuminé, est parfois présent chez *Chalinolobus* ; nous l'avons remarqué sur les

- groupes spécifiques *morio* et *gouldii*.
- M1/-M2/ Le retrait du mésostyle, tant sur M1/ que sur M2/, est beaucoup plus important chez *Glauconycteris* que chez *Chalinolobus* ; pour ce dernier genre le processus est à peine amorcé. Les molaires de *Glauconycteris* ne présentent pas de métaconule. Sur *G. variegata*, la postprotocrista est déclive ; elle relie, dans un arrondi régulier, le sommet du protocône à l'extrême base du métacône. Chez *G. poensis*, la même crête décrit une courbe qui rejoint le méplat cingulaire menant au métastyle. Une morphologie intermédiaire est visible sur *G. argentata*. Sur les molaires des *Chalinolobus*, un métaconule vestigial peut être observé, et la postprotocrista passe par son sommet ; elle descend ensuite sur le flanc distal du métaconule en direction du méplat cingulaire postéro-interne, sans toutefois l'atteindre. Les *Chalinolobus* des groupes *gouldii*, *morio* et *picatus* sont sur ce point identiques entre eux : leurs molaires se rattachent au type B (I,114). Chez *Chalinolobus picatus* on distingue un vestige de paraconule ; sur les autres espèces, seul un paralophe résiduel apparaît, sans formation d'un paraconule. L'examen des deux premières molaires supérieures met donc en évidence une possibilité de différencier les deux genres.
- I/1-I/2-I/3 Chez *Chalinolobus* les incisives inférieures se rattachent à l'ensemble morphologique B (I,86) ; on constate une tendance à l'épaississement, avec un début de projection vers l'arrière des denticules latéraux sur I/1 et I/2 ; la disposition imbriquée des trois dents est souvent observée. C'est par contre la morphologie C (I,87) qui semble constante chez *Glauconycteris*. Toutefois, I/1 reste pectinée, et la standardisation des structures des I/2 et I/3 est très nette ; I/3 est toujours plus volumineuse que I/2.

Au terme de cet examen comparatif, *Chalinolobus* et *Glauconycteris* apparaissent bien comme deux entités, représentant des évolutions d'abord divergentes puis maintenant séparées, justifiables d'une distinction générique. Le premier paraît être voué à un relatif conservatisme morphologique ; le second est innovateur, et ne semble pas être au terme de ses possibilités évolutives.

Espèces étudiées : *Chalinolobus* : groupes *gouldii* ; *morio* ; *picatus* .
Glauconycteris : groupes *argentata* ; *beatrice* ; *poensis* ; *variegata* .

Distribution : *Chalinolobus* : Australie ; Tasmanie ; Nouvelle-Zélande ; Nouvelle-Guinée ; Nouvelle-Calédonie. *Glauconycteris* : Afrique équatoriale.

10. CONSIDERATIONS SUR LES NYCTICEINI TATE, 1942

C'est sur les structures dentaires de l'espèce américaine *Nycticeius humeralis* que Tate (1942) a construit la Tribu des Nycticeini. La description qu'il en donne est révélatrice : "All genera of this division, named after *Nycticeius*, possess the common character that their upper incisor toothrows are strongly modified from bicuspid condition of *Myotis*, *Pipistrellus* and *Eptesicus*. The outer incisor is obsolete ; the inner one usually lacks the supplementary cusp and is simply conical". Cet ensemble apparaît artificiel : un statut unitaire est accordé à un groupe composite sur la seule constatation de ressemblances qui s'avèrent en partie l'expression de convergences évolutives.

Sur la base odontologique, un groupement de genres, comprenant une grande partie des Nycticeini (sens de Tate), peut s'effectuer autour du mode évolutif de I1/ : ici la dent correspond aux types C et C' (I,80). Mais dans ce contexte il faut proscrire la prépondérance donnée à l'absence de I2/. Ce dernier élément n'est pas suffisant pour justifier une coupure générique, puisque le processus régression - perte de I2/ s'inscrit

parmi les tendances évolutives majeures observées chez les vespertilioninés.

Dans la structuration que nous proposons, l'absence de I2/ est facultative ; dans ces conditions, la Tribu des Nycticeini, dont le nom est conservé puisque le genre *Nycticeius* en est bien représentatif, apparaît différente de celle admise classiquement.

Il convient donc de soustraire de l'ensemble Nycticeini les genres *Otonycteris*, *Scotophilus* et *Scotoecus*. Le premier est lié aux formes du Premier Ensemble dentaire (II, 111), le second constituant un cas particulier est traité en conséquence (II, 121), le dernier doit aussi être éloigné des Nycticeini puisqu'il est resté nyctalodonte (II, 99). Des taxons regroupés par Tate, il en reste quatre entre lesquels une parenté peut, semble-t-il, être admise. Ce sont *Nycticeius*, "*Scoteinus*", *Scotomanes* et *Rhogeëssa*. Cependant, nous proposons d'ajouter à cette liste le genre *Hesperoptenus*, le maintien de I2/, ici en pleine phase régressive, nous paraît négligeable, alors que toutes les autres structures des Nycticeini (n.s.) sont présentes.

Nous répartissons donc maintenant les Nycticeini en quatre genres :

- *Nycticeius* RAFINESQUE, 1819, subdivisé en trois sous-genres : *Nycticeius* RAFINESQUE, 1819 ; *Scoteanax* TROUGHTON, 1943 ; *Scotorepens* TROUGHTON, 1943 ;
- *Scotomanes* DOBSON, 1875 ;
- *Rhogeëssa* H. ALLEN, 1866, subdivisé en deux sous-genres : *Rhogeëssa* H. ALLEN, 1866 et *Baeodon* MILLER, 1906 ;
- *Hesperoptenus* PETERS, 1869.

Cette articulation, qui résulte uniquement de l'examen des rangées dentaires, a l'avantage de ramener le problème à de plus justes dimensions, et pourrait s'avérer utile au moins provisoirement.

La répartition mondiale disjointe, par îlots, des Nycticeini, oblige à user d'une hypothèse pour tenter d'en saisir l'origine. Il faut admettre une dispersion très étendue des populations-souches, puis la formation d'isolats menant à des évolutions allopatriques parfois très différenciatrices, parfois déconcertantes de similitude. Il est intéressant de constater que les espèces *humeralis*, *schlieffeni* et *greyii*, les plus éloignées géographiquement, sont les plus proches au niveau de la denture. Cette constatation corrobore la réalité d'une entité Nycticeini.

Diagnose odontologique des Nycticeini (n.s.) :

- I1/ première voie évolutive ; type C (I,80) : *Rhogeëssa*, *Baeodon*, *Scotomanes*, *Scoteanax* ; type C' (I,80) : *Scotorepens*, *Nycticeius* ; stade intermédiaire entre les types C et C' : *Hesperoptenus* ;
- I2/ absente, sauf chez *Hesperoptenus* ;
- C. sup. type B (I,91) : *Nycticeius* ; type B modifié : les autres genres ; parfois le resserrement C-P4/ provoque une brusque orientation ascendante du bord cingulaire interne ; ce caractère est visible sur *Scotorepens* et *Scoteanax* ;
- P2/ absente ; une P2/ résiduelle a été observée sur un *N. schlieffeni* (MNHN A.701) ;
- P4/ type D (I,102) très peu modifié : *N. humeralis*, *N. albiventer*, *Scoteanax*, *Hesperoptenus* ; type D nettement modifié (I,103, Fig. 20) : *N. schlieffeni*, *Scotorepens*, *Scotomanes* ;
- M1/-M2/ type A (I,112) : *N. schlieffeni*, *N. humeralis* ; type B (I,114) : *N. albiventer*, *Scotorepens*, *Rhogeëssa* ; type B évolué : *Scoteanax*, *Scotomanes*, *Hesperoptenus*, *Baeodon* ;
- M3/ type A (I,122) : *Nycticeius*, *Hesperoptenus* ; type B (I,122) : *Scotorepens*, *Scoteanax* ; type C (I,122) : *Scotomanes*, *Rhogeëssa*, *Baeodon* ;

- I/1-I/2-I/3 morphologie B (I,186) : *N. humeralis* ; morphologie C (I,87) : *N. schlieffeni*, *N. albiventer* ; morphologie C évoluée (I,88) : *Scotorepens*, *Scoteanax*, *Scotomanes*, *Hesperoptenus* ; morphologies particulières : *Rhogeëssa*, *Baeodon* (I,89) ;
- C. inf. type B1 (I,95) : *Nycticeius* ; type B1, courant menant à B3 : *Scotorepens*, *Scotomanes*, *Rhogeëssa*, *Baeodon*, *Hesperoptenus* ;
- P/2 type B (I,106), généralisé dans la tribu ; resserrement maximal de la dent observé sur *Scotorepens* ;
- P/3 toujours absente ;
- P/4 toutes rattachables au type B (I,108) ; régulièrement biradiculées, sauf chez *Nycticeius schlieffeni* lequel présente une P/4 uniradiculée ;
- M/1-M/2 myotodontes (I,119) ;
- M/3 type B (I,124) : *Nycticeius*, *Hesperoptenus* ; type C (I,125) : *Scotorepens*, *Scoteanax*, *Scotomanes*, *Rhogeëssa*, *Baeodon* .

Genre *NYCTICEIUS* RAFINESQUE, 1819

Rafinesque a créé ce genre pour l'espèce *humeralis* alors rattachée au genre *Vespertilio*. Après avoir subi plusieurs émendations injustifiées (*Nycticeus*, *Nycticejus*, *Nycticea*, *Nycticeyx*), ce genre a été associé à *Scotophilus* par Gray en 1831. Le tout réalisait un taxon composite et incohérent. Ramené à une plus juste place par Dobson (1878), sa valeur objective fut consolidée par Miller (1907) et par Tate (1942).

Des travaux plus récents (Koopman, 1978 et 1984) ont conduit à ajouter à *Nycticeius* les espèces composantes de l'ancien genre *Scoteinus*. Il en résulte un genre, subdivisé en trois sous-genres, qui, dans l'immédiat, n'appelle pas de commentaire critique particulier. La morphologie dentaire confirme globalement l'homogénéité du taxon, au sein duquel le sous-genre nominal apparaît le plus conservateur.

Sous-genre *NYCTICEIUS* RAFINESQUE, 1819

Il est admis de rassembler dans ce sous-genre l'espèce américaine *humeralis* et sa forme caraïbe *cubanus* (GUNDLACH, 1861), ainsi que l'espèce africaine *schlieffeni* (PETERS, 1859) et sa forme ouest-africaine *albiventer* (THOMAS et WROUGHTON, 1908).

Au regard de l'odontologie, rien ne s'oppose à ce que ces espèces soient réunies sous le même taxon sub-générique : les différences constatées sont d'ordre spécifique.

Sous-genre *SCOTOREPENS* TROUGHTON, 1943

Les espèces classées dans ce sous-genre correspondent aux composantes de l'ancien genre *Scoteinus*. Elles diffèrent donc, d'une part, de celles du genre *Scotomanes* en répondant au critère proposé par Miller (1907) : "Depth of maxillary emargination equal to distance between canine" ; d'autre part, selon Koopman (1978), du sous-genre *Nycticeius* "in the more extensive anterior palatal emargination".

Si les seuls arguments odontologiques étaient retenus, il serait délicat d'établir une limite précise entre les sous-genres *Nycticeius* et *Scotorepens* : les rangées dentaires de l'espèce de référence, *N. (Scotorepens) greyii* (GRAY, 1842), empruntent considérablement aux diverses morphologies observées sur le sous-genre *Nycticeius*.

Sous-genre *SCOTEANAX* TROUGHTON, 1943

Il ne correspond qu'à une seule espèce, elle aussi australienne : *rueppelli* (PETERS, 1866). D'après Koopman (1978), "*rueppelli* differs from the other Australian forms in greater reduction of the last upper molar and a relative lengthening of the remaining upper molars" ; ces caractères ne nous semblent pas évidents. La seule différence morphologique, très minime, entre ce sous-genre et le précédent, se situe au niveau de I1/. Chez *Scotorepens*, la dent possède une crête distale et s'identifie au type C' (I,80), alors que chez *Scoteanax* la même dent est du type C (I,80), c'est-à-dire qu'elle présente une crête disto-labiale, et une autre disto-linguale.

Espèces étudiées : *humeralis* ; *schlieffeni* ; *albiventer* ; *greyii* ; *rueppelli*.

Distribution : Etats-Unis ; Mexique ; Cuba ; Afrique, au sud d'une ligne allant de la Mauritanie au Caire ; Arabie du Sud-Ouest ; Australie ; Nouvelle-Guinée.

Genre *SCOTOMANES* DOBSON, 1875

(Pl. 4, fig. 4)

Les travaux de Sinha et Chakraborty (1971) ont montré que l'espèce *emarginatus* (DOBSON, 1871), arbitrairement désignée par Miller (1907) comme espèce-type du genre "*Scoteinus* ", était congénérique avec *Scotomanes ornatus* (BLYTH, 1851). Les deux taxons génériques ayant été publiés simultanément, il appartenait aux premiers réviseurs de préciser celui qui devait être retenu. Leur choix s'est porté sur *Scotomanes*, et, conséquemment, "*Scoteinus* " devait disparaître de la nomenclature taxonomique. Il en résulte que *Scotomanes* ne peut être utilisé que pour les espèces *ornatus* et *emarginatus*.

Ainsi restreint, le genre *Scotomanes* répond à la définition de Miller : "Depth of maxillary emargination scarcely more than one-half distance between canines", marquant bien l'opposition avec la définition rappelée plus avant pour l'ex-genre "*Scoteinus* ", c'est-à-dire les actuels sous-genres *Scotorepens* et *Scoteanax*. Rappelons que Tate (1942) avait confirmé la différence entre "*Scoteinus* " et *Scotomanes* en précisant respectivement pour chacun d'eux : "skull relatively unbroadened, teeth delicate" et "skull broadened, teeth massive".

La diagnose odontologique (II, 117) laisse apparaître que *Scotomanes* reste très proche des autres Nycticeini. La différence la plus marquante est que le processus de resserrement des dents est parmi les moins engagés de la tribu, et qu'il ne conditionne pas une modification des structures de la canine supérieure, alors que cela est le cas pour *Scotorepens* et *Scoteanax*.

Une autre particularité, peut-être la plus intéressante, se situe sur P4/. Sur la partie postérieure du flexus labial on constate un relief linéaire de l'émail, qui peut être interprété comme le vestige de l'élimination d'un mésostyle. Nous n'avons relevé ce détail sur aucun des autres vespertilioninés. Mis en évidence sur un spécimen provenant du Bengale (BMNH 15.9.1.32), ce caractère est confirmé par le spécimen (MHNG 817.24) rapporté du Darjeeling. Il serait souhaitable que la stabilité de ce caractère et sa présence sur le spécimen-type de *emarginatus* (DOBSON, 1871), soient vérifiées.

Espèce étudiée : *ornatus*.

Distribution : Nord-Est de l'Inde ; Sikkim ; Birmanie ; Chine du Sud ; Vietnam, Thaïlande.

Genres *RHOGESSA* H. ALLEN, 1866 et *BAEODON* MILLER, 1906

Isolé par Allen, lors de la description de *tumida* H. ALLEN, 1866, le genre *Rhogeëssa* est fondé sur les particularités morphologiques des incisives inférieures. Il a peu subi de fluctuations taxonomiques, sauf une mutation passagère, effectuée par Dobson (1878), qui en faisait un sous-genre de *Vesperugo*.

En 1906, Miller le scindait en deux : *Rhogeëssa* et *Baeodon*, en se fondant sur le degré de régression de I/3 plus important chez le dernier. Ce découpage n'est en principe plus retenu. *Baeodon* a pris rang de sous-genre, ce qui correspond à une interprétation mieux comprise de l'évolution d'un morphocline.

La concordance odontologique est suffisante pour ne pas rejeter, au moins dans l'immédiat, le rapprochement de *Rhogeëssa* - *Baeodon* des autres genres auxquels ils étaient associés dans la tribu des Nycticeini. Il convient toutefois de préciser les particularités dentaires qui font l'originalité de *Rhogeëssa* et de *Baeodon*. Chez les deux sous-genres I/1 et I/2 sont standardisées ; elles apparaissent bidenticulées, mais un troisième denticule réduit subsiste à l'extrême base de la couronne. Chez *Rhogeëssa*, I/3 est plus petite que chacune des deux autres incisives, sa régression est fortement engagée, la cuspside centrale subsiste intacte mais les autres sont visiblement réduites. Chez *Baeodon*, la même dent n'est plus qu'un vestige appelé à disparaître.

Espèces étudiées : *parvula* ; *alleni*.

Distribution : Mexique ; Vénézuëla ; Colombie.

Genre *HESPEROPTENUS* PETERS, 1868 (nec 1869)

(Pl. 5, fig. 1)

Hill (1976) a procédé à la révision de ce genre, après une minutieuse étude des quatre espèces composantes. Dans son historique, auquel nous renvoyons le lecteur, l'auteur montre que la conception de Miller (1907), qui le premier avait promu ce taxon, jusqu'alors sub-générique, au rang générique, était juste mais reposait sur une base insuffisante. En effet, Miller, qui avait connaissance de trois espèces, n'en avait examiné qu'une, *tickelli*, et c'est sur cette dernière qu'il avait établi la diagnose générique de *Hesperoptenus*. Il ne connaissait *doriae* que par la description de Peters (1868), et déjà, sur cette considération livresque, il pressentait une différence générique entre *doriae*, d'une part, et *tickelli* - *blanfordi*, d'autre part. C'est peut-être cette présomption qui a conduit Miller à établir sa description sur *tickelli*, plutôt que sur *doriae* précédemment désigné comme espèce-type.

Les recherches de Hill aboutissent à une interprétation proche, mais elle est traduite par un découpage taxonomique plus adapté. Selon cet auteur, le genre *Hesperoptenus* PETERS, 1868 doit être constitué en deux sous-genres : *Hesperoptenus* PETERS, 1868 et *Milithronycteris* HILL, 1976. Au premier il faut rattacher uniquement *doriae* ; au second, les espèces *blanfordi*, *tickelli* et *tomesi*. Bien que les diagnoses de ces deux sous-genres fassent état de positions différentes de I2/, nous devons signaler qu'elles sont davantage fondées sur des caractères morphologiques autres que dentaires. Cependant, les différences relevées, notamment au niveau des structures du crâne, de la disposition et du nombre des rides palatales, sont suffisantes pour valider la coupure sub-générique proposée par Hill.

L'odontologie ne permet pas de définir avec rigueur, ni de proportionner, les degrés de parenté qui existent entre *Hesperoptenus* et les autres eptésiformes. Cependant, plusieurs caractères dentaires relevés chez ce genre montrent des rapports privilégiés avec les Nycticeini, dont il pourrait constituer une branche déviante et attardée. Notre opinion repose premièrement : sur la morphologie de I1/, dont les

structures sont intermédiaires entre celles des types C et C' (I,80) ; secondement : à l'exception de I2/, absente sur les autres Nycticeini, toutes les dents trouvent place dans la diagnose proposée pour la tribu en cause (II, 117).

La présence de I2/ concrétise l'originalité de la voie évolutive suivie par *Hesperoptenus*. Son degré de régression, très marqué chez *blanfordi* et *doriae*, moins évident chez *tickelli* et *tomesi*, laisse supposer que le processus régression - perte de la dent est engagé, mais qu'il existe un conservatisme certain à ce niveau par rapport à ce qui est observé chez les autres Nycticeini. La morphologie de la même dent corrobore l'évolution marginale du genre : sa couronne ovale et complètement cingulée, à cuspside centrale unique, sort totalement de l'orthodoxie du type B (I,84), dont elle est vraisemblablement issue, et du mode de régression habituel de ce type dentaire. Autre particularité, quel que soit son état de récession, la dent est rejetée vers l'intérieur de la rangée dentaire, ce qui constitue un fait unique chez les vespertilioninés.

Espèces étudiées : *blanfordi* ; *doriae* ; *tickelli* ; *tomesi* .

Distribution : Inde ; Ceylan ; Birmanie ; Thaïlande ; Malaisie ; Sarawak ; Bornéo ; Iles Adaman.

11. POSITION SYSTEMATIQUE PARTICULIERE DU GENRE *SCOTOPHILUS* LEACH, 1821

(Pl. 5, fig. 2)

Scotophilus a été créé par Leach sans qu'une espèce-type soit désignée. C'est l'année suivante que le même auteur sélectionna l'espèce *kuhli* LEACH 1822, pour être représentative du nouveau genre. La description de l'espèce-type, insuffisante et mal diffusée, a largement contribué à ce que *Scotophilus*, à l'image d'autres genres, soit rapidement devenu un taxon monstrueux. Il rassemblait alors les *Scotophilus* (*s. str.*), les Nycticeini, certains Lasiurini, et même quelques espèces isolées référables à d'autres genres. L'initiative de Gray, en 1831, lorsqu'il proposa le genre *Pachyotus* pour la même espèce *kuhli*, mais aussi pour *Nycticeius humeralis*, ne fit qu'accentuer l'équivoque qui régnait déjà.

C'est à Dobson (1878) que l'on doit un premier apport à la remise en ordre de cet ensemble. Non seulement il isolait *Nycticeius* au rang générique, mais surtout il subdivisait *Scotophilus* en trois sous-genres distincts : *Scotophilus*, *Scoteinus*, *Scotomanes*. Miller (1907) a reconnu valable l'orientation donnée par son prédécesseur, puis a justement minimisé le degré de parenté entre les trois sous-genres en élevant chacun d'eux au niveau générique. A notre époque, *Scotophilus* est restreint à un groupe d'espèces dont l'homogénéité est sans faille ; c'est un genre modèle, conforme en tous points à la définition de ce niveau taxonomique.

Diagnose odontologique :

I1/	type D" (I,82) ;
I2/	toujours absente ;
C. sup.	type C (I,91) ; déformation de la partie distale due au resserrement des canine et P4/ ;
P2/	toujours absente ;
P4/	particularité du flexus labial (I,103, Fig. 19, et I,104) ;
M1/-M2/	type C (I,116) ; morphologie unique chez les vespertilioninés ;
M3/	type C (I,122) ;
I/1-I/2-I/3	ensemble morphologique C (I,87) ;
C. inf.	type B3 (I,97) ;

P/2	type B (I,106) ;
P/4	type B (I,108) modifié ; la cuspidé disto-linguale de P/2 est enclavée dans la face mésiale de P/4, ce qui provoque une nette rupture du cingulum à l'avant de la dent ; la crête mésiale est bien marquée ;
M/1-M/2	myotodontes (I,119) ; régression notoire du talonide en longueur et hauteur ;
M/3	type C (I,125).

Le problème posé par le genre *Scotophilus* est de rechercher quel degré de parenté existe entre lui et les autres eptésiformes. Bien que placé par Tate (1942) dans la tribu des Nycticeini, probablement sur la base de la seule disparition de I2/, les points communs entre *Scotophilus* et la tribu considérée ne sont pas évidents. Il en est de même entre *Scotophilus* et les *Eptesicus* ou les *Nycterikaupius*. Afin d'évoluer vers une solution, nous avons recensé et comparé les caractères odontologiques qui rapprochent *Scotophilus* des Nycticeini, des *Eptesicus* et des *Nycterikaupius*, et ceux qui les séparent.

Eléments de ressemblance : l'absence de I2/ est constante chez *Scotophilus* ; cette dent fait aussi souvent défaut chez les Nycticeini (*Hesperoptenus* excepté) ; la canine supérieure de *Scotophilus* est du même type que celle de *Eptesicus* (n.s.), mais sa déformation distale n'est partagée qu'avec certains Nycticeini chez lesquels la dent est d'un type différent ; P2/ est toujours absente chez *Scotophilus*, comme chez les Nycticeini et la très grande majorité des *Eptesicus* et *Nycterikaupius* ; la morphologie de P/2 est commune à l'ensemble des genres comparés.

Eléments de dissemblance : chez *Scotophilus* I1/ est du type D", alors que la même dent correspond aux types B à B" ou C à C" pour les autres genres ; I2/ absente chez *Scotophilus* est toujours présente sur les rangées dentaires des *Eptesicus* et *Nycterikaupius* ; le dessin du flexus labial particularise la P4/ de *Scotophilus* ; chez ce dernier les M1/ et M2/ montrent un processus de resserrement - régression unique dans la sous-famille ; la canine inférieure du type B3 accompli chez *Scotophilus* n'atteint pas le même niveau évolutif chez les autres genres ; sur les M/1 et M/2 de *Scotophilus* on remarque une régression corrélative de celle constatée sur les dents supérieures de même rang ; ce cas est unique dans la sous-famille.

La disproportion, quantitative et qualitative, entre les éléments de ressemblance et ceux de dissemblance nous paraît suffisante pour rejeter l'hypothèse de l'appartenance de *Scotophilus* à la tribu des Nycticeini. Les mêmes raisons éloignent aussi *Scotophilus* des genres *Eptesicus* et *Nycterikaupius*. L'isolement morphologique de *Scotophilus* a atteint un tel niveau d'importance qu'il devient risqué de vouloir l'associer aux genres apparemment les moins éloignés. La paléontologie, ici encore, nous paraît être seule à pouvoir apporter des nouveaux éléments d'appréciation.

Espèces étudiées : les groupes spécifiques *dinganii* (= *nigrita*) ; *gigas* ; *heathi* ; *kuhli* (= *temmincki*) ; *leucogaster* ; *viridis*.

Distribution : Afrique, au sud d'une ligne allant du Sénégal au Soudan ; Madagascar ; Afghanistan ; Pakistan ; Inde ; sud de la Chine ; Thaïlande ; Vietnam ; Hainan ; Formose ; Philippines ; Célèbes.

12. LES NEOEPTESIFORMES

Les radiations mytodontes traitées jusqu'ici nous paraissent être les plus anciennes, et morphologiquement proches entre elles. Plus près de nous, la production de radiations eptésiformes est attestée. Ces dernières concernent moins d'espèces que leurs devancières, et leurs dispersions géographiques sont plus restreintes.

Sur le strict plan odontologique, ces nouvelles radiations sont différentes des précédentes : les I1/ et C. sup. sont les dents les plus caractéristiques. L'homogénéité des structures dentaires est suffisante pour que nous puissions les définir en une diagnose globale. Elles présentent évidemment des particularités mineures ; mais pour toutes les espèces considérées, *Pipistrellus* demeure le plus proche parent resté nyctalodonte.

A ces légères différences dentaires, s'ajoutent, pour certaines espèces, d'incontestables caractères distinctifs touchant la morphologie externe et l'ostéologie. Ces critères permettent d'établir des coupures génériques parmi les néoeptésiformes.

En l'état actuel de nos connaissances, quatre entités de valeur générique peuvent être considérées, sans qu'il soit possible de les classer selon l'ordre chronologique de leur émergence à partir du potentiel génétique de *Pipistrellus*. Ce sont : *Tylonycteris*, *Mimetillus*, *Hypsugo*, puis un ensemble manifestement hétérogène, constitué pour cette raison en un Groupe Collectif : *Attalepharca* nov. (II, 126). Pour ce dernier, et en l'attente d'une révision faisant appel à différentes disciplines, la solution proposée, malgré son insuffisance et son caractère provisoire, a pour principal intérêt de mettre en évidence un problème non résolu.

Diagnose odontologique :

I1/	seconde voie évolutive ; type F (I,82) ;
I2/	type B (I,84) ; processus de régression en général moins avancé que chez les espèces du Second Ensemble dentaire ;
C. sup.	type B (I,91) ; crête postérieure parfois crantée ou plongeant verticalement à l'emplacement de l'ancienne cuspidé secondaire ;
P2/	présente ou non ; variable en ses dimensions ; présence stabilisée chez certaines espèces, fluctuante chez d'autres ;
P4/	type D (I,102) ;
M1/-M2/	du type A au type B (I,112 et suivantes) ;
M3/	type A (I,122) ;
I/1-I/2-I/3	morphologie B (I,86) ;
C. inf.	type B1 (I,95) ;
P/2	type B (I,106) ;
P/4	type B (I,108) ;
M/1-M/2	mytodontes (I,119) ;
M/3	type B (I,124).

Genre *HYPUSUGO* KOLENATI, 1856

(Pl. 5, fig. 3)

L'histoire de ce taxon se confond avec celle de l'espèce de référence : *maurus* BLASIUS, 1853, remplacée ensuite par son synonyme senior *savii* BONAPARTE, 1837.

Le rattachement de l'espèce *savii* à un taxon générique a fait l'objet de nombreuses difficultés et contradictions. Cette remarque est d'ailleurs valable pour ses

peu distinctes formes géographiques et pour les espèces affines. Décrite par Bonaparte en 1837, et placée dans le taxon *Vespertilio*, elle fait ensuite l'objet de plusieurs redescriptions, dont le seul résultat fut une accumulation de synonymies spécifiques.

Parallèlement, l'espèce est successivement référée à des genres différents : Keyserling et Blasius (1839) en font un *Vesperugo* du sous-genre *Vesperus* ; cette conception n'apportait aucune amélioration du statut de *savii* tant ces genre et sous-genre rassemblaient d'espèces disparates ; en 1859, Tomes la classait dans le genre *Scotophilus*, LEACH, 1821, alors taxon fourre-tout. Enfin Miller, en 1907, plaçait *savii* dans le genre *Pipistrellus*. La position générique de l'espèce s'est dès lors stabilisée.

Cependant, Ognev, en 1927, ne fait pas état de *savii* mais décrit, sur un matériel provenant de Crimée, l'espèce *tauricus* qu'il rattache au genre *Amblyotus*, créé par Kolenati en 1858 pour l'actuel *Eptesicus nilssoni*. La synonymie de *tauricus* et de *savii* fut rapidement établie ; dans les faits, Ognev classait *savii* dans un contexte générique beaucoup plus juste que ses prédécesseurs. Cette prise de position n'a pas été retenue par les auteurs aussi rapidement qu'il eût été souhaitable, mais il semble qu'elle ait été plus méconnue que contredite, car la traduction anglaise du travail de Ognev ne date que de 1962.

Depuis lors, Kuzyakin (1944), ainsi que Lanza (1959), ont montré très clairement tous les caractères importants qui séparent *savii* des *Pipistrellus*. Ils ouvraient ainsi la voie aux conclusions de Wallin (1969) qui tendent à faire de *savii* l'espèce de référence d'un sous-genre particulier. Wallin fait donc reprendre rang de sous-genre à *Hypsugo* KOLENATI, 1856. Ce taxon est mieux choisi que *Amblyotus*, puisque *Hypsugo* avait été créé, en partie, pour l'espèce *maurus* (= *savii*).

Toutefois, Wallin maintient le sous-genre *Hypsugo* dans le genre *Pipistrellus*, et cette position n'est pas satisfaisante.

Rendre à *Hypsugo* KOLENATI, 1856, son rang générique nous semble une possibilité de concrétiser la discontinuité qui existe entre les espèces qui lui sont référables et les *Pipistrellus* (n.s.) d'une part, et les espèces dépendant du Second Ensemble dentaire d'autre part. Très récemment, I. Horacek et V. Hanak (1986) sont parvenus à la même conclusion après une analyse phénéticienne incorporant, entre autres caractères, nos critères odontologiques.

Le genre *Hypsugo* semble résulter de l'isolement, relativement tardif, d'un groupe spécifique issu du genre *Pipistrellus* ; les espèces concernées en portent encore la marque. Au niveau des structures dentaires de la rangée supérieure, des points communs peuvent être relevés : I1/ du type F, canine montrant les vestiges d'un relief à la base de la crête distale, présence normale d'une P2/ parfois encore fonctionnelle (*pulveratus*). D'autre part, le caryotype de *savii* est identique à ceux des pipistrelles européennes (Heller et Volleth, 1984).

Hypsugo regroupe maintenant des espèces incontestablement eptésiformes, tant par l'acquisition de la myotodontie que par divers caractères anatomiques, en particulier la morphologie du crâne et celle de l'os pénien. Ces trois critères sont suffisants pour affirmer la séparation définitive entre *Pipistrellus* et *Hypsugo*. L'appartenance de I1/ au type F, et la morphologie de la canine supérieure, rigoureusement du type B (I,91) séparent par ailleurs *Hypsugo* du genre *Nycterikaupius*.

Les limites entre *Hypsugo* et les composants du Groupe Collectif sont plus floues. Ici l'odontologie est insuffisante ; le manque de précision à ce niveau est lié à la confusion qui règne au sein de ce dernier groupe, et sa clarification devient un préalable prioritaire. Certaines espèces, provisoirement placées dans le Groupe Collectif, rejoindront peut-être *Hypsugo* : nous pensons entre autres à "*Pipistrellus bodenheimeri*" ; mais un transfert immédiat serait entaché d'incertitude.

Les espèces rattachées présentement au genre *Hypsugo* sont les suivantes :

- *savii* (BONAPARTE, 1837), espèce-type ;
- *alashanicus* (BOBRINSKOY, 1926) = *velox* (OGNEV, 1927) ;
- *velox* (MORI, 1928) = *coreensis* (IMAIZUMI, 1955) ;
- *pulveratus* (PETERS, 1870) ;
- *austenianus* (DOBSON, 1871).

Par ailleurs, *caucasicus* (SATUNIN, 1901), *tauricus* (OGNEV, 1927), *pallensens* (BOBRINSKOY, 1926), *tamerlani* (BOBRINSKOY, 1918), tombés en synonymie ou susceptibles d'y venir, sont rattachables au même genre.

Espèces étudiées : toutes les espèces citées.

Distribution : Europe ; région circumméditerranéenne ; Asie paléarctique ; Chine ; Japon ; Birmanie.

Genre *TYLONYCTERIS* PETERS, 1872

Décrit d'après *Vespertilio pachypus* (TEMMINCK, 1835), ce genre est avant tout remarquable par l'aplatissement du crâne. C'est cette morphologie particulière qui fait que les deux groupes spécifiques composants ne sont pas passés par les tribulations taxonomiques souvent constatées par ailleurs.

Au regard de la denture, *Tylonycteris* est encore proche de *Pipistrellus* ; mais il se singularise par la coexistence de caractères conservateurs et évolués. La proximité de *Pipistrellus* est flagrante si l'on considère la rangée supérieure. Le degré de régression de I2/ et l'amorce de son déplacement labial, l'absence de P2/, sont les seules divergences relevées sur *Tylonycteris*. Tous les autres caractères permettraient la confusion entre les deux genres. Notamment la présence d'une cuspide secondaire sur la canine ; ce relief est parfois si développé qu'il semble, en vue linguale, être indépendant depuis sa base. La myotodontie par contre caractérise formellement la rangée inférieure.

Espèces étudiées : *pachypus* ; *robusta*.

Distribution : Birmanie ; Indonésie ; Inde ; sud de la Chine ; Vietnam ; Philippines.

Genre *MIMETILLUS* THOMAS, 1904

Ce taxon correspond à l'isolement générique de *Vesperugo moloneyi* THOMAS, 1891, distinction justifiée par d'importantes particularités, tant au niveau de la morphologie externe que du crâne.

Le faible développement de l'aile, notamment lié à la grande réduction du troisième doigt, constitue un cas unique parmi les vespertilionidés. Cependant, Brosset (1966) observe que le vol est "extrêmement rapide, élevé, puissant et direct".

Le crâne est aplati, caractère partagé avec *Tylonycteris* et *Eudiscopus*, mais il est surtout remarquable pour être large et court ; le rapport proportionnel est beaucoup plus marqué que chez les deux genres précités.

Nous sommes vraisemblablement en présence d'une évolution adaptative originale, novatrice d'une morphologie très particulière, laquelle n'a eu aucune incidence majeure sur les structures dentaires. Ces dernières correspondent à celles qui ont été définies pour les néoeptésiformes. Les seules particularités sont la réalisation du type D (I,102) sur P4/, encore que cette dent soit fluctuante au niveau individuel, et la

réduction longitudinale de P/4 qui est uniradiculée.

Espèce étudiée : *moloneyi*.

Distribution : Afrique équatoriale.

Groupe Collectif : *ATTALEPHARCA* nov.

Origine du nom : de "attaleph", nom hébreu des chauves-souris dans la Bible (selon Maisonneuve, 1878), et "arca", l'arche. Il laisse sous-entendre un statut transitoire, une instance, le temps d'une réflexion.

Il est pour le principal formé par des espèces myotodontes, jusqu'alors classées dans le genre *Pipistrellus* compte tenu de leurs formules dentaires identiques à celle des pipistrelles. Il comprend aussi une espèce, *flavescens* (SEABRA, 1910), classée parmi les *Eptesicus* pour avoir perdu la P2/, alors que ses structures dentaires indiquent une origine différente, tant de ce dernier genre que de *Nycterikaupius*.

Du point de vue odontologique, les espèces rassemblées dans le Groupe Collectif *Attalepharca* sont proches entre elles, ce qui n'exclut pas certaines particularités dont l'éventuelle importance, spécifique ou générique, reste à définir. La même remarque peut être faite au regard de l'anatomie générale. Dans ces conditions, et avant une révision exhaustive, la proposition d'un Groupe Collectif s'impose pratiquement. Considérer d'emblée ces espèces comme étant congénériques, créer pour elles un taxon commun, serait user d'un faux-semblant qui compliquerait inutilement la taxonomie dans un proche avenir.

La possibilité de les rassembler à titre temporaire en un Groupe Collectif est conforme aux possibilités précisées au Chapitre I, art. 1 (d) du Code International de Nomenclature Zoologique. Notre proposition semble recevable, puisque la présente situation correspond exactement à celle définie par le Code (Edition de 1985, p. 279) : "Ensemble d'espèces nominales qui ne peuvent pas être placées avec certitude dans les genres connus".

Pour faciliter les vérifications, la liste commentée des taxons placés dans le Groupe Collectif comportera les immatriculations des spécimens de référence. Ici aussi, la liste est restreinte aux espèces qu'il nous a été donné de soumettre à l'examen ; elle n'a donc pas un caractère limitatif.

- Eléments spécifiques du Groupe Collectif *Attalepharca* :

anchietae (SEABRA, 1900). L'espèce présente certains caractères conservateurs : métaconules bien développés sur M1/ et M2/ ; maintien d'un paralophe et d'un métalophe sur les mêmes dents ; présence d'une très petite P2/ et d'un léger espace entre la canine et P4/.

Références : BMNH 69.1248, 10.2632, 10.2634 - Zambie.

bodenheimeri (HARRISON, 1960). Cette espèce conserve une P2/ résiduelle. On remarque une grande ressemblance de la denture avec celle de *Hypsugo*, constatation n'ayant d'ailleurs pas échappé au descripteur qui précisait : "Its dentition shows that it belongs to the *P. savii* group of which it appears to be a small and very distinct Arabian representative". Nous la plaçons dans le Groupe Collectif à titre de précaution, mais la possibilité d'un rattachement à *Hypsugo*, après examen complémentaire, ne doit pas être exclue.

Références : BMNH 67.1255 - Ile Socotra.

crassulus (THOMAS, 1915). Cette petite espèce, à crâne relativement large, possède une denture proche de celle de *Hypsugo*. L'examen d'un matériel plus important,

portant aussi sur les parties molles de l'animal, est nécessaire avant d'envisager son transfert.

Références : BMNH 63.1174 - Congo.

flavescens (SEABRA, 1900). La denture est très proche de celles de *Hypsugo savii* et de *Pipistrellus mordax*. Le fait que le matériel muséologique est, *a priori*, restreint ne facilite pas les comparaisons souhaitables. Les I1/ et C. sup. du seul spécimen examiné en font un néoéptésiforme de statut générique incertain, ce qui nous a amené à le placer en instance dans le Groupe Collectif.

Références : MNHN 1900.536 - Angola.

joffrei (THOMAS, 1915). Cette espèce bien particulière a été décrite comme appartenant au genre *Nyctalus*, puis rapportée ensuite par Tate (1942) au genre *Pipistrellus*. Sa nette myotodontie ne permet pas son maintien dans l'un ou l'autre des deux genres précités. Elle est remarquable par sa C. sup. porteuse d'une cuspidé secondaire, sa P2/ résiduelle, ses M1/-M2/ à profosse largement ouvertes vers l'arrière et sa M3/ très peu réduite. Le crâne est, entre autres particularités, caractérisé par une forte apophyse anté-orbitaire. Sous réserves, le statut générique adéquat pourrait être indépendant.

Références : BMNH 16.3.26.2 - Chin Hills, SW Mackenzie ; BMNH 16.3.26.84 - Birmanie.

kitcheneri (THOMAS, 1915). La P2/ est petite, et le contact est établi entre la C. sup. et la P4/. Les molaires supérieures ne présentent pas de paralophe, sauf, parfois, à l'état résiduel, et pas de métalophe ; l'importance du métaconule est très variable. La proximité de parenté de cette espèce doit être recherchée avec *macrotis* et *vordermanni*.

Références : BMNH 10.4.5.49, 10.4.5.50, 10.4.5.53, 10.4.5.154 - tous de Bornéo.

macrotis (TEMMINCK, 1835). Primitivement attribuée à *Pipistrellus*, c'est une espèce qui doit trouver place parmi les formes à crâne globuleux susceptibles de constituer une des futures subdivisions du Groupe Collectif. Au Muséum de Leiden, quatre individus, ayant préalablement fait l'objet d'une étude par Koopman, sont regroupés. Ils sont accompagnés de l'annotation suivante : "These four specimens (cotypes from Sumatra and one other from Borneo) are *P. macrotis*, not *imbricatus*". Ce sont les spécimens m, n, o et p du Catalogue de Jentink. Compte tenu de son ancienneté, ce matériel est en mauvais état et se prête très mal à une recherche odontologique. Il est difficile de distinguer, sur la seule base de la morphologie crânienne et de la denture, une différence marquée entre *macrotis* et *vordermanni* (souvent appelé *imbricatus*). Il semble toutefois que M1/ soit un peu plus large sur le premier, et que la même dent tende à devenir subcarrée chez le second (voir ci-après *vordermanni*). Les *macrotis* conservent une P2/ bien cingulée qui ne s'oppose pas au contact entre les canine et P4/. Sur la rangée inférieure la P4 est petite, et légèrement déplacée vers l'intérieur.

Références : RNH spécimens m, n, o, p du Catalogue de Jentink - Sumatra et Bornéo ; BMNH 23.1.2.12 - Sumatra.

mordax (PETERS, 1866). Sur le plan dentaire, *Pipistrellus mordax* apparaît proche des *Hypsugo*. La P2/, bien cingulée, est relativement forte, son importance est du même ordre que celle observée chez *Hypsugo pulveratus*. Nous avons examiné le spécimen n° 156 de la collection étudiée par Sody (1937), provenant de Tjiboeni, Java. Ses mensurations de l'avant-bras et du crâne correspondent à celles données par Peters pour le type.

Références : RNH n° 156 Coll. Sody - Java ; MNHN 1876.356 - Philippines ; BMNH 79.11.21.203 - Kumaon, et 16.3.25.5 - Darjeeling. Les deux derniers présentent une morphologie dentaire conforme à celle de *mordax*, cependant une plus petite taille et des provenances géographiques éloignées de celles du type

- rendent souhaitable une vérification de leur identité spécifique.
- musculus* (THOMAS, 1913). La présence d'une petite P2/ a contribué au maintien de cette espèce dans le genre *Pipistrellus*. Il arrive cependant que cette dent manque. La structure de I1/ et une nette myotodontie nous la font placer dans le Groupe Collectif. Sa morphologie dentaire reste très proche de celles des pipistrelles.
Références : MHNG 914.42, 914.43, 914.45 - NE Zaïre ; CB 008 - Gabon.
- nilssoni* (KEYSERLING et BLASIUS, 1839). La position générique de cette espèce reste à définir. Nous l'avons placée provisoirement dans le Groupe Collectif pour attirer l'attention sur ce cas particulier. La morphologie de I1/ l'éloigne autant des *Eptesicus* que des *Nycterikaupius* ; son crâne plat la sépare des espèces à crâne globuleux (*macrotis*, *vordermanni*) ; elle est autre que les *Hypsugo* par l'absence permanente de P2/, les structures de la canine supérieure, et le développement du flexus labial de P4/. Nous ne serions pas étonnés que des investigations multiformes mènent à une indépendance générique. Dans ce cas, le nom du taxon qui deviendrait prioritaire serait *Amblyotus* KOLENATI, 1858.
Références : BMNH 25.11.3.4 - Norvège ; MHNG 890.42, 975.83, 1492.65, 1492.93 - Suisse, et 986.4 - Autriche.
- vordermanni* (JENTINK, 1890). La grande proximité entre cette espèce et *macrotis* semble être définitivement établie. Comme le dernier, *vordermanni* devra prendre rang parmi les formes à crâne globuleux dont nous avons fait état précédemment. Un examen comparatif des deux espèces montre que la P4/ de *macrotis* présente un degré de réduction plus accusé que celle de *vordermanni*. Par ailleurs, les molaires supérieures de *vordermanni* possèdent un métaloppe qui ferme la profossa vers l'arrière, ce qui n'est pas le cas pour *macrotis*.
Références : RNH spécimen a O (type) - Billiton, juin 1888 ; MNHN 1959.221 - Bornéo ; BMNH 10.4.6.29, 9.1.5.286, 9.1.5.312, 9.1.5.313, 9.1.5.315 - tous de Java.

13. LES LASIURINI TATE, 1942

Les espèces référables aux genres *Lasiurus* et *Dasypterus* doivent être regroupées sous un même taxon supra-générique. Des divergences peuvent survenir quand il convient de fixer le niveau hiérarchique de ce taxon : tribu ou sous-famille. Une décision sur ce point est plus subjective qu'objective ; elle peut varier selon le centre d'intérêt prioritaire retenu par celui qui procède à l'analyse. Tate (1942) a soulevé le problème, puis a opté pour la création d'une tribu sans toutefois argumenter sa décision.

Nous avons suivi Tate en nous appuyant sur deux faits :

- au regard de l'ostéologie, les Lasiurini répondent globalement aux critères proposés par Miller (1907) dans sa diagnose des vespertilioninés ;
- les structures dentaires se situent dans les limites morphologiques reconnues chez les vespertilioninés.

Par ailleurs, l'isolement en une tribu est justifié si l'on considère l'anatomie générale. Les Lasiurini se singularisent au sein de la sous-famille par les caractères suivants :

- présence de quatre mammelles fonctionnelles ;
- partie dorsale de l'uropatagium couverte d'une fourrure dense ;
- partie interne du mésiopatagium, le long de l'avant-bras, porteuse de pilosités serrées formant pelage ;
- fort développement, en hauteur, de la boîte crânienne par rapport à la longueur du crâne ;
- largeur du rostre importante ; ouverture buccale considérable, conditionnée par les

effets conjugués de rangées dentaires courtes et d'une échancrure antérieure palatale profonde ;

- excellente adaptation au vol ; certaines dispositions rappellent celles observées chez les molossidés : selon Strickler (1978) "the coracoïd faces ventro-laterally in *Natalus* and *Thyroptera*, ventrally and only slightly in *Myotis* and *Pizonyx*, and medially in *Lasiurus* and *Molossus*".

Diagnose odontologique :

- I1/ première voie évolutive ; type C (I,80) ; très voisine de celle observée sur le genre *Scotomanes* ;
- I/2 régulièrement absente ;
- C. sup. intermédiaire entre les types A (I,90) et C (I,91), mais plus proche de ce dernier dont elle diffère cependant par l'absence de renfort interne ; fort développement en hauteur par rapport à P/4 ; proche de la morphologie observée chez les Nycticeini ;
- P2/ présente ou non ; dans le premier cas elle est constituée par une cuspide centrale incluse dans un fort cingulum circulaire ;
- P4/ rattachable au type D (I,102) ; le plus souvent faible développement transversal : morphologie variant entre les cas particuliers figurés en (I,103, Fig. 19 et 22) ;
- M1/-M2/ morphologies particulières (I,117) ;
- M3/ type C (I,122) ;
- I/1-I/2-I/3 morphologie C (I,87) ; tendant à la standardisation ; très "pédonculées" en vue occlusale ; longueurs décroissantes de I/1 à I/3 ;
- C. inf. type B1, courant menant à B3 (I,95) ;
- P/2 type B (I,106) ;
- P/4 type B (I,108) ; uniradiculée ou biradiculée ; stabilité spécifique à ce niveau ; tendance à la réalisation d'une morphologie caniniforme ;
- M/1-M/2 rares spécimens au dernier stade de la nyctalodontie (groupe *cinereus*) ; sub-myotodontie fréquente (groupes *cinereus* et *brachyotis*) ; myotodontie (groupe *borealis* et genre *Dasypterus*) ;
- M/3 tous les intermédiaires entre les types B et C (I,124-125).

Notre connaissance de l'origine des Lasiurini est floue. Nous savons que les principales espèces actuelles sont connues du Pléistocène récent américain (Martin, 1972), et qu'on y trouve aussi *Dasypterus golliheri* HIBBARD, 1960, espèce maintenant éteinte. Le document le plus ancien, pour le moment, serait *Lasiurus fossilis* HIBBARD, 1950 ; il provient du Fox Canyon, Kansas, dans le Pliocène récent. L'absence de fossiles dans l'Ancien Monde laisse supposer une différenciation autochtone américaine de la tribu.

Si l'on considère les actuels, l'impression qui prévaut est que les Lasiurini sont en pleine expansion évolutive. L'ensemble s'est d'abord scindé en deux branches : les *Lasiurus* et les *Dasypterus*. Les derniers apparaissent ici comme les représentants d'une radiation progressive précoce. Depuis cette séparation initiale, la branche-souche s'est diversifiée en groupes spécifiques ayant chacun leurs particularités. Le groupe *cinereus* est le plus conservateur, mais déjà le groupe *borealis* montre des signes d'éloignement, notamment au niveau dentaire. Sur ce dernier plan, le groupe *brachypterus* occupe une position intermédiaire.

Les différences constatées pourraient inciter à entrevoir des distinctions sub-génériques dans le cadre d'une restructuration du genre *Lasiurus*. A notre avis il est trop tôt, et ce serait compliquer l'assemblage systématique établi sans profit

compensateur. La diversité intrinsèque des groupes spécifiques est suffisante pour montrer les tendances évolutives en cours de développement.

Genre *LASIURUS* GRAY, 1831

(Pl. 5, fig. 4)

Ce genre a pour espèce-type *L. borealis* (MÜLLER, 1776). Il est caractérisé par le fort développement de la boîte crânienne. D'après nos estimations, le rapport "hauteur de la boîte crânienne au niveau des bulles / plus grande longueur du crâne" varie de 0,56 à 0,59.

Chez ce genre, toute la partie dorsale de l'uropatagium est couverte par une fourrure très dense, rappelant celle observée sur les murinés ; la partie interne du mésopatagium porte aussi des pilosités serrées. Ces particularités sont beaucoup plus marquées que chez le genre *Dasypterus*.

Dans la pratique, ce genre se différencie du suivant par la présence constante d'une P2/.

Groupe *borealis* (MÜLLER, 1776)

L'espèce nominale, *L. borealis borealis*, est nord-américaine, de même que les sous-espèces *seminolotus* (RHOADS, 1895) et *teliotis* (ALLEN, 1891). Les sous-espèces *pfeifferi* (GUNDLACH, 1861), *mexicanus* (SAUSSURE, 1861) et *frantzii* (PETERS, 1871) se trouvent en Amérique centrale. Les sous-espèces *blossevillii* (LESSON et GARNOT, 1826), *varius* (POEPPIG, 1835) sont sud-américaines. Les formes *banariensis* (TEMMINCK, 1840) et *salinae* THOMAS, 1902, seraient respectivement synonymes de *blossevillii* et *varius*.

La plus grande confusion règne au niveau de la sous-spéciation. Des particularités dentaires suggèrent que certaines sous-espèces auraient vocation pour prendre rang d'espèce ; mais ces éléments isolés sont trop ténus pour suffire à légitimer une spéciation ; il en est fait mention ici pour situer une voie possible d'investigation.

Les caractéristiques odontologiques importantes de ce groupe spécifique sont :

- P2/ relativement plus forte que chez le groupe *cinereus* ;
- P/4 biradiculée ;
- M/1-M/2 nette myotodontie ;
- M/3 degré de réduction plus avancé que chez les formes du groupe *cinereus*.

Groupe *cinereus* (BEAUVOIS, 1796)

La forme nominale occupe l'Amérique du Nord et l'Islande. La sous-espèce *villosissimus* (GEOFFROY, 1806) est sud-américaine, et *semotus* TRUE et ALLEN, 1890, est hawaïenne. Cette répartition géographique est ici volontairement simplifiée. En effet, la variabilité extrême de *villosissimus* a provoqué des parrainages probablement excessifs. On trouve cette sous-espèce dans les musées sous les noms de : *macrotus* GRAY, 1847 ; *grayi* TOMES, 1857 ; *cinerea* HENSEL, 1869 ou *pallescens* PETERS, 1871.

L'examen des rangées dentaires ne permet pas de séparer la sous-espèce nominale de *villosissimus* et, à plus forte raison, les formes géographiques de cette dernière.

Les caractéristiques odontologiques de ce groupe spécifique sont :

- I1/ massive ; porteuse d'une très petite cuspidé postéro-linguale ;
- P2/ très petite ; méplat cingulaire complet ;

- P/4 uniradiculée ;
 M/1-M/2 parfois au dernier stade de la nyctalodontie ; mais les spécimens sub-myotodontes sont les plus nombreux ;
 M/3 peu réduite.

Groupe *brachyotis* J.A. ALLEN, 1892

Il s'agit d'une espèce qui n'a pas produit de sous-espèces. Apparemment voisin du groupe *borealis*, *L. brachyotis* en diffère cependant, et se rapproche en cela du groupe *cinereus*, par la présence d'une cuspide cingulaire postéro-interne très acuminée sur I1/, par sa P/4 uniradiculée, et par ses molaires sub-myotodontes. Sa répartition est réduite à certaines îles des Galapagos.

Espèces étudiées : tous les groupes spécifiques cités.

Distribution : elle est précisée dans le texte.

Genre *DASYPTERUS* PETERS, 1871

En 1871, Peters a proposé le nom de *Dasypterus* pour distinguer les espèces *intermedius*, *egregia*, *ega* et *caudata* des autres *Atalapha* (= *Lasiurus*). Le nouveau taxon avait alors valeur de sous-genre, mais plus tard, en 1893, H. Allen l'a promu au rang générique.

Contrairement à l'opinion, souvent admise actuellement, de restreindre *Dasypterus* au niveau d'un sous-genre de *Lasiurus*, nous pensons que la conception de H. Allen doit être réhabilitée. Les *Dasypterus* correspondent à une lignée déviante, tôt séparée du tronc commun des Lasiurini. *Dasypterus* se montre progressif par l'accession précoce à la myotodontie, la perte de P2/, et la morphologie de ses molaires supérieures. Par contre, certaines morphologies évoluées constatées chez plusieurs *Lasiurus* n'ont pas été réalisées par *Dasypterus*, notamment la réduction du nombre des racines de P/4 et l'importance du développement du dispositif adaptatif constitué par les pilosités de l'aile et de l'uropatagium.

Les caractéristiques odontologiques de ce genre sont :

- P2/ absence rigoureusement constante ;
 M1/-M2/ moindre retrait du mésostyle, lequel n'est pas "pincé" latéralement comme cela est souvent le cas chez les *Lasiurus* (I,117) ; crête interne du paracône déplacée mésialement, au point que sa base fusionne avec la préprotocrista en une courbe régulière ; c'est le seul genre qui présente cette morphologie, totalement réalisée par ses deux groupes spécifiques (I,117) ;
 P/4 biradiculée ;
 M/1-M/2 nette myotodontie.

Ce genre comprend deux groupes spécifiques dont les structures sont homogènes, ce sont : *D. intermedius* (H. ALLEN, 1863), nord-américain ; *D. ega* (GERVAIS, 1856), présentant plusieurs formes géographiques qui peuplent l'Amérique centrale et du sud.

Espèces étudiées : tous les groupes spécifiques cités.

Distribution : elle est précisée dans le texte.

III. CONCLUSION

La connaissance plus approfondie de l'odontologie des vespertilioninés vivants a permis de mettre en évidence les résultats présents de faits évolutifs anciens et d'isoler quelques unes des tendances évolutives qui ont contribué à la réalisation des morphologies actuelles.

Les éléments rassemblés permettent aussi de structurer une classification des genres présents et de poser les bases d'une phylogénie dans un essai d'intégration des données paléontologiques.

Grands traits des modalités évolutives dentaires des vespertilioninés

Des caractères odontologiques semblables, constatés dans la modification des formes, semblent devoir être imputés à l'existence d'un potentiel génétique unitaire : ils correspondent à des effets d'héritage en commun. Ces caractères sont nombreux, citons entre autres : la réduction de la longueur des rangées dentaires ; le processus de régression - perte des prémolaires sur les deux rangées ; celui de I2/ ; la simplification des structures dans les groupes d'incisives ; l'ouverture distale de la protofossa sur les molaires supérieures ; le mode de régression des M3/ et M/3 ; l'acquisition de la myotodontie.

On peut s'interroger sur le sens profond de ces modifications. Chez les vespertilioninés, l'évolution agirait dans le sens d'une réduction de la longueur des mâchoires et les modifications subies par les dents seraient liées à cette adaptation. L'impératif de base étant le même pour tous, ce sont des tendances évolutives comparables que l'on retrouve dans l'ensemble des genres ; mais suivant les lignées elles se développent dans des ordres et à des vitesses différents. Une évolution de type mosaïque apparaît de ce fait prépondérante, ce qui rend compte de l'aspect novateur ou déconcertant qu'elle prend parfois.

A l'anarchie, pour le moins apparente, qui prévaut lors des modifications structurales dentaires, s'ajoute souvent un manque de corrélation entre elles. En d'autres termes, un changement morphologique constaté sur une dent n'est pas obligatoirement répercuté sur son homologue de la rangée opposée. La corrélation existe dans certains cas : à la régression des incisives supérieures correspond celle des incisives inférieures ; il en est de même pour les rapports entre les P4/ et P/4 ou M3/ et M/3. Par contre, c'est souvent l'inverse qui est observé : la perte de P3/ chez *Plecotus* n'est pas répercutée par le groupe des prémolaires inférieures ; le fait que les molaires inférieures soient nyctalodontes ou myotodontes reste sans effet corrélatif manifeste sur la structure des molaires supérieures.

Difficultés méthodologiques

Nos observations argumentent une meilleure approche de la distinction des parentés entre les morphologies dentaires des genres étudiés. Cette discrimination reste cependant délicate, tant il est difficile de reconnaître parmi les critères ceux qui doivent être retenus. Il ne faut pas perdre de vue qu'une structure, matérialisant une tendance évolutive, prise isolément, ne permet pas de placer dans un contexte hiérarchisé le spécimen qui la présente. Cette tendance peut être la première engagée alors que le reste de la rangée dentaire s'est peu séparé du stade original. L'émergence d'une même tendance dans des groupes différents multiplie les points communs sans qu'il puisse être assuré que l'on observe une convergence ou un parallélisme, seul le dernier correspondant à une proximité de parenté.

Le nombre considérable des combinaisons possibles, réalisable avec les seules tendances évolutives observées sur les rangées dentaires, montre la nécessité d'une interprétation mesurée quand il s'agit d'isoler des entités systématiques actuelles "naturelles", c'est-à-dire qui soient susceptibles de tenir le rôle d'aboutissants réels pour les lignées fossiles. Les structures et tendances morphologiques participent d'une réalité phylogénique difficile à appréhender mais pourtant présente.

Les écueils d'interprétation, et les précautions méthodologiques qu'ils imposent, doivent être soulignés. Il a été procédé à des essais de regroupements de caractères odontologiques pour établir des subdivisions hypothétiques en vue de comparer celles-ci avec les genres traditionnels. Certaines de ces comparaisons ont confirmé des entités génériques déjà isolées sur la base d'autres critères. Ce sont alors autant d'apports supplémentaires qui les consolident. Parfois nous avons conclu à la nécessité de dénoncer l'existence de genres manifestement hétérogènes. Ceux-ci ont alors été redéfinis après exclusion des espèces dont l'appartenance générique était, ou reste, à revoir.

Incidences systématiques

Leuconoformes : Le sous-genre *Leuconoe*, qui constitue la branche majeure du courant leuconoïde, est élevé au rang générique. La précarité des sous-genres *Selysius*, *Isotus*, *Paramyotis*, qui ne peuvent être tenus pour des entités naturelles, est mise en évidence. Le sous-genre *Rickettia* n'est en fait caractérisé que par un exceptionnel développement adaptatif du pied. Sa denture n'est dissemblable en aucun point de celle des *Leuconoe*, aussi sa mise en synonymie avec le dernier est-elle proposée. La décision de promouvoir *Leuconoe* au rang de genre conduit à la proposition d'une articulation systématique nouvelle des leuconoformes. *Myotis* est considéré comme une production déviante des *Leuconoe*, trop marginalisée pour être représentative de l'ensemble ; la hiérarchie est donc inversée : *Myotis* devient un sous-genre de *Leuconoe*. *Chrysopteron* et *Cistugo* conservent leurs statuts sub-génériques, mais à l'intérieur du genre *Leuconoe*. A l'ensemble des leuconoformes est ajouté le genre *Perimyotis*, fondé sur l'espèce *subflavus* autrefois assimilée aux pipistrelles à cause de sa formule dentaire.

Plécotiformes : L'indépendance des identités génériques de *Plecotus* et de *Corynorhinus* est démontrée. Les différences odontologiques constatées entre ces deux genres sont des arguments en faveur d'une séparation lointaine à partir d'une souche présumée commune, qui ne peut être clairement définie et située dans le temps. Le rattachement du genre *Barbastella* aux Plecotini est remis en cause ; ce genre résulterait plutôt d'une évolution indépendante, mais il n'est pas possible d'établir une chronologie des dichotomies dont il résulte.

Nyctaliformes : L'apurement du genre *Pipistrellus* était indispensable, et nos résultats rejoignent ceux de Horacek et Hanak (1986). Ces auteurs, par une analyse phénéticienne, comprenant entre autres caractères la distinction nyctalodontie - myotodontie, ont montré le caractère générique indépendant des entités *Pipistrellus*, *Eptesicus*, *Hypsugo*. L'exclusion des espèces myotodontes ramène le genre *Pipistrellus* à des dimensions raisonnables, et l'homogénéité de ses structures, dentaires et autres, n'est plus contestable. Dans cette réforme, les genres *Glischropus* et *Scotozous* sont considérés synonymes de *Pipistrellus*. Le genre *Scotoecus*, classé jusqu'alors dans les Nycticeini, mais resté nyctalodonte, trouve une place plus appropriée parmi les nyctaliformes. Lors de l'étude du genre *Scotoecus* nous avons pratiqué des comparaisons avec les espèces des genres voisins afin de rechercher des éventuelles similitudes. Il a été constaté que "*Pipistrellus*" *dormeri*, malgré la présence d'une I2/

résiduelle, se situe dans le contexte dentaire de *Scotoecus* ; la modification de son statut générique est donc proposée.

Néoeptésiformes : Les espèces myotodontes retirées du genre *Pipistrellus* partagent avec d'autres genres (*Tylonycteris*, *Mimetillus*) la particularité de porter une I1/ qui a suivi la même voie évolutive que celle des pipistrelles, ce qui différencie les espèces porteuses de ce caractère des autres eptésiformes. Nous les considérons issues de radiations plus récentes et les rassemblons sous le nom de néoeptésiformes. Parmi ces derniers, des subdivisions génériques ou sub-génériques peuvent être faites. Aucune difficulté ne s'oppose à l'isolement de *Tylonycteris* et de *Mimetillus*, l'un et l'autre étant porteurs de particularités crâniennes incontestables. L'ex-sous-genre *Hypsugo* est élevé au rang générique sans qu'une objection majeure puisse être invoquée, cela rejoignant les propositions de Horacek et Hanak (1986). Par contre, des espèces hétérogènes sont rassemblées à titre provisoire en un Groupe Collectif : *Attalepharca* nov. Ici l'apport odontologique seul est insuffisant pour apporter des éléments d'appréciation qui puissent orienter une subdivision taxonomique.

Eptésiformes : Il est apparu que le genre *Eptesicus* (auct.) manquait d'homogénéité, notamment sur le plan de l'odontologie. On peut distinguer deux morphologies différentes des rangées dentaires, ce qui a amené un démembrement de ce genre. Les espèces sont maintenant réparties entre le genre *Eptesicus* (n.s.) et le genre *Nycterikaupius* gen. nov., selon que leurs structures dentaires correspondent respectivement au Premier ou au Second Ensemble dentaire.

La proximité odontologique de certains taxons génériques de l'un ou de l'autre des deux genres précités est mise en évidence. *Histiopus* et, à un degré moindre, *Otonycteris*, ont été rapprochés des *Eptesicus* (n.s.) du fait que leurs dentures appartiennent au Premier Ensemble dentaire. De même, il est montré que les genres *Vespertilio* et *Laephotis* concrétisent leur parenté avec *Nycterikaupius* puisqu'ils partagent les mêmes structures dentaires, celles du Second Ensemble dentaire. Dans le cadre de la révision des *Eptesicus* (auct.) les statuts génériques de plusieurs espèces ont été reconsidérés : "*Pipistrellus tasmaniensis*" et "*Ia io*" sont rattachés au genre *Eptesicus* (n.s.). De même l'appartenance de *circumdatatus* au genre *Eptesicus*, définie par Heller et Volleth (1984), est confirmée.

Des éléments, tant biogéographiques qu'odontologiques, confortent le maintien d'une distinction générique entre les *Chalinolobus* australiens et les *Glauconycteris* africains, bien que l'existence d'un tronc commun ne semble pas faire de doute.

La réalité d'une entité Nycticeini est confirmée, mais elle paraît beaucoup plus reposer sur le mode évolutif de I1/ que sur la perte de I2/. Cette conclusion nous a conduit à démembrer la tribu, à reconsidérer les possibilités extérieures de parenté des genres exclus, mais aussi à en admettre un autre. Le genre *Otonycteris* est soustrait du fait de son appartenance au Premier Ensemble dentaire. Le genre *Scotophilus*, lui aussi retiré de la tribu, est traité en cas particulier compte tenu de son degré d'évolution qui le place en discontinuité morphologique avec les autres eptésiformes (voir paragraphe réservé à ces derniers). Par contre, nous admettons le genre *Hesperoptenus* : si l'on excepte le maintien d'une I2/, toutes ses structures dentaires s'intègrent dans le contexte reconnu propre aux Nycticeini.

Le problème relatif à l'origine des Lasiurini est abordé, sans qu'une solution satisfaisante puisse être avancée. L'opinion émise par Tate (1942) de concevoir un ensemble au niveau de la tribu est confortée par la confirmation que les caractères ostéologiques et dentaires se situent à l'intérieur des limites morphologiques des vespertilioninés. L'action de tendances évolutives est discernée ; elle s'appuie sur

l'existence d'un rameau déviant précoce, le genre *Dasypterus*, et sur les productions spécifiques, parfois divergentes, réalisées par la branche plus conservatrice qu'est le genre *Lasiurus*.

Essai de représentation de la parenté odontologique entre les vespertilioninés actuels (Fig. 1)

Deux faits nous paraissent majeurs et constituent l'armature fondamentale de l'essai que nous proposons. Le premier est l'isolement précoce du rameau leuconoïde. Le second correspond aux accessions successives à la myotodontie des formes issues du courant nyctaloïde.

Il est important de préciser que ces deux éléments, qui concernent un fort pourcentage des vespertilioninés, ne permettent pas de résoudre intégralement le problème posé. Quelques genres semblent résulter d'évolutions marginales et sont difficilement rattachables à l'un ou à l'autre des deux grands rameaux : c'est notamment ce qui est constaté pour *Barbastella*, *Eudiscopus*, *Lasionycteris* et *Scotophilus*. Pour ces cas particuliers deux hypothèses sont proposées :

- a. l'évolution indépendante de ces genres peut être contemporaine de la séparation des deux courants de base, alors que les potentiels génériques étaient encore très proches, d'où l'impossibilité de cautionner un raccordement à l'un ou à l'autre de ces derniers ;
- b. une émergence de ces genres depuis le stock primitif des vespertilioninés, strictement indépendante des deux courants principaux.

Les deux hypothèses sont-elles exclusives ? Au sens phylogénique elles semblent l'être ; mais cette analyse restreinte peut comporter des lacunes, et des faits qui n'apparaissent pas explicitement dans l'immédiat pourraient être ceux dont nous constatons les effets.

A l'égard de ces cas douteux, notre souci de prudence a prévalu et ils ne sont pas introduits dans la schématisation proposée : les intégrer correspondrait à cautionner une vision par trop conjecturale.

Malgré cette lacune, qui ne concerne que des exceptions, l'exploitation des données rassemblées conduit à des investigations en profondeur qui n'étaient pas réalisables dans le passé sur la base de connaissances plus superficielles. Ces investigations sont à l'origine d'éléments nouveaux, parmi lesquels la clarification des genres et la recherche des proximités morphologiques dentaires.

D'autre part, un regroupement des structures les plus conservatrices mène au concept d'une sorte d'archétype. Cependant, il n'est pas assuré que l'ensemble des caractères les moins évolués des actuels corresponde aux références d'un vespertilioniné de base, certains des caractères les plus archaïques sont très probablement oblitérés. Ainsi notre archétype doit être considéré comme indicateur d'une étape théorique, mais réaliste, établie dans les racines de la sous-famille.

Cet ensemble d'informations autorise un essai de représentation des relations de parenté entre les actuels, et cette interprétation a valeur d'une hypothèse de travail phylogénique (Fig. 1, voir légende développée).

Essai d'intégration des données paléontologiques

Les données paléontologiques disponibles devaient-elles, et pouvaient-elles, être intégrées dans un essai phylogénique ? Nous nous sommes nécessairement posé la question. Pour être plus clair, fallait-il suspendre toute tentative orientée vers une hypothèse phylogénique avant d'avoir examiné chaque document fossile selon la méthodologie que nous venions d'appliquer aux actuels ? Ou bien devons-nous considérer que les acquis paléontologiques, tels qu'ils nous sont légués par leurs

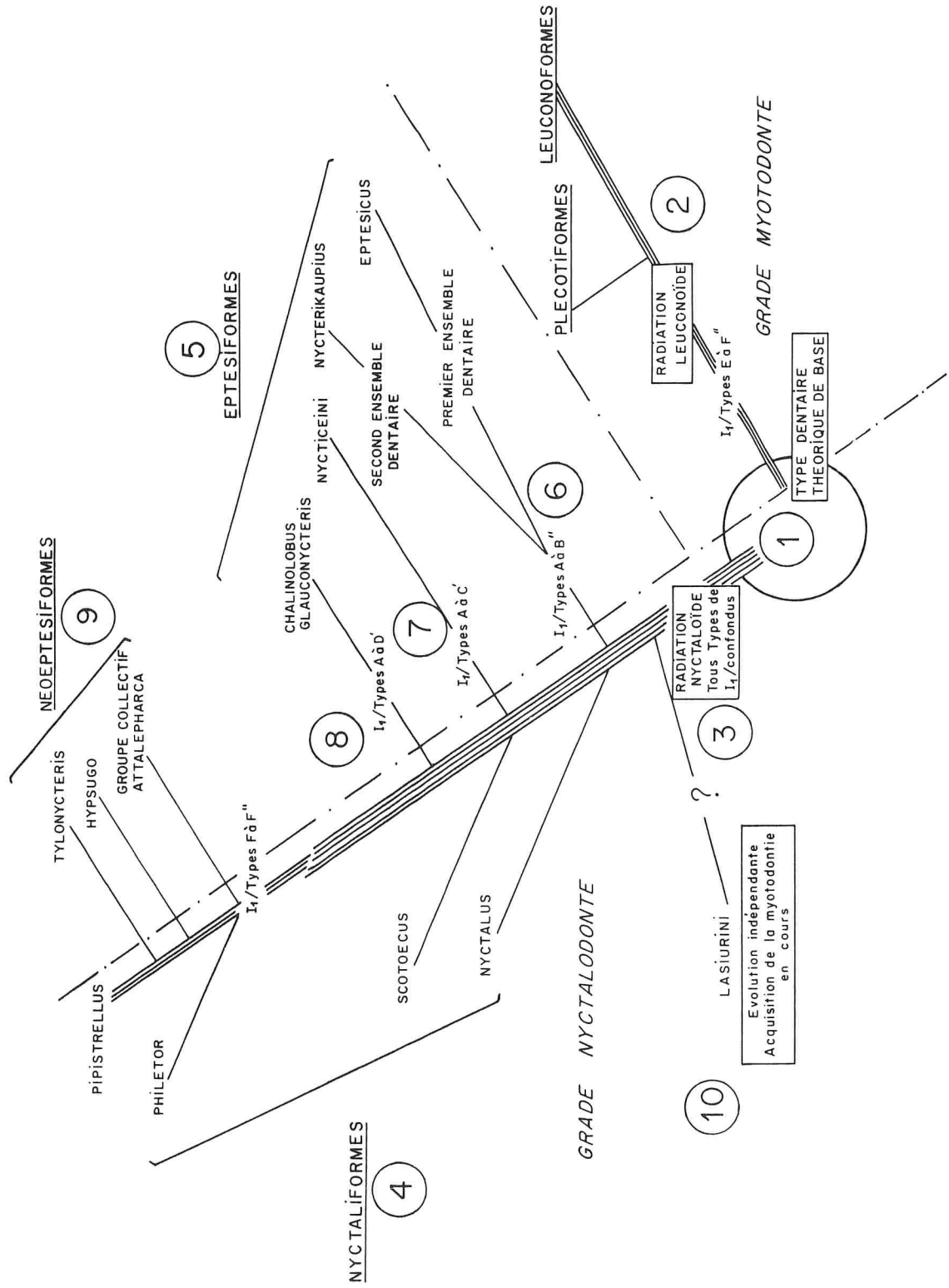


Figure 1.- Essai de représentation des parentés entre les vespertilioninés actuels établi sur la base de leurs affinités odontologiques.

1 : Type dentaire théorique de base.

- Certains de ces caractères conservateurs peuvent être observés sur *Stehlinia* (Sigé 1974, Fig. 1 et 2).

Rangée supérieure

I 1/ : tricuspide, (I, 79, Fig. 3) ;

I 2/ : tricuspide et fortement développée, (I, 83, Fig. 5a) ;

C. sup. : courte ; base subovale ; sommet médian ; face mésiale du croc arrondie et sans crête ; nette crête distale porteuse ou non d'une cuspidé secondaire ; (I, 89 et 92, Fig. 7) ;

Secteur des prémolaires composé de trois dents bien développées, en contact et en ligne (I, 98) ;

P4/ : base de la couronne subtriangulaire ; sommet médian ; lobe interne peu développé ; crête postéro-labiale en pente adoucie ; présence probable d'une cuspidé cingulaire antéro-interne ; (I, 101) ;

M1/ et M2/ : protofossa fermée à l'arrière par un métalophe fort ; présence d'un paraconule ; métaconule développé ; postprotocrista se terminant avant le sommet du métaconule ; retrait du mésostyle non engagé ; (I, 112 et 115, Fig. 28) ;

M3/ : très peu réduite ; présence d'une métacrasta rudimentaire ; (I, 122 et 123, Fig. 35).

Rangée inférieure

I/1-I/2-I/3 : disposées bout à bout ; I/1 et I/2 pectiniformes (quatre denticules) ; I/3 massive et cuspidée ; (I, 85) ;

C. inf. : base de la couronne ovale ; croc peu élevé à sommet médian ; pas de continuité entre la crête mésiale et l'avancée antéro-interne du cingulum ; pilier lingual massif ; (I, 93 et 95, Fig. 10) ;

Secteur des prémolaires composé de trois dents disposées en ligne ; (I, 111, Fig. 26) ;

P/2 et P/3 ovales et unicuspidés ; P/4 trapézoïdale et très allongée ; biradiculées ; (I, 108 et 109, Fig. 23) ;

M/1 et M/2 : grade évolutif nyctalodonte avec un fort espace libre entre l'entoconide et l'hypoconulide ; cuspidés internes inégales en volume et hauteur ; dents allongées ; les bords inférieurs disposés parallèlement au dentaire (I, 117 et suivantes) ;

M/3 : talonide presque aussi important que le trigonide ; structure nyctalodonte maintenue ; (I, 125, Fig. 40).

2 : La radiation leuconoïde est précoce, sa diversification du reste des vespertilioninés se serait produite alors que la morphologie dentaire de base était encore prédominante. Elle est caractérisée par la myotodontie et le mode évolutif de I1/ (types E à F") (I, 82) mais aussi par le maintien de structures conservatrices qui caractérise la plus grande partie des dents (II, 82). Cette radiation a donné naissance à deux branches d'inégales importances. La première, c'est-à-dire les leuconoformes, est dans le prolongement direct de la tendance originale ; elle constitue la ligne de force de la poussée leuconoïde. Son unité de plan est remarquable (II, 83). La seconde, c'est-à-dire les plécotiformes, est une émanation divergente de la première. Son évolution plus rapide a eu de nombreuses incidences au niveau des structures dentaires. Son isolement de la souche leuconoïde est confirmé par le très particulier développement de l'appareil auditif (II, 90).

Figure 1 (suite)

- 3 : Après l'éloignement leuconoïde, l'important pool génétique subsistant alimente la radiation nyctaloïde.
- 4 : Les héritières les plus directes de la radiation nyctaloïde sont les lignées nyctaliformes, restées nyctalodontes, mais souvent porteuses par ailleurs de structures évoluées et diversifiées. Parmi ces lignées, celle correspondant au genre *Pipistrellus* paraît être la plus conservatrice.
- 5 : Au cours des temps la radiation nyctaloïde a, par des bourgeonnements dont l'indépendance est probable, généré des lignées déviantes. Celles-ci sont reconnaissables par la myotodontie acquise, le mode évolutif des I1/, et les particularités morphologiques de certaines autres dents. L'ensemble de ces caractères discriminants confère à chacune des lignées son identité propre. Les productions secondaires nées de ces lignées documentent les stades évolutifs extrêmes constatés dans la sous-famille. L'ensemble de ces lignées constitue les eptésiformes.
- 6 : C'est la plus importante des lignées déviantes ; outre la myotodontie elle est caractérisée par le mode évolutif de I1/ (types A à B") (I, 80). L'odontologie met en évidence une dichotomie, contemporaine, ou presque, du bourgeonnement radiant, permettant de reconnaître chez les descendants la réalisation de deux ensembles dentaires distincts (II, 108). Ces ensembles sont respectivement et principalement concrétisés par les taxons *Eptesicus* (n.s.) et *Nycterikaupius* gen. nov.
- 7 : La lignée en cause est à la source des Nycticeini (n.s.) ; elle est fondée sur le mode évolutif de I1/ (types C et C') (I, 80). Bien que schématisée ici par une simple droite, il s'agit d'une radiation buissonnante (II, 116).
- 8 : L'existence de cette lignée déviante est, comme pour les autres, déterminée par le mode évolutif de I1/, ici types D et D' (I, 81). Elle correspond à l'actuel complexe générique *Chalinobus-Glauconycteris* (II, 114).
- 9 : Ce sont des radiations myotodontes dont chacune implique un nombre limité d'espèces, et qui ont pour point commun la proximité morphologique du genre *Pipistrellus*. Bien que les possibilités innovatrices de morphologies aient été pour la plupart épuisées lors de la formation des eptésiformes, le pool génétique plus restrictif de la lignée pipistrellienne génère encore des radiations myotodontes. Elles sont rassemblées ici sous le nom de néoeptésiformes. L'observation sur ces derniers de I1/ référables aux types F à F" (I, 82), comme cela est le cas chez *Pipistrellus*, est l'argument primordial susceptible de valider l'hypothèse d'une séparation relativement récente.
- 10 : Les Lasiurini sont enracinés dans le schéma avec un point d'interrogation. Leur origine nyctaloïde paraît logique, mais tout semble indiquer une évolution indépendante au sein de la sous-famille (II, 128). L'acquisition de la myotodontie est réalisée par une partie importante des espèces composantes, cependant il subsiste une branche conservatrice (groupe *cinereus*), laquelle est partagée, au niveau individuel, entre la nyctalodontie et la sub-myotodontie.

descripteurs, étaient susceptibles d'intégration dans un contexte technique quelque peu différent ? Nous avons opté pour la dernière proposition, non sans réserve, considérant que cette solution constituait déjà une contribution à la phylogénie de la sous-famille et qu'elle ouvrait la voie au prochain itinéraire souhaitable : l'unité dans la méthodologie.

Pour le présent, la plupart des documents paléontologiques disponibles ont été évoqués dans les chapitres réservés à la systématique, ce qui, ici, limitera les propos concernant. Nous envisageons seulement de récapituler ces documents, de rappeler les pages auxquelles le lecteur pourra éventuellement faire retour, et d'exprimer, par des graphiques ponctuels et simplifiés, les principales connexions phylogéniques concevables.

La différenciation sub-générique entre *Leuconoe* et *Myotis* (Fig. 2) s'accompagne d'une modification de la hiérarchie : le second devient subordonné du premier (II, 83 et suivantes).

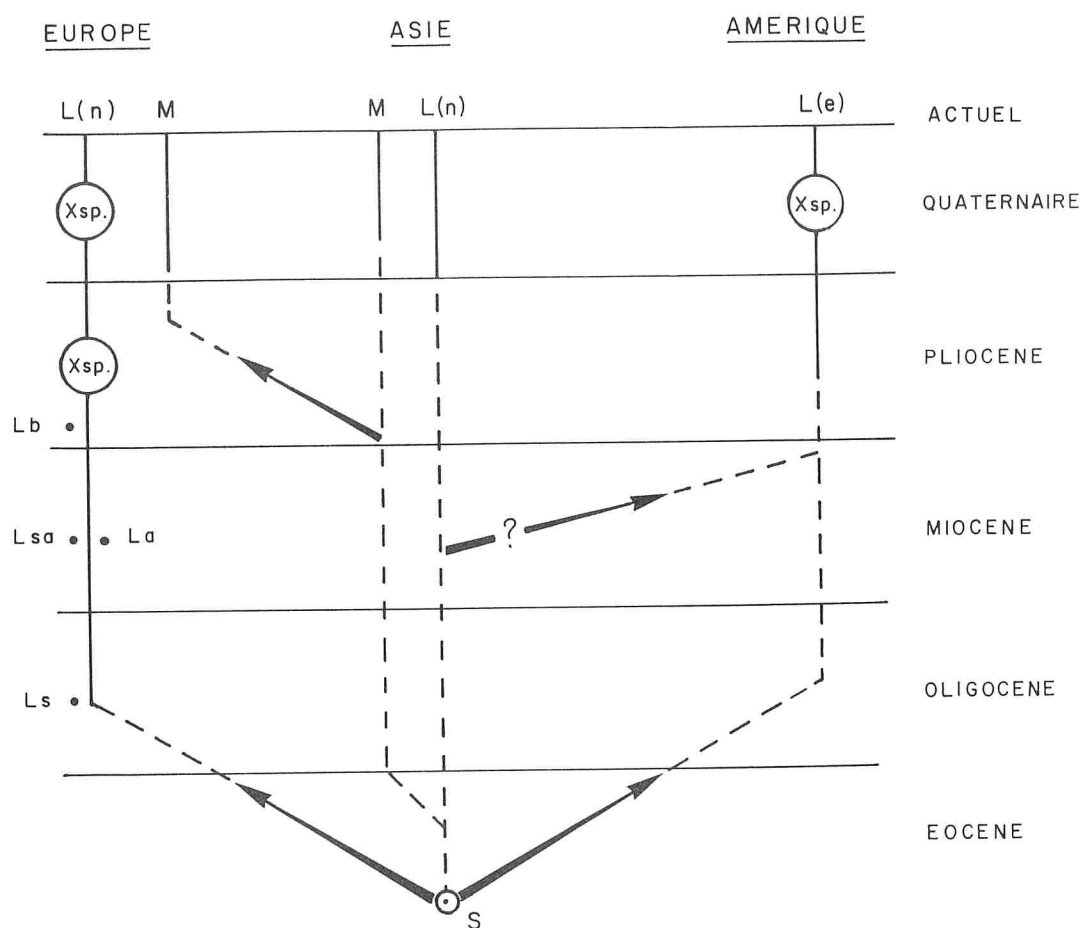


Fig. 2 : Hypothèse de la dispersion biogéographique du genre *Leuconoe* et du sous-genre *Myotis*. (e) : espèces endémiques ; L : *Leuconoe* ; La : *L. antiquus* ; Lb : *L. boyeri* ; Ls : *L. salodorensis* ; Lsa : *L. sanctialbani* ; M : *Myotis* ; (n) : nombreuses espèces paléarctiques communes ; S : souche présumée ; Xsp : nombreuses espèces. Nota : les périodes géologiques sont arbitrairement représentées d'égale durée.

Le schéma (Fig. 3) rappelle l'indépendance, au moins générique, des taxons *Euderma*, *Corynorhinus* et *Plecotus* (II,90 et suivantes), et situe les *Paraplecotus* morphologiquement plus près des *Corynorhinus* que des *Plecotus*. Les derniers sont restés moins éloignés des leuconoïdes typiques que ne le sont les *Corynorhinus*. Les lignées qui menèrent aux actuels *Corynorhinus* auraient été buissonnantes. Celle des *Paraplecotus* semble être restée euro-asiatique ; elle disparaîtrait au Pliocène avec *Paraplecotus crassidens*. Pour les formes américaines, "*Plecotus*" *alleganiensis* serait situable dans la lignée des *Corynorhinus* actuels, mais "*Plecotus*" *tetralophodon* représenterait une lignée éteinte au Pléistocène. En outre, il est prématuré de proposer une hypothèse relative aux rapports de parenté entre *Euderma* et les autres plécotiformes.

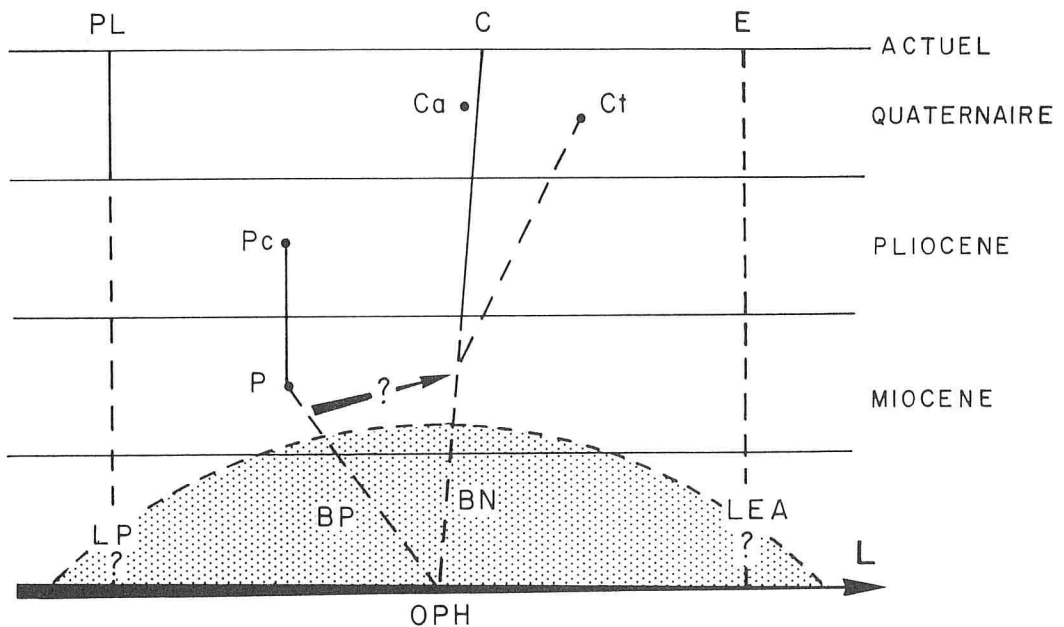


Fig. 3 : Phylogénie présumée des plécotiformes.

BN : branche néarctique ; BP : branche paléarctique ; C : *Corynorhinus* ; Ca : *C. alleganiensis* ; Ct : *C. tetralophodon* ; E : *Euderma* ; L : leuconoïdes ; LEA : lignée endémique américaine ; LP : lignée paléarctique ; OPH : origine probable holarctique ; P : *Paraplecotus* ; Pc : *P. crassidens* ; PL : *Plecotus*. Nota : dans le demi cercle, en grisé, lacune paléontologique.

Les éléments paléontologiques documentent encore insuffisamment les émergences successives des eptésiformes (Fig. 4). Notre hypothèse est réduite aux données européennes. Dans le schéma qui est présenté, les genres *Eptesicus* (n.s.) et *Nycterikaupius* ont été confondus sous le nom de *Eptesicus* (auct.) puisque le matériel fossile disponible ne permet pas la distinction entre les deux genres (II,106 et suivantes). Plusieurs espèces, incontestablement eptésiformes, constituent les éléments qui conditionnent une "zone provisoire d'indétermination générique", mais dans laquelle *Eptesicus* (auct.) prend naissance. La possibilité de situer, provisoirement et sous réserve, *Samonycteris* dans les lignées menant aux Nycticeini actuels est figurée.

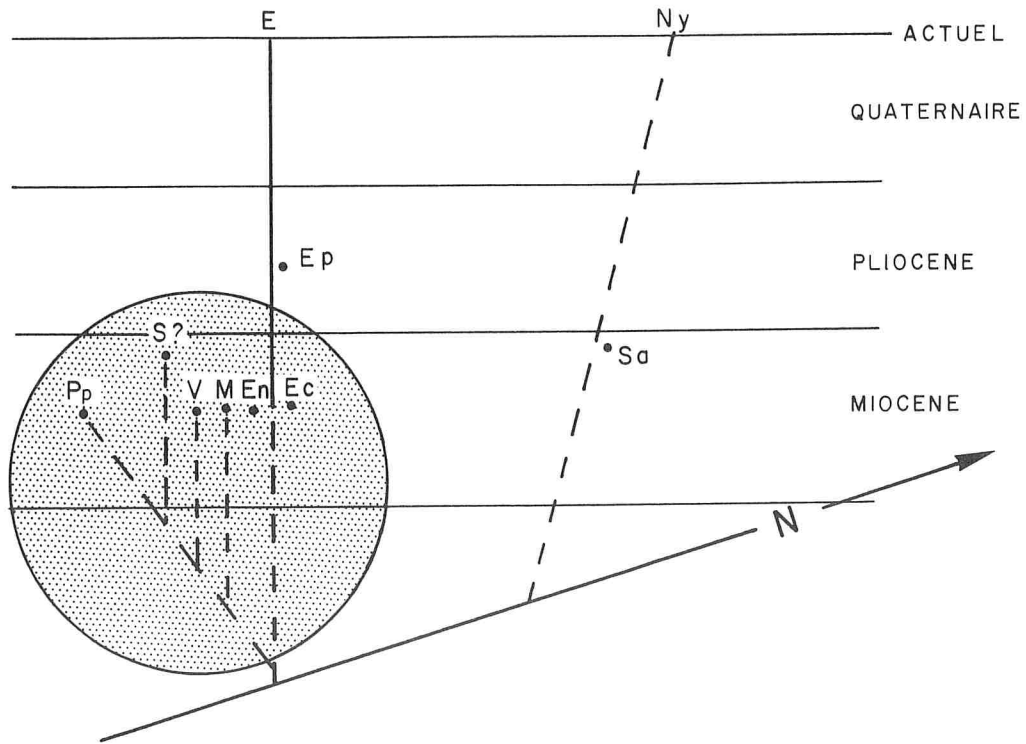


Fig. 4 : Phylogénie présumée des eptesiformes. La partie en grisé représente une zone provisoire d'indétermination générique.

E : *Eptesicus* (auct.) ; Ec : *E. campanensis* ; En : *E. noctuloïdes* ; Ep : *E. preglacialis* ; M : *Miostrellus* ; N : rameau nyctaloïde ; Ny : Nycticeini actuels ; Pp : *Paleptesicus priscus* ; S? : *Scotophilus* ? de Steinheim ; Sa : *Samonycteris* ; V : *Vespertilio* sp. de Steinberg.

L'origine des Lasiurini est loin d'être élucidée (Fig. 5). L'hypothèse la plus plausible, en l'état présent de nos connaissances, est celle d'immigrants asiatiques passés en Amérique du Nord, probablement au Miocène, et qui ensuite se sont différenciés sur place. L'absence de vestiges de Lasiurini en Europe, alors que ce continent est le mieux documenté en chiroptères fossiles, consolide partiellement la notion d'un passage direct de l'Asie à l'Amérique du Nord. L'Amérique du Sud, qui abrite les espèces les plus évoluées, n'aurait été peuplée que dans un second temps. Les espèces vivantes peuvent être réparties en trois poussées évolutives distinctes (II, 128 et suivantes) ; malheureusement, il est difficile de raccorder le matériel fossile disponible à l'une ou l'autre de ces poussées. Une révision des pièces muséologiques, visant particulièrement à déterminer le degré d'évolution vers la myotodontie, apporterait très vraisemblablement des vues nouvelles sur le problème posé par les Lasiurini.

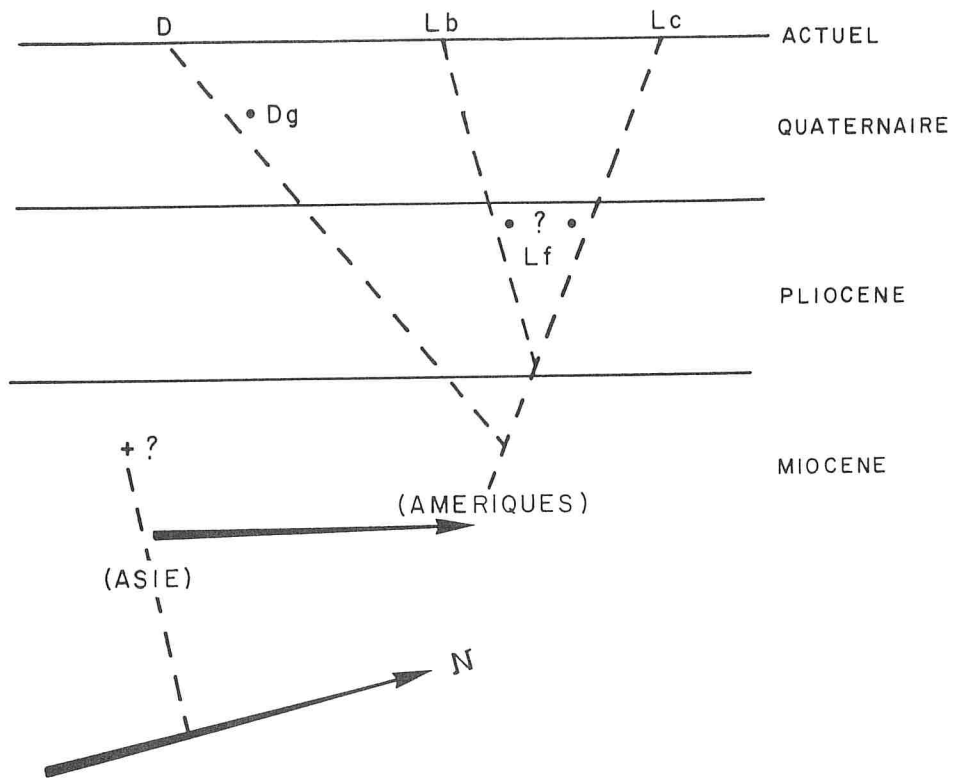


Fig. 5 : Evolution hypothétique des Lasiurini.

D : *Dasypterus* actuels ; Dg : *D. galliheri* ; Lb : *Lasiurus borealis* (myotodonte) ; Lc : *Lasiurus cinereus* (nyctalodonte - sub-myotodonte) ; Lf : *Lasiurus fossilis* ; N : rameau nyctaloïde.

NOTE SUR L'ILLUSTRATION PHOTOGRAPHIQUE

Pour l'illustration du présent mémoire, un nombre limité de taxons (20), particulièrement expressifs des grandes tendances de la morphologie dentaire au sein des vespertilioninés, a été retenu. Le choix de la stéréophotographie et la réalisation des premières séries de clichés ont été faits à un stade ancien du travail, antérieurement à l'essor de la photographie au microscope électronique à balayage. Bien que cette dernière technique apparaisse mieux adaptée au type de matériel représenté ici, et soit en particulier moins contraignante, tant à la réalisation des prises de vue qu'à l'examen des clichés, le besoin d'homogénéité dans l'illustration a déterminé la poursuite du procédé initialement adopté. La stéréophotographie permet en principe de restreindre la prise de vue à la face occlusale des rangées. Le problème posé par la translucidité des dents d'actuels a été en partie résolu par le recours à la vaporisation (spray) d'un produit matant, méthode préconisée par de la Torre et Dysart (1966).

Il est apparu par la suite que les moulages des rangées dentaires, de matière opaque, se prêtaient mieux à la photographie que les spécimens originaux, quoique leur brillance ait justifié également une vaporisation matante. Cette opportunité du recours aux moulages se révèle appréciable dans les cas où un spécimen original, conservé dans

un musée, a pu faire l'objet d'une prise d'empreinte lors de la consultation, ou dans le cas d'un prêt de durée limitée. Ces moulages sont réalisés comme indiqué antérieurement (I, 76 et 128). La qualité de finesse des produits actuellement disponibles permet de considérer ces moulages comme des répliques exactes des rangées dentaires, et les défauts éventuels (bulles) ne sont imputables qu'à la rapidité, souvent contrainte, des manipulations. Dans le même domaine d'odontologie des chiroptères actuels, l'illustration par stéréophotographie de moulages a été également pratiquée par S. Legendre (1984). La réalisation des prises de vue ici reproduites a été suivie au laboratoire par M. Bernard Sigé, auteur du montage des planches.

REMERCIEMENTS

Ce mémoire terminé, le moment est venu de remémorer ceux qui, d'une manière ou d'une autre, ont participé à son élaboration. Avec le recul, combien m'apparaît maintenant importante l'aide qu'ils m'ont prodiguée. Sans eux, cette étude ne serait pas ce qu'elle est, bien des fois je me serais égaré, des documents me seraient restés inconnus, et, plus encore, le spectre de l'isolement m'aurait accablé.

Ma gratitude va à Bernard Sigé. Il m'a guidé, m'a critiqué et a encouragé les initiatives qui lui semblaient valables ; la patience généreuse dont il a fait preuve à mon égard est qualifiée ici d'exceptionnelle. Des années de travail sous sa directive ont cimenté entre nous le meilleur qui puisse être souhaité à ceux qui cherchent, c'est-à-dire une amitié sincère, solide, qui marque l'existence de quiconque a la chance de bénéficier d'un tel soutien.

Ma gratitude va aussi au Pr. Louis Thaler qui a bien voulu m'accorder le statut de chercheur libre dans son Laboratoire, pendant un temps au titre d'élève de l'École Pratique des Hautes Etudes sous la responsabilité du Pr. Jacques Bons. Les facilités qui ont découlé de cette situation ont beaucoup compté dans l'avancement de mon travail.

Lors de mes séjours au Laboratoire, où j'ai reçu une attention sympathique de la part de tous, j'ai apprécié l'ouverture et la disponibilité de Serge Legendre. Une aide technique efficace m'a été fournie par Mme Ariane Beaux et M. Bernard Orth en ce qui concerne les dessins et les représentations graphiques, ainsi que par M. Jacques Martin et M. Alexis Saury pour la réalisation des stéréo-photographies. Certaines prises de vue sont dues à M. Daniel Serrette (Muséum National d'Histoire Naturelle).

Les recherches menées auraient été impossibles sans la compréhension des responsables des grands établissements d'histoire naturelle. Mes remerciements vont au Pr. Francis Petter qui, en permanence, m'a accordé l'accès aux collections de notre Muséum National. Au cours de mes nombreuses visites au Laboratoire de Mammalogie, j'ai eu la possibilité de rechercher, d'étudier et d'emprunter, pour conduire plus avant l'investigation, tout le matériel disponible. A ces occasions, l'appui technique et toujours amical de MM. J. Roche et M. Tranier s'est avéré précieux. Les possibilités qui m'ont été offertes par le Dr. J.E. Hill, au British Museum (Natural History), lors d'un séjour londonien, sont inestimables. Un accueil aussi sympathique m'a été réservé au Rijksmuseum van Natuurlijke Historie de Leiden par le Pr. A.M. Husson. Au Pr. V. Aellen, du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, chez qui j'ai effectué trois séjours féconds, j'adresse l'expression de ma reconnaissance. En ces occasions, les possibilités offertes ont encore été renforcées par la gentillesse et la compétence des Drs F.J. Baud et A. Keller, qui se sont mobilisés pour rechercher et préparer les pièces dont j'avais besoin. Mes remerciements s'adressent au Pr. J.-J. Jaeger, pour m'avoir confié la détermination des vespertilionidés en collection au Laboratoire de Paléontologie de l'Université de Paris VI. Je remercie le Dr. André Brosset qui, dès l'origine de mes travaux, m'a consenti le prêt de son matériel ; ses pièces ont constitué ma première prise de contact avec les espèces exotiques.

Je tiens à souligner ici un sentiment affectueux envers mes deux amis de toujours: P. Louis et R. Varlet. Avec Pierre Louis, j'ai acquis les premiers rudiments de la paléontologie de terrain ; pendant plus de quinze ans, nous avons ensemble prospecté le Tertiaire de la région champenoise. C'est au cours de nos multiples entretiens qu'il m'a suggéré l'idée d'une étude plus approfondie de l'odontologie des chiroptères actuels. Mon ami Raymond Varlet n'est plus. Les premières recherches dans le milieu souterrain de notre région ont été effectuées en sa compagnie. Son sens pratique, son ingéniosité, m'ont alors permis de résoudre bien des problèmes matériels. Mais plus encore, dans un style bien à lui, sous le couvert d'une boutade, il savait mettre à jour des possibilités d'orientation nouvelles que j'ai toujours exploitées avec profit. Mon amertume est grande de ne pouvoir lui apporter, dans sa retraite ardennaise, l'ouvrage dont il est une des racines.

L'importance qui devait être accordée à la connaissance de la variabilité individuelle nécessitait de nombreuses comparaisons, et, pour des raisons bien compréhensibles, le matériel provenant de France se trouvait être le plus accessible. L'appel lancé aux membres de la Société d'Etude et de Protection des Mammifères de France a aussitôt été entendu. Je ne saurais donc trop remercier ceux qui, par des apports personnels, m'ont donné la possibilité d'aboutir. Qu'ils ne me fassent pas grief de ne les citer tous, chacun d'eux se retrouvera dans ces lignes.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN G.M., 1939. - Checklist of African mammals. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 83 : 1-763.
- ALLEN H., 1864. - Monograph of the bats of North America. *Smithsonian Washington Misc. Coll.*, (24) : 85 p., 68 fig.
- ALLEN H., 1865. - On a new genus of Vespertilionidae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 17 (4) : 173-175.
- ALLEN H., 1866. - Notes on the Vespertilionidae of tropical America. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 1866 : 279-288.
- ALLEN H., 1893. - A monograph of the bats of North America. *Smithsonian Inst. Bull. Unit. St. Nat. Mus.*, (43) : 1-140, 40 fig., 3 pl.
- ANDERSEN K., 1908. - On four little known names of chiropteran genera. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (8) I: 434.
- BAUD F.J., 1979. - *Myotis aelleni*, nov. sp., chauve-souris nouvelle d'Argentine (Chiroptera : Vespertilionidae). *Rev. suisse zool.*, 86 (1) : 267-278, 4 fig.
- BAUDELLOT S., 1972. - Etude des chiroptères, insectivores et rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). Thèse n° 496, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 364 p. + I-XVI, 89 fig., 16 pl., photocopié.
- BIANCHI V., 1916. - Notes préliminaires sur les chauves-souris ou Chiroptères du Gouvernement de Petrograd. *Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. Petrograd*, 21 : LXXVIII.
- BOIE F., 1830. - Naturgeschichtliche Beiträge II *Leuconoe* BOIE - Eine neue Fledermausgattung. *Isis von Oken*, (3) : 256-257.
- BONAPARTE C.L., 1837. - Iconographia della Fauna Italia. 1 Mammiferi. Tip. Salviucci, Roma.
- BOWDICH T.E., 1825. - Excursions in Madeira and Porto Santo. F.G. Levrault Edit., Paris : 36.
- BROSSET A., 1966. - La biologie des chiroptères. Masson et Cie, Editeurs, Paris : 240 p., 77 fig.
- CONISBEE L.R., 1953. - Genera and subgenera of Recent Mammals. British Museum (Nat. Hist.), London : 109 p.
- CUVIER F., 1832. - Essai de classification naturelle des Vespertilions et description de plusieurs espèces de ce genre. *Nouv. Ann. Mus. Hist. Nat.*, 1 : 1-20.
- DOBSON G.E., 1875. - On the genus *Scotophilus*, with description of a new genus and species allied thereto. *Proc. Zool. Soc. London*, 1875 : 372.

- DOBSON G.E., 1878. - Catalogue of the Chiroptera in the Collection of the British Museum (Natural History), London : 567 p., 30 pl.
- ENGESSER B., 1972. - Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). *Tätigk. Naturf. Gesel. Basel*, 28 : 1-363, 134 fig.
- GAILLARD C., 1899. - Mammifères nouveaux ou peu connus de La Grive-Saint-Alban (Isère). *Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 7 (2) : 1-79, 32 fig., 3 pl.
- GERVAIS P., 1855. - Documents zoologiques pour servir à la monographie des Cheiroptères sud-américains. In Castelnau F. de, Mammifères - Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud. 7, I Zool. Paris : 25-88, pl. VII-XV.
- GRAY J.E., 1831. - Descriptions of some new genera and species of Bats. *Zool. Miscell.*, 1831 : 37-38.
- GRAY J.E., 1841. - Contributions towards the geographical distribution of the Mammalia of Australia, with notes on some recently discovered species, by J.E. Gray. In Gray : Journals of two expeditions of discovery in North-West and Western Australia, 2 : 406.
- HANDLEY C.O., 1959. - A revision of American bats of the genera *Euderma* and *Plecotus*. *Proc. Unit. St. Nat. Mus.*, 110 (3417) : 95-246, 27 fig.
- HELLER K.G. and VOLLETH M., 1984. - Taxonomic position of *Pipistrellus societatis* HILL, 1972, and karyological characteristics of the genus *Eptesicus* (Chiroptera : Vespertilionidae). *Z. f. zool. Syst. u. Evol.*, 22 (1) : 65-77, 5 fig.
- HIBBARD C.W., 1950. - Mammals of the Rexroad Formation from Fox Canyon, Meade County, Kansas. *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich.*, 8 : 113-192.
- HIBBARD C.W., 1960. - Two late Pleistocene faunas from Southwestern Kansas. In Hibbard C.W. and Taylor D.W., *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich.*, 16 : 1-223.
- HILL J.E., 1974. - A review of *Scotoecus* THOMAS, 1901 (Chiroptera : Vespertilionidae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Zool., 27 (4) : 167-188, 4 fig.
- HILL J.E., 1976. - Bats referred to *Hesperoptenus* PETERS, 1869 (Chiroptera : Vespertilionidae) with the description of a new subgenus. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Zool., 30 (1) : 1-28, 5 fig., 4 pl.
- HORACEK I. and HANAK V., 1986. - Generic status of *Pipistrellus savii* and comments on classification of the genus *Pipistrellus* (Chiroptera, Vespertilionidae). *Myotis*, 1986, (23-24) : 9-16.
- IRELADE T. and TROUGHTON E.G., 1934. - Check-list of the mammals recorded from Australia. *Mem. Aus. Mus.*, 6 : 1-122.
- JENTINK F.A., 1888. - Catalogue systématique des Mammifères. *Mus. Hist. Nat. Pays-Bas, Leiden*, XII.
- JENTINK F.A., 1890. - Mammalia from the Malay Archipelago. II Rodentia, Insectivora, Chiroptera. In Zoologische ergebnisse einer reise in Niederländisch Ost-Indien herausgegeben Dr. Max Weber. Leiden, E.J. Brill Ed., (1) : 129-130.
- JENTINK F.A., 1910. - *Chrysopteron bartelsii*, novum genus and nova species, from Java. *Notes from the Leyden Museum*, 32 : 73.
- KAUP J., 1829. - Entwicklungsgeschichte und natürliches System der Europäischen Thierwelt. In Commission bei Carl Wilhelm Leske, Darmstadt und Leipzig, 1 : 98.
- KEYSERLING A. und BLASIUS I.H., 1839. - Übersicht der gattungs und Artcharacter der europäischen Fledermäuse. *Arch. Naturg. Berlin*, 5 (1) : 293-331.
- KOLENATI F., 1858. - Eine neue österreichische Fledermaus. *Sitzb. Akad. Wiss. Wien*, 29 (9) : 250-256.
- KOOPMAN K.F., 1970. - A second locality for *Eudiscopus denticulus* (Chiroptera : Vespertilionidae). *Jour. Mamm.*, 51 : 191.
- KOOPMAN K.F., 1971. - Taxonomic notes on *Chalinolobus* and *Glauconycteris* (Chiroptera : Vespertilionidae). *Am. Mus. Novitates*, 2451 : 1-10, 1 fig.
- KOOPMAN K.F., 1972. - *Eudiscopus denticulus*. *Mammalian Species*, 19 : 1-2, 3 fig.

- KOOPMAN K.F., 1978. - The genus *Nycticeius* (Vespertilionidae), with special reference to tropical Australia. *Proc. of the fourth international bat research conference, Kenia Nat. Ac. for advancement of arts and sciences*, 3 : 165-171, 1 fig.
- KOOPMAN K.F., 1984. - A synopsis of the Families of Bats. (7). *Bat Research News*, 25 (3/4) : 25-27.
- KOWALSKI K., 1956. - Insectivores, Bats and Rodents from the Early Pleistocene bone breccia of Podlesice near Kroczyce (Poland). *Acta Palaeontologica Polonica*, 1 (4) : 361-376, 4 pl.
- KUZJAKIN A.P., 1944. - Mammals of USSR. In Bobrinskoy N.A., Kuznetzov B. and Kuzjakin A. Ed. N. Bobrinskoy, Soviets Kaya Nauka, Moscow. 4 tomes : 440 p., 256 fig., 32 pl., 62 cartes.
- KUZJAKIN A.P., 1950. - Letucije mysi. Soviets Kaya Nauka, Moskva.
- LANZA B., 1959. - Fauna d'Italia, Mammalia, Insectivora, Chiroptera. In Toschi A. e Lanza B. Ed. Calderini, Bologna : 448 p., 164 fig.
- LAURENT P., 1936. - Une forme saharienne du genre *Plecotus* : *P. auritus saharae* subsp. nov. *Bull. Soc. Hist. nat. Afrique du Nord*, 27 : 408-412, 2 fig., 1 pl.
- LEACH W.E., 1821. - The characters of three new genera of bats without foliaceous appendages to the nose. *Trans. Linn. Soc. London*, 13 : 69-72.
- LEGENDRE S., 1984. - Etude odontologique des représentants actuels du groupe *Tadarida* (Chiroptera, Molossidae). Implications phylogéniques, systématiques et zoogéographiques. *Rev. Suisse Eool.*, Genève, 91 (2) : 399-442, 18 fig., 1 pl.
- MAISONNEUVE P., 1878. - Traité de l'ostéologie et de la myologie du *Vespertilio murinus*. O. Doin Editeur, Paris.
- MARTIN R.A., 1972. - Synopsis of Late Pliocene and Pleistocene Bats of North America and the Antilles. *Am. Midland Nat., Univ. Notre Dame Press, Indiana*, 87 (2) : 326-335.
- MENU H., 1984. - Révision du statut de *Pipistrellus subflavus* (F. CUVIER, 1832). Proposition d'un taxon générique nouveau : *Perimyotis* nov. gen. *Mammalia*, 48 (3) : 409-416.
- MENU H., 1985. - Morphotypes dentaires actuels et fossiles des Chiroptères Vespertilioninés. I^{ère} Partie : Etude des morphologies dentaires. *Palaeovertebrata*, 15 (2) : 71-128, 43 fig.
- MEIN P. et TUPINIER Y., 1977. - Formule dentaire et position systématique du minioptère (Mammalia, Chiroptera). *Mammalia*, 41 (2) : 207-211, 2 fig.
- MILLER G.S., 1897. - Revision of the North American bats of the family Vespertilionidae. *North American Fauna*, Gov. Print. Off. Washington, 13 : 141 p., 40 fig., 3 pl.
- MILLER G.S., 1906. - Twelve new genera of bats. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 19 : 83-86.
- MILLER G.S., 1907. - The families and genera of bats. *Smithsonian Inst., Unit. St. Nat. Mus.*, 57 : 282 p., 49 fig., 14 pl.
- MILLER G.S. and ALLEN G.M., 1928. - The American bats of the genera *Myotis* and *Pizonyx*. *Smithsonian Inst., Unit. St. Nat. Mus. Bull.*, 144 : 218 p., 1 fig., 13 cartes.
- OGNEV S.I., 1927. - A synopsis of the Russian Bats. *Jour. Mamm.*, 8 : 140-157.
- OSGOOD W.H., 1932. - Mammals of the Kelley-Roosevelts and Delacourt Asiatic expeditions. *Field Mus. Nat. Hist. Chicago Publ.*, 312, Zool. ser. 28 (10) : 193-339, 1 carte.
- PEN H.S., KAO Y.T., LU C.K., FENG T.C. and CHEN C.H., 1962. - Report on mammals Southwestern Szechwan and Northwestern Yunnan. *Acta Zool. Sinica*, 14, Suppl. : 105-132.
- PETERS W., 1865. - Hr. W. Peters las über einige weniger bekannte Flederthiere (*Phyllostoma brachyotum*, *Coelops*, *Furia*, *Lasionycteris*). *Monatsber. K. preuss. Akad. Wissensch. Berlin*, 1865 : 648.
- PETERS W., 1866. - Hr. W. Peters machte eine Mittheilung über neue oder ungenügend bekannte Flederthiere (*Vampyros*, *Uroderma*, *Chiroderma*, *Ametrida*, *Tylostoma*, *Vespertilio*, *Vesperugo*) und Nager (*Tylomys*, *Lasiomys*). *Monatsber. K. preuss. Akad. Wissensch. Berlin*, 1866 : 402.
- PETERS W., 1866. - Hr. W. Peters legte vor : fernere mittheilungen zur Kenntnifs der Flederthiere namentlich über Arten des Leidener und Britischen Museums. *Monatsber. K. preuss. Akad. Wissensch. Berlin*, 1866 : 680.

- PETERS W., 1868. - Hr. W. Peters machte eine Mittheilung über die von dem Hon. Marquis Giacomo Doria in Sarawak auf Borneo gesammelten Flederthiere. *Monatsber. K. preuss. Akad. Wissensch. Berlin*, 1868 : 626-627.
- QUINET G.E., 1965. - *Myotis misonnei* n. sp., Chiroptère de l'Oligocène de Hoogbutsel. *Inst. Roy. Sc. Nat. de Belgique*, 41 (20) : 1-11, 1 fig.
- RABEDER G., 1973. - Mitteilungsblatt für Fledermaus kundler. *Myotis*, 11 : 15-17.
- RACHL R., 1983. - Die Chiroptera (Mammalia) aus den Mittelmiozänen Kalten des Nördlinger Rieses (Süddeutschland). Thèse-Ludwig-Maximilian-Universität München : 284 p., 80 fig., polycopié.
- RAFINESQUE C.S., 1819. - Prodrome-De 70 nouveaux genres d'animaux découverts dans l'intérieur des Etats-Unis d'Amérique, durant l'année 1818. *Jour. de Physique*, June 1819, 88 : 417.
- REVILLIOD P., 1922. - Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires. 3, *Mém. Soc. pal. suisse*, 45 : 133-195, 24 fig., 1 pl.
- ROBERTS A., 1919. - Descriptions of some new mammals. *Am. transv. Mus.*, 6 : 112.
- ROSEVEAR D.R., 1965. - The bats of West Africa. British Museum (Natural History) Ed. : 418 p.
- RYAN R.M., 1966. - A new some imperfectly known Australian *Chalinolobus* and the taxonomic status of African *Glauconycteris*. *Jour. Mamm.*, 47 (1) : 86-91.
- SIGE B., 1974. - Données nouvelles sur le genre *Stehlinia* (Vespertilionoidea, Chiroptera) du Paléogène d'Europe. *Palæovertebrata*, 6 : 253-272, 5 fig.
- SIMPSON G.G., 1945. - The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 85 : 350 p.
- SINHA Y.P. and CHAKRABORY S., 1971. - Taxonomic status of the vespertilionid bat, *Nycticejus emarginatus* DOBSON. *Proc. Zool. Soc. Calcutta*, 24 : 53-59, 3 fig., 1 tab.
- SODY G.J.V., 1937. - Notes on some mammals from Sumatra, Java, Bali, Buru and New Guinea. *Temminckia*, 2.
- STIRTON R.A., 1931. - A new genus of the family Vespertilionidae from San Pedro Pliocene of Arizona. *Univ. Cal. Pub. in Geological Sciences*, 20 : 27-30, 2 fig.
- STRICKLER T.L., 1978. - Functional osteology and myology of the shoulder in the chiroptera. *Contrib. Vertebrate Evol.*, 4 : I-IV, 1-198, 55 fig.
- TATE G.H.H., 1941. - Results of the Archbold expeditions, n° 39. A review of the genus *Myotis* (Chiroptera) of Eurasia, with special reference to species occurring in the East Indies. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 78 : 537-765.
- TATE G.H.H., 1941. - Results of the Archbold expeditions, n° 40. Notes on vespertilionid bats of the subfamilies Miniopterinae, Murinae, Kerivoulinae and Nyctophilinae. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 78 : 567-597, 4 fig.
- TATE G.H.H., 1942. - Results of the Archbold expeditions, n° 47. Review of the vespertilionine bats. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 80 : 221-297, 5 fig.
- THOMAS O., 1900. - List of the mammals obtained by Dr. G. Franco Grillo in the province of Parana, Brazil. *Ann. Mus. Civ. di Stor. Nat.*, 20 : 546.
- THOMAS O., 1902. - On two new mammals from China. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 10 (7) : 163-166.
- THOMAS O., 1904. - A new bat from the United States, representing the European *Myotis* (*Leuconoe*) *daubentoni*. *Am. Mus. Nat. Hist.*, 7 (13) : 382.
- THOMAS O., 1915. - Scientific results from the Mammal Survey n° 10(A). The Indian bats assigned to genus *Myotis*. *Jour. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 23 (4) : 607-612.
- THOMAS O., 1923. - On some small mammals, chiefly Bats, from the East Indian Archipelago. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 11 (ser. 9) : 250-255.
- TOMES R.F., 1859. - Description of six hitherto undescribed species of bats. *Proc. Zool. Soc. London*, 1859 : 70.
- TOPAL G., 1970. - The first record of *Ia io* THOMAS, 1902 in Vietnam and India, and some remarks on the taxonomic position of *Parascotomanes beaulieui* BOURRET, 1942, *Ia longimana* PEN, 1962, and the genus *Ia* THOMAS, 1902 (Chiroptera : Vespertilionidae). *Opusc. Zool. Budapest*, X, 2 : 341-347, 2 fig., 2 tab.
- TORRE L. de la & DYSART M.P., 1966. - A method for photographing teeth of small mammals. *J. Mammalogy*, 47 (3) : 515-518, 3 fig.

- TROUGHTON E. LE G., 1929. - A new genus and species of bats (Kerivoulinae) from the Solomons, with a review of the genera of the subfamily. *Rec. Austr. Mus. Sydney*, 17 : 85-99.
- VIRET J., 1951. - Catalogue critique de la faune de mammifères miocènes de La Grive-Saint-Alban. (1) Chiroptera, Carnivores, Edentés, Pholidotes. *Nv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 3 : 104 p., 23 fig., 4 pl.
- WAGNER J.A., 1855. - Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur, mit Beoohreibungen. (of J.C.v. SCHREBER), suppl. 5, 26 : 810 p.
- WALLIN L., 1969. - The Japanese bat fauna. A comparative study of chorology, species diversity and ecological differentiation. *Zool. Bidrag Fran Uppsala*, 37 (3-4) : 223-440, 84 fig.
- ZAPFE H., 1950. - Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (CSR). Chiroptera. *Sitz. Ber. Oesterr. Akad. math. naturw. Kl. Wien*, 154 : 51-64, 9 fig.

LEGENDES DES PLANCHES

PLANCHE 1

- Fig. 1-2. - *Leuconoe (Leucone) capaccini* (BONAPARTE, 1837), spécimen HM. 26.058, Collias, Gard, France ; rangées dentaires gauches en vue occlusale, X 9, * ; 1 : rangée supérieure ; 2 : rangée inférieure.
- Fig. 3-4. - *Leuconoe (Leuconoe) ricketti* (THOMAS, 1894), spécimen MNHN 1907.418, Fou Tcheou, Chine ; rangées dentaires gauches en vue occlusale, X 6, * ; 3 : rangée supérieure ; 4 : rangée inférieure.
- Fig. 5-6. - *Leuconoe (Myotis) blythii* (TOMES, 1857), spécimen HM. 26.051, Arles, Bouches-du-Rhône, France ; rangées dentaires gauches en vue occlusale, X 7 ; 5 : rangée supérieure, * ; 6 : rangée inférieure, **.
- Fig. 7-8. - *Euderma maculatum* (ALLEN J.A., 1891), spécimen de East Fork Jemez River, Sandoval Co., Nouveau-Mexique, U.S.A. ; rangées dentaires en vue occlusale, X 10, * ; 7 : rangée supérieure droite ; 8 : rangée inférieure gauche.

PLANCHE 2

- Fig. 1-2. - *Plecotus austriacus* (FISCHER, 1829), spécimen HM. 31.009, Epernay, Marne, France ; rangées dentaires gauches en vue occlusale, X 7, * ; 1 : rangée supérieure ; 2 : rangée inférieure.
- Fig. 3-4. - *Pipistrellus pipistrellus* (SCHREBER, 1774), spécimen HM. 27.003, Laon, Aisne, France ; rangées dentaires gauches en vue occlusale, X 9, * ; 3 : rangée supérieure ; 4 : rangée inférieure.
- Fig. 5-6. - *Pipistrellus nathusii* (KEYSERLING & BLASIUS, 1839), spécimen MNHN 1932.4255, St-Gilles, Gard, France ; rangées dentaires gauches (moulages) en vue occlusale, * ; 5 : rangée supérieure, X 9 ; 6 : rangée inférieure, X 8.

- Fig. 7-8. - *Pipistrellus kuhlii* (NATTERER, 1819), spécimen MNHN 1921.72, Midi méditerranéen, France ; rangées dentaires gauches en vue occlusale, * ; 7 : rangée supérieure, X 7 ; 8 : rangée inférieure, X 10.

PLANCHE 3

- Fig. 1-2. - *Scotoecus hirundo* DE WINTON, 1899, spécimen Univ. Arizona BJH 2273, Kitale, Kenya ; rangées dentaires gauches en vue occlusale, X 6.5, * ; 1 : rangée supérieure ; 2 : rangée inférieure.
- Fig. 3-4. - *Nyctalus lasiopterus* (SCHREBER, 1780), spécimen MNHN 1896.2431, Creuse, France ; rangées dentaires (moulages) en vue occlusale, X 6.5, * ; 3 : rangée supérieure droite ; 4 : rangée inférieure gauche.
- Fig. 5-6. - *Barbastella barbastellus* (SCHREBER, 1774), spécimen HM. 32.004, Avenay, Marne, France ; rangées dentaires gauches en vue occlusale, X 9, * ; 5 : rangée supérieure ; 6 : rangée inférieure.
- Fig. 7-8. - *Eptesicus serotinus* (SCHREBER, 1774), spécimen HM. 29.002, Reims, Marne, France ; rangées dentaires gauches en vue occlusale, X 7, * ; 7 : rangée supérieure ; 8 : rangée inférieure.

PLANCHE 4

- Fig. 1-2. - *Nycterikaupius* (gen. nov.) *pumilus* (GRAY, 1841), spécimen C.S.I.R.O. Ex. 4193, Queensland, Australie ; rangées dentaires gauches (moulages) en vue occlusale, X 12, *** ; 1 : rangée supérieure ; 2 : rangée inférieure.
- Fig. 3-4. - *Histiotus montanus* (PHILIPPI & LANDBECK, 1861), spécimen BMNH 94.1.24.9, Sortano, Uruguay ; rangées dentaires gauches (moulages) en vue occlusale, X 7, * ; 3 : rangée supérieure ; 4 : rangée inférieure.
- Fig. 5-6. - *Vespertilio superans* THOMAS, 1899, spécimen BMNH 8.1.30.4, Kirin, Mandchourie ; rangées dentaires gauches (moulages) en vue occlusale, * ; 5 : rangée supérieure, X 7 ; 6 : rangée inférieure, X 8.
- Fig. 7-8. - *Scotomanes ornatus* (BLYTH, 1851), spécimen BMNH 15.9.1.32, Sivole, Bengale, Inde ; rangées dentaires gauches (moulages) en vue occlusale, X 7, * ; 7 : rangée supérieure ; 8 : rangée inférieure.

PLANCHE 5

- Fig. 1-2. - *Hesperoptenus tickelli* (BLYTH, 1851), Spécimen CB 002, Bombay, Inde ; rangées dentaires gauches en vue occlusale, X 7, * ; 1 : rangée supérieure ; 2 : rangée inférieure.

- Fig. 3-4. - *Scotophilus heathi* (HORSFIELD, 1831), spécimen CB 006, Mysore, Inde ; rangées dentaires gauches (moulages) en vue occlusale ; 3 : rangée supérieure, X 7, * ; 4 : rangée inférieure, X 6, **.
- Fig. 5-6. - *Hypsugo savii* (BONAPARTE, 1837), spécimen MNHN 1932.4269, Tessin, Suisse ; rangées dentaires gauches en vue occlusale, X 10, * ; 5 : rangée supérieure ; 6 : rangée inférieure (moulage).
- Fig. 7-8. - *Lasiurus borealis* (MÜLLER, 1776), spécimen MNHN 1949-120, Salto, Uruguay ; rangées dentaires gauches (moulages) en vue occlusale, X 12, *** ; 7 : rangée supérieure ; 8 : rangée inférieure.

Photographies : * Jacques Martin (UA 327, Montpellier),
 ** Alexis Saury (Montpellier),
 *** Daniel Serrette (Muséum, Paris).

