

COMPLEMENTS SUR LES CHIROPTERES DE L'EOCENE MOYEN D'EUROPE.
LES GENRES *PALAEOCHIROPTERYX* ET *CECILIONYCTERIS*

par

Bernard SIGE* et Donald E. RUSSELL**

SOMMAIRE

	page
Résumé	92
Introduction	92
Systématique	93
Genre <i>Palaeochiropteryx</i> REVILLIOD, 1917	93
<i>Palaeochiropteryx tupaiodon</i> REVILLIOD, 1917	93
Nouveau matériel étudié	93
Observations	94
I. — Denture	95
II. — Squelette	96
1 - Crâne	96
2 - Mandibule	97
3 - Colonne vertébrale	98
4 - Thorax, abdomen	99
5 - Ceinture scapulaire	100
6 - Humérus	102
7 - Avant-bras	102
8 - Carpe	103
9 - Doigts	105
10 - Bassin	107
11 - Fémur	107
12 - Tibia, péroné	108
13 - Pied	108
Dimensions	109
Genre <i>Cecilionycteris</i> HELLER, 1935	109
<i>Cecilionycteris prisca</i> HELLER, 1935	109
Matériel	109
Observations	110
I. — Denture supérieure	110
II. — Denture inférieure	111
Dimensions	112
Inférences systématiques	112
Conclusions	114
Bibliographie	116
Tableaux	117
Légende des planches	124

*Laboratoire de Paléontologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.

**Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8 rue Buffon, 75005 Paris, France.

RESUME

L'étude d'un matériel squelettique et dentaire nouveau du gisement éocène moyen de Messel (R.F.A.), attribuable à *Palaeochiropteryx tupaiodon*, complète et précise les connaissances antérieurement acquises sur ce genre européen. La forme *Cecilionycteris prisca* du Geiseltal (R.D.A.), également de l'Eocène moyen, est analysée d'après des spécimens de rangées dentaires. Une partie du matériel est détachée de ce taxon pour former un nouveau genre, *Matthesia*, et deux espèces nouvelles, *M. germanica* et *M. ? insolita*.

ABSTRACT

New dental and skeletal material referable to *Palaeochiropteryx tupaiodon* from the Middle Eocene locality of Messel (G.F.R.) is studied, which provides additions to the previously gained knowledge of this European genus. Dental specimens from Geiseltal (G.D.R.), also of Middle Eocene age, allow us to analyze *Cecilionycteris prisca*. Some of these are separated to establish a new genus, *Matthesia*, and two new species, *M. germanica* and *M. ? insolita*.

INTRODUCTION

Les fouilles réalisées au cours de la dernière décennie dans le célèbre gisement de Messel (Hesse, R.F.A.) d'âge éocène moyen, ont livré une abondante collection de vertébrés, d'une spectaculaire qualité de conservation. Parmi ces vertébrés figurent plusieurs nouveaux échantillons de chiroptères. Ce matériel, du moins celui d'une importante collection privée constituée par l'excellent découvreur et préparateur M. Otto Feist, nous a été confié pour former le sujet d'un supplément à notre révision de 1970, dans laquelle nous avons décrit en détail les espèces de chiroptères connues dans ce gisement.

Les échantillons de Messel se groupent en deux séries : l'une faite d'individus de grande taille, attribués à la sous-famille des Archaeonycteridinae, l'autre composée de petits individus représentant la sous-famille des Palaeochiropteryginae. Le présent mémoire se restreindra à ce dernier groupe, les archéonyctéridinés devant faire l'objet d'une publication distincte.

Dans la sous-famille Palaeochiropteryginae a été également placé (Russell et Sigé 1970) le genre *Cecilionycteris* Heller, 1935. Celui-ci compte à ce jour une espèce unique, *C. prisca*, décrite du gisement allemand du Geiseltal (R.D.A.), d'âge éocène moyen supérieur, et n'est pas signalé autre part. Les classificateurs ont généralement et dubitativement rapproché *Cecilionycteris* de *Palaeochiropteryx*. L'attribution sous-familiale récente repose sur une analyse des ressemblances et différences entre les deux genres se référant essentiellement, pour celui du Geiseltal, à la description de Heller. Par la suite, un examen direct de la collection des chiroptères du Geiseltal conservée au Geiseltal-museum de l'Université Martin Luther de Halle nous a été possible. Grâce à l'amabilité du Professeur H. Matthes, quatre échantillons essentiellement dentaires, parmi les mieux conservés attribués par Heller à *Cecilionycteris prisca*, nous ont été prêtés. Ce matériel a permis une étude plus approfondie de cette forme, une comparaison plus précise avec les fossiles de Messel, et la mise en évidence de l'hétérogénéité spécifique et générique des chiroptères du Geiseltal.

SYSTEMATIQUE

Ordre CHIROPTERA BLUMENBACH, 1779

Sous-ordre EOCHIROPTERA VAN VALEN, 1979

Famille PALAEOCHIROPTERYGIDAE REVILLIOD, 1917

Sous-Famille PALAEOCHIROPTERYGINAE REVILLIOD, 1917

Genre PALAEOCHIROPTERYX REVILLIOD, 1917

Diagnose : cf. Russell et Sigé 1970, p. 87.*Espèce-type* : *Palaeochiropteryx tupaïodon* REVILLIOD, 1917, des schistes bitumineux d'âge éocène moyen de Messel, R.F.A.*Distribution stratigraphique* : Eocène inférieur, moyen et supérieur.*Répartition géographique* : Europe occidentale (Allemagne, France).*Espèces attribuées* : *P. tupaïodon* REVILLIOD, 1917, de Messel ;*P. spiegeli* REVILLIOD, 1917, de Messel.*Autres formes signalées* :*Palaeochiropteryx* cf. *tupaïodon*, Grauves (Cuisien, Bassin de Paris), Russell, Louis, Savage 1973 ;*Palaeochiropteryx* ? sp., Robiac (Bartonien, Bas-Languedoc), Sudre 1969 ;*Palaeochiropteryx* sp., Mas de Gimel, Coulondres (Cuisien, Bas-Languedoc), Hartenberger et al. 1970 ;*Palaeochiropteryx* sp., Grisolles (Bartonien, Bassin de Paris), Louis 1976.*Palaeochiropteryx tupaïodon* REVILLIOD 1917

(Planches 1 - 6)

NOUVEAU MATERIEL ETUDIE :

- MeX. 1 - Plaque avec éléments de squelette en vue dorsale (crâne, membres antérieurs et postérieurs fléchis, queue).
- MeX. 5 - Plaque avec éléments de squelette en vue dorsale (crâne, rachis, thorax, parties des ceintures scapulaire et pelvienne, membres antérieurs et postérieurs fléchis, queue).
- MeX. 10 - Plaque avec éléments de squelette (crâne et mandibule en vue latérale dr., denture supérieure et inférieure dr. en occlusion, vue labiale, empreinte du rachis, un membre antérieur fléchi).
- MeX. 11 - Plaque avec éléments de squelette en vue dorsale (crâne et mandibule exposés par le côté g., denture supérieure et inférieure g. en occlusion, vue labiale, rachis cervical, thorax, membres antérieurs et postérieurs fléchis, queue).
- MeX. 13 - Plaque avec éléments de squelette en vue ventrale (base du crâne et maxillaire dr., dentaires en vue latérale externe, bord labial des dentures supérieures et de la rangée inférieure

- g., rachis, thorax, parties des ceintures scapulaire et pelvienne, membres antérieurs et postérieurs fléchis).
- MeX. 14 - Plaque avec éléments de squelette en vue ventrale (maxillaire dr., dentaires en vue latérale externe (dr.) et interne (g.), bord labial des rangées supérieure et inférieure dr. en occlusion, bord lingual des rangées g., membres antérieurs et postérieurs fléchis, queue).
- MeX. 15 - Plaque avec éléments de squelette en vue dorsale (crâne et dentaire g. en vue supérieure externe, P/4 g. en vue labiale, parties des membres antérieurs et postérieurs fléchis).
- MeX. m1 a-b
- a : Réplique de plaque avec éléments de squelette en vue dorsale (crâne, rachis, thorax, parties de ceinture scapulaire, membres antérieurs et postérieurs fléchis, queue).
- b : Réplique de plaque avec éléments de squelette du même individu en vue ventrale (bords externes des maxillaires, dentaires en vue latérale externe, rangées supérieures et inférieures en occlusion, vue labiale, base du crâne, rachis, thorax, parties de ceinture scapulaire, membres antérieurs et postérieurs, queue).
- MeX. m2 a-b
- a : Réplique de plaque avec éléments de squelette en vue dorsale (crâne, thorax, parties des ceintures scapulaire et pelvienne, membres antérieurs fléchis et postérieurs en flexion forcée, queue).
- b : Réplique de plaque avec éléments de squelette du même individu en vue ventrale (bords externes des maxillaires, éléments labiaux des rangées supérieures, mandibule, base du crâne, thorax, parties des ceintures scapulaire et pelvienne, membres antérieurs et postérieurs, queue).
- MeX. m3 - Réplique de plaque avec éléments de squelette en vue ventrale (crâne et mandibule exposés par le côté dr., rangées supérieures et inférieures en occlusion, dr. vue labiale, g. vue linguale, rachis, empreinte de la région abdominale, parties de ceinture scapulaire, membres antérieurs et postérieurs fléchis, queue).
- MeX. m6 - Réplique de plaque avec éléments partiels de squelette (crâne en vue latérale g., partie d'un membre antérieur).
- MeX. m7 - Réplique de plaque avec éléments partiels de squelette en vue ventrale (bords externes des maxillaires, dentaires en vue latérale externe, rangées supérieures et inférieures en occlusion, vue labiale, poignets des membres antérieurs fléchis).
- MeX. m8 - Réplique de plaque avec éléments partiels de squelette en vue dorsale (base du crâne, rachis, thorax, membres antérieurs fléchis, membre postérieur g. fléchi).
- MeX. m9 - Réplique de plaque avec éléments très partiels de squelette (empreintes du rachis, bassin, extrémités des doigts des membres antérieurs, membres postérieurs, queue).

OBSERVATIONS

L'identification de ces échantillons ne semble pas poser de problème ; d'après la configuration très caractéristique du bord labial des molaires supérieures, il s'agit bien du genre *Palaeochiropteryx*. En ce qui concerne la détermination spécifique, la taille de ces molaires (ainsi que celle de la P/4 dans le cas de Me. 15) est nettement inférieure à celle de *P. spiegelii* (bien que la distance totale entre la canine et la M3/ ne diffère pas autant dans les deux cas qu'on aurait pu s'y attendre) ; au contraire leur attribution à *P. tupaiodon* est très probable, cette attribution se fondant, outre la taille générale (cf.

Dimensions), sur la longueur et l'étroitesse de P/3, la profondeur de l'ectoflexus de M1/-M2/.

I. — Denture (Pl. 6).

Sur les nouveaux échantillons où les dents sont conservées, les rangées supérieures et inférieures se trouvent en occlusion, de sorte que l'on ne dispose que de vues labiales. Lors de la précédente révision (1970), la situation était semblable pour le seul spécimen (7069) qui comportait des rangées complètes.

Un point particulier doit être abordé : la question du nombre d'incisives supérieures de *Palaeochiropteryx*. D'après l'ensemble du matériel considéré jusqu'à 1970, ce problème n'avait pu être éclairci de façon définitive. La rangée complète semblait comporter trois incisives, quoique aucun spécimen n'ait jamais permis d'observer ces trois éléments en place simultanément.

L'incisive interprétée comme I1/ de certains exemplaires possède une couronne de forme étalée, laminaire. Les incisives interprétées comme I2/ et I3/ comportent des couronnes semblables, courtes et pointues, pourvues d'un petit bourrelet postérieur culminant en une cuspule à l'aboutissement d'une crête issue du sommet principal.

Aucun des nouveaux spécimens ne montre en fait trois incisives supérieures, ni trois alvéoles simultanément observables. Sur plusieurs d'entre eux où les rangées supérieure et inférieure sont exposées en position d'occlusion (MeX. 10, 11, 13, m3), un diastème sépare la dernière incisive supérieure de la canine. Sur le seul exemplaire (MeX. 10) où le prémaxillaire est bien conservé jusqu'à son bord antéro-médial, le bord inférieur de cet os ne présente que deux faibles échancrures correspondant à deux alvéoles dentaires ; les deux incisives supérieures elles-mêmes sont partiellement visibles, leurs couronnes cachées par celles des trois incisives inférieures.

Le diastème précédant la canine supérieure apparaît en fait très largement généralisé dans l'ordre des chiroptères, où les canines développées en crocs présentent uniformément le même type d'occlusion par contact vertical des faces postérieures du croc inférieur et antérieure du croc supérieur. Dans la position de rapprochement extrême des deux rangées, tout l'apex de la canine inférieure se loge dans l'échancrure ménagée par la paroi maxillo-prémaxillaire entre la canine et la deuxième incisive, c'est-à-dire au niveau du diastème.

Par suite, la présence de tel diastème chez *Palaeochiropteryx* apparaît aussi normale que l'existence chez ce genre de canines relativement hautes et acérées. La situation semble tout à fait identique chez *Icaronycteris index* du Wasatchien du Wyoming (Jepsen 1970, fig. 8, p. 28).

L'existence présumée antérieurement de trois incisives supérieures chez *Palaeochiropteryx* n'est pas vraiment infirmée par le nouveau matériel, mais apparaît actuellement *moins vraisemblable*. Les observations précédentes ne laissent pas moins subsister certains problèmes : si la rangée ne compte en fait que deux incisives, peut-on expliquer par la manifestation d'une forte variabilité que la première ait tantôt la forme d'une

palette, tantôt celle d'une pointe ? Et faut-il imputer à une déformation *post-mortem* l'absence totale de diastème entre incisive et canine sur le spécimen Me. 32 (*Palaeochiropteryx spiegelii*) (Russell et Sigé, pl. 4, fig. 1) ?

L'éclaircissement entier de cette question reste encore soumis à la venue de nouveaux fossiles particulièrement bien préservés.

II. - Squelette.

Les informations apportées par la nouvelle collection sont un peu plus appréciables en ce qui concerne le squelette qu'en ce qui concerne les dents. Il s'agit dans l'ensemble d'une accumulation de détails, corrections, et précisions, qui contribuent à l'élaboration d'une assez bonne connaissance ostéologique de *Palaeochiropteryx*.

1/ Crâne (Pl. 6).

Les éléments antérieurement établis, concernant la morphologie crânienne, sont confirmés par l'observation de différents nouveaux spécimens, et plusieurs points peuvent être désormais précisés.

La conformation générale évoque celle de certains vespertilionidés récents, comme les *Myotis* de petite taille, mais se rapproche plus nettement encore de celle des natalidés (genre *Natalus*). Le crâne facial est relativement long et bas, de hauteur et largeur régulièrement décroissante vers l'avant. Le rostre n'apparaît cependant pas complètement surbaissé : sa hauteur reste notable par rapport à celle des dents de la rangée supérieure. Le crâne cérébral est sensiblement plus élevé, et a pratiquement la même longueur que le crâne facial lui-même (MeX. m2a). Sa forme est globuleuse (MeX. 15).

Les prémaxillaires, bien développés, ménagent une échancrure nasale nette, arrondie, assez large mais moins profonde que celle d'un *Myotis* actuel, plus semblable à celle de *Natalus* (MeX. m2a).

Des détails de la région orbitaire sont observables sur plusieurs des nouveaux spécimens. Le bord antérieur de l'orbite vient jusqu'à l'aplomb de la racine postérieure de P4/ (MeX. 10, 11). Le bord inférieur de l'orbite, sans relief marqué, de section simplement arrondie, est relativement élevé par rapport au bord inférieur du maxillaire. Le bord supéro-antérieur forme un relief crestiforme assez net, surplombant l'orbite, et terminé en arrière par un petit éperon (MeX. 10, 11, m2a). Il s'agit donc d'une petite crête sus-orbitaire, développée comme celle d'un *Myotis oxygnathus* actuel. Cette crête présente un développement comparable chez *Icaronycteris index* (Jepsen 1970, fig. 4, p. 21).

Le canal infra-orbitaire est très nettement plus long que celui des vespertilionidés, moins long que celui des natalidés. Il s'ouvre antérieurement à l'aplomb de P3/ par un orifice évasé, arrondi, relativement grand (MeX. 10, 13, m3). Chez *Natalus*, ce foramen a la même position relative ; mais le bord antérieur de l'orbite est beaucoup plus reculé chez ce dernier genre.

Le processus zygomatique du maxillaire apparaît relativement robuste à son origine (MeX. 10). L'arc zygomatique est complet, frêle mais assez élevé, parfois conservé à l'état de trace (MeX. 1, m1b, m2a), ou écrasé contre la paroi du crâne (MeX. 10, 11, m3).

Un spécimen (MeX. m2a), exposant le crâne en vue supérieure, révèle partiellement le relief du sommet du crâne facial. Celui-ci porte une dépression longitudinale médiane. Deux dépressions allongées, très légères, occupent une position intermédiaire entre les crêtes sus-orbitaires et la dépression médiane. Un relief comparable, quoique moins prononcé, est observable sur le toit du crâne facial de *Natalus*. La dépression longitudinale y correspond à la région de la suture inter-nasale, et les dépressions latérales aux régions des sutures entre les os nasaux et maxillaires.

Le même spécimen, ainsi que deux autres (MeX. 1, 5) montrent les restes d'une crête sagittale peu élevée, mais nette, et vraisemblablement continue, sur le toit du crâne cérébral. Une crête lambdaïde existait également, nette au moins sur les côtés du crâne, dans la région sus-otique (MeX. m2a).

Par suite de l'écrasement, la base du crâne reste en général très confuse et mal observable. La cochlée massive, sub-sphérique, comportant un limaçon bien développé, est partiellement conservée sur certains individus (MeX. 10, 13).

Le crâne d'*Icaronycteris index* est exposé en vue supérieure (Jepsen *l.c.*), mais son fort morcèlement dû à l'écrasement restreint l'observation et les comparaisons. La forme générale et les proportions paraissent semblables chez *Icaronycteris* et *Palaeochiropteryx*. Le toit du crâne facial du spécimen PU 18150 comporte, comme celui du genre européen, une dépression médiane allongée. Les vestiges d'une crête sagittale fine, peu élevée, semblable à celle de *Palaeochiropteryx*, peuvent être discernés sur le toit du crâne cérébral d'*Icaronycteris*.

2/ Mandibule (Pl. 6).

Les observations antérieures, relatives à l'os dentaire, sont corroborées par plusieurs des nouveaux spécimens, où cet élément se trouve plus ou moins complètement exposé en vue latérale, labiale ou linguale (MeX. 10, 11, 13, 14, m1b, m3, m7). La longueur relative du processus angulaire confère à ce dernier une forme plus rectangulaire que sub-carrée (MeX. 10, 14, m3), tout au moins chez *P. tupaiodon*.

Le dentaire du genre *Icaronycteris* ressemble à celui de *Palaeochiropteryx* par les proportions d'ensemble, la profondeur de la fosse massétérique, la hauteur du processus coronoïde. Il en diffère par quelques caractères qui lui donnent une allure plus primitive, s'apparentant davantage à celle d'un Lipotyphla archaïque, comme *Saturninia*. Ces caractères sont les suivants :

- l'aspect plus gracile de la branche horizontale ;
- la courbure plus progressive, moins anguleuse du bord inférieur de l'os au niveau de la branche montante ;
- le moindre redressement vers la verticale de la crête antérieure du processus coronoïde, et son arrondi supérieur plus développé ;
- la forme effilée et crochue du processus angulaire.

3/ Colonne vertébrale (Pl. 3).

La nouvelle documentation étudiée fournit à ce niveau peu d'indications réellement nettes. L'écrasement, les fracturations et déplacements relatifs d'éléments subis par les squelettes d'une part, l'ennoyage plus ou moins prononcé des structures dans la gangue bitumineuse d'autre part, rendent ces régions vertébrales généralement mal distinctes.

Dans la région cervicale, les vertèbres sont très larges et courtes (MeX. 5, 13, m1a). Leur largeur diminue vers la base du cou. Le spécimen MeX. 5 semble comporter le nombre classique de sept cervicales. Dans la région thoracique et lombaire, les vertèbres sont plus étroites et légèrement plus hautes. En vue ventrale, le corps vertébral montre une forme grossièrement cylindrique (MeX. m1b).

Aucun nouveau spécimen de *Palaeochiropteryx* n'expose la région sacrée aussi nettement — ce qui est beaucoup dire — que la pièce 4049-Me17, étudiée et figurée dans les travaux antérieurs. Sur MeX. 5 et m2a, la région sacrée est cependant partiellement visible en vue dorsale. Les différents éléments vertébraux de cette zone sont courts, très étroits, à l'exception de la vertèbre qui se trouve au niveau des ischions, plus longue et de forme plus étalée. Celle-ci est bien distincte de celle qui précède. Cette dernière, à son tour, montre (MeX. m2a) des structures articulaires crâiales développées (prézygapophysies) : sa mobilité relative n'est pas douteuse. Par contre, les apophysies articulaires liant entre elles les trois vertèbres précédentes sont peu développées, et étroitement accolées aux vertèbres elles-mêmes. Une certaine coalescence de ces trois éléments serait ainsi suggérée par cette pièce, et permettrait de mieux comprendre l'extension longitudinale des pleurapophysies sacrées sur lesquelles se soudait latéralement la longue lame iliaque. Une observation distincte et fiable des limites de ces pleurapophysies reste cependant impossible.

Ce nouveau matériel est insuffisant pour infirmer formellement l'observation originale de Revilliod (1917) d'un sacrum monovertébral chez *Palaeochiropteryx*. Un certain doute peut cependant être porté sur ce point dès à présent.

Chez beaucoup de chiroptères actuels, dans des familles très différentes, les limites intervertébrales du sacrum restent repérables en vue dorsale, et ce parfois très nettement (cas de *Pipistrellus*). La coalescence aurait pu être relativement peu prononcée chez *Palaeochiropteryx*. D'autre part, les limites intervertébrales discernées sur le spécimen 4049-Me 17, seul élément supportant l'observation de Revilliod, auraient pu se trouver exagérées au cours de l'évolution *post-mortem* du spécimen.

Une variation importante existe au sein des chiroptères actuels en ce qui concerne l'extension de la fusion d'éléments vertébraux au niveau du sacrum. Une situation répandue (*Myotis*, *Pipistrellus*, *Natalus*, *Hipposideros*, etc.) correspond à la soudure d'au moins quatre vertèbres morphologiquement semblables, d'épaisseur décroissante de la première à la dernière. Tous ces éléments sont pourvus de pleurapophysies laminaires développées, mais la soudure de la lame iliaque se fait essentiellement avec les pleurapophysies des première et deuxième sacrées ; parfois celles de la troisième participent

également, et partiellement, à cette soudure. Le sacrum d'*Icaronycteris* (o.c., fig. 15) s'apparente nettement à ce type, et compte quatre vertèbres de morphologie similaire, dont il semble que seules les deux premières soient réellement soudées aux ilions (la première caudale *sensu* Jepsen est ici considérée comme la quatrième sacrée).

Pour ce qui est de *Palaeochiropteryx*, il ne s'écarte sans doute pas des autres chiroptères par son sacrum aussi radicalement que cela a pu être admis à la suite de Revilliod, jusqu'à Van Valen 1979. Peut-être convient-il mieux d'envisager que la région sacrée chez ce genre comporte trois vertèbres dont la coalescence est très faiblement réalisée, mais dont les deux premières sont soudées aux ilions par leurs pleurapophyses. Aussi bien sur le spécimen classique 4049-Me 17 que sur le nouveau MeX. m2a, les seules articulations intervertébrales manifestement fonctionnelles sont celle séparant la dernière lombaire de la première sacrée, et celle séparant la troisième sacrée de la suivante. La présence d'apophyses articulaires crânielles (prézygapophyses) différenciées entre les trois vertèbres sacrées chez *Palaeochiropteryx* se retrouve, dans une moindre mesure, chez *Icaronycteris*, ou à l'état vestigial chez certains genres actuels (*Pipistrellus*), et ne peut soutenir à elle seule la notion d'articulations fonctionnelles entre ces vertèbres. Cette dernière notion vient, du reste, en contradiction avec l'existence de pleurapophyses des première et deuxième sacrées apparemment fusionnées et soudées ensemble aux ilions (cf. Russell et Sigé o.c., fig. 9).

La première vertèbre caudale coccygienne de *Palaeochiropteryx*, homologue de la quatrième sacrée d'*Icaronycteris*, diffère de celle-ci par l'absence ou le très faible développement des pleurapophyses.

La suivante, de forme très étalée chez *Palaeochiropteryx*, l'est seulement faiblement chez *Icaronycteris*, et l'est généralement mais variablement, chez la plupart des microchiroptères récents. A la deuxième coccygienne font suite les vertèbres caudales typiques, grêles et longues, devenant plus fines et plus courtes vers l'extrémité. Compte tenu des deux coccygiennes, la première caudale typique est en fait la troisième caudale. Le nombre total de vertèbres caudales apparaît dès lors variable, d'après le nouveau matériel, entre huit (MeX. m1, m2), neuf (MeX. 11, 14, m9), et dix (MeX. 1). Il est du même ordre chez beaucoup de chiroptères récents, notamment *Natalus*. Il est par contre un peu plus élevé chez *Icaronycteris*, où il compte dix éléments post-coccygiens, c'est-à-dire douze vertèbres au total (treize *sensu* Jepsen).

4/ Thorax, abdomen (Pl. 5).

La région thoracique est très rarement conservée avec netteté. Dans les meilleurs cas, l'écrasement subi par les squelettes met en superposition les parties dorsale et ventrale des côtes, les éléments du sternum et ceux des ceintures scapulaires.

Quelques-uns des nouveaux documents (MeX. 5, 13, m2a, m3) montrent toutefois la forme générale du thorax, très semblable à celle que l'on peut observer chez les microchiroptères actuels : celle d'un cône peu élevé, à base large, évoquant celle d'un chapeau chinois.

Quelques détails peuvent être ajoutés à ceux qui ont été rapportés antérieurement (o.c., p. 103). D'après la pièce MeX. 5, le nombre total de paires de côtes paraît être onze (ou douze) : les côtes des deux premières et la dernière paires sont très courtes. Le présternum porte une légère crête sagittale médiane (MeX. m1b, m2a) moins développée que celle d'un *Natalus* actuel, et ressemblant plutôt à celle observable chez un *Pipistrellus*. Chez *Icaronycteris*, le thorax comporte douze paires de côtes, et le présternum présente une crête sagittale médiane de même importance que celle de *Palaeochiropteryx*.

Habituellement, sur les empreintes de squelettes qu'il est donné d'observer, la région abdominale est restreinte aux restes éventuels du bassin (cf. ceinture pelvienne). Un document nouveau de Messel fournit toutefois une information particulière. La pièce appartient à une collection différente de celle qui est principalement étudiée dans le présent mémoire. Seuls des clichés photographiques nous ont été communiqués.

De chaque côté de la colonne vertébrale lombaire, au-dessous du thorax, le spécimen montre deux amas arrondis, bien séparés l'un de l'autre, débordant nettement la largeur normale du corps, représentée par la base du thorax. Ces amas sont constitués de très nombreux petits éléments osseux disparates, dont aucun ne présente une forme caractéristique. Ces amas peuvent s'interpréter comme les restes de deux individus juvéniles associés à ceux du squelette de la mère. D'après leur taille relativement importante, et d'après leur position très séparée, il paraît vraisemblable qu'il ne s'agit pas d'embryons, mais de très jeunes *Palaeochiropteryx* qui se trouvaient accrochés au pelage de la mère au moment de la mort accidentelle de celle-ci. L'ossification très incomplète de ces juvéniles peut expliquer l'état très dissocié de leur squelette, et la difficulté d'en reconnaître les éléments. Les vestiges d'un thorax sont cependant nettement distincts. (Pl. 5, fig. 2)

Ce spécimen intéressant permet de présumer :

- que *Palaeochiropteryx* donnait naissance à deux petits, comme cela s'observe chez les vespertilionidés actuels (la majorité des chiroptères actuels n'ayant cependant qu'un seul petit par portée) ;
- que les jeunes restaient accrochés au corps de la mère pendant la durée de leur élevage, comme chez la grande majorité des chiroptères actuels (cf. Brosset 1966).

5/ Ceinture scapulaire (Pl. 2).

Clavicule.

Plusieurs des nouveaux spécimens permettent de vérifier les observations antérieures relatives à la clavicule. Compte tenu de la taille générale, cet élément est nettement robuste chez *Palaeochiropteryx*. Une courbure relativement peu accentuée — par comparaison avec les actuels — concave vers le dehors, affecte l'ensemble du corps diaphysaire. Elle est toutefois plus prononcée au niveau du tiers distal. Sur la face inférieure (MeX. 13, m1b, m2b, m3), la gouttière longitudinale d'insertion du muscle sous-clavier

apparaît toujours large, nette, n'allant pas tout à fait à l'extrémité distale. La face supérieure ne porte pas de gouttière (MeX. 5, m1a). Les extrémités proximale et distale sont semblables à ce que l'on observe en général chez les actuels (cf. Strickler 1978) : un bref épaissement, à face antérieure articulaire plate, forme l'extrémité proximale (MeX. m1b) ; l'extrémité distale fait une sorte de palette aplatie à bord arrondi (MeX. m1a).

Bien que la plupart des spécimens présentent à ce niveau des dissociations et déformations liées à l'écrasement *post mortem*, il semble que la clavicule se reliait à la scapula d'une façon comparable à ce qui est observé chez les vespertilionidés et natalidés actuels (Strickler *o.c.*) : l'extrémité distale de la clavicule se trouvait vraisemblablement pincée entre l'extrémité de l'acromion et le bord supérieur dorsal de la base du processus coracoïde (MeX. 5, m8).

Même en admettant que les processus de fossilisation aient pu s'accompagner de déplacements à ce niveau, l'attache de la clavicule semble avoir été quelque peu différente chez *Icaronycteris* (*o.c.*, fig. 18), où l'extrémité de cet élément se superpose à celle de l'acromion, et se trouve en même temps éloignée du processus coracoïde. Bien que Strickler (*o.c.*, p. 68) ne voie pas à ce niveau d'incidence fonctionnelle majeure, la condition d'*Icaronycteris* ressemblerait plutôt à celle présentée chez les actuels par le mégachiroptère *Pteropus* (*o.c.*, fig. 11, 12), et s'écarterait des modes d'articulation généralement observés chez les microchiroptères.

Scapula.

L'empreinte plus ou moins complète et certains détails de la scapula peuvent être observés sur quelques spécimens. Quand le contour de l'os peut être suivi avec une sûreté suffisante (MeX. 5, 13, m2 a-b, m3, m8), la forme générale apparaît ramassée : relativement large et peu longue. La région supra-épineuse est étendue, arrondie, le distum large et également arrondi. L'appréciation portée antérieurement (Russell et Sigé *o.c.*, p. 104) se voit donc ici sensiblement révisée.

En vue dorsale (MeX. 5, m8) l'épine rejoint le bord spinal environ à mi-longueur de celui-ci. Elle se prolonge par un acromion de forme laminaire relativement large. Une deuxième crête, subparallèle à l'épine, rejoignant le bord inférieur de la région glénoïde, partage obliquement la région sous-épineuse en deux sous-fosses d'égale importance, et de relief concave assez nettement marqué. La cavité glénoïde a un bord dorsal et inférieur développé, prolongeant nettement la surface articulaire dans ces deux directions, et très saillant en dehors (MeX. 5, m2a).

Un spécimen (MeX. 13) exposant la scapula en vue ventrale montre des deux côtés une expansion laminaire assez longue, courbe — l'apophyse coracoïde — artificiellement plaquée contre le bord ventral de la région glénoïde.

La morphologie de cette scapula évoque, plus que d'autres, celle de certains vespertilionidés, natalidés, et thyroptéridés actuels (cf. Strickler *o.c.*). Elle diffère assez sensiblement de celle d'*Icaronycteris index* (Jepsen 1970, fig. 10, 11, p. 33, 35) par ses moindres longueur et étroitesse relatives, par le développement moins accentué et le

contour moins anguleux du bord supérieur de la fosse supra-glénoïde, et par la subdivision de la fosse sous-épineuse par une crête parallèle à l'épine, crête inexistante chez *Icaronycteris*.

6/ Humérus.

Les observations antérieures sont largement corroborées par celles que permettent les nouveaux documents. Quand il est suffisamment conservé, l'humérus se présente toujours comme un élément très robuste.

La diaphyse, de section cylindrique (MeX. m2 a-b) s'amincit très faiblement en direction distale. Son profil apparaît généralement rectiligne ou, plus rarement (MeX. m1, m8), à très faible courbure d'ensemble concave en dehors.

L'épiphyse proximale est partiellement visible sur quelques spécimens. La tête, relativement importante, forme une partie de sphère légèrement aplatie, ou plus exactement de corps ovoïde à grand axe transversal (MeX. m1a, m8). Plusieurs spécimens (MeX. 11, m1a, m2a, m8) confirment la notion de faible hauteur et de très faible extension latérale du trochiter, et la constance de sa fossette postéro-interne. La crête deltoïde est courte. Un spécimen (MeX. m3) la montre écrasée, plaquée en avant sur le corps diaphysaire : la face antérieure de la crête, comme chez beaucoup de chiroptères, ménageait vraisemblablement une gouttière pour le tendon du biceps.

Les nouveaux documents n'exposent pas l'épiphyse distale sur sa face externe, la plus intéressante. Cependant, la notion du développement notablement excentrique de cette épiphyse sur l'axe diaphysaire se trouve soutenue par quelques exemplaires donnant une vue postéro-interne de cette région (MeX. 11, m1a, m8). La face postérieure de l'épicondyle porte une fossette nette, plus ou moins échancrée dans sa région supérieure (MeX. 1, m1a). La surface articulaire de la trochlée se prolonge sur la face interne de la palette (MeX. m1a, m2a) en s'y évasant largement et en restant en relief. Cette condition rappelle étroitement celle présentée par d'autres chiroptères, par exemple le genre *Stehlinia* (cf. Sigé 1974, fig. 5a, p. 264). D'autres spécimens exposent la face antérieure de l'épiphyse distale (MeX. 14). L'épitrochlée est peu épaisse et porte une petite apophyse styloïde ne dépassant pas vers le bas le reste de l'épiphyse (MeX. 11, 14).

7/ Avant-bras.

Radius.

Sur la majorité des spécimens de Messel, les membres antérieurs se trouvent en position de flexion plus ou moins accentuée. Les radius sont visibles sur la plupart des nouveaux documents, mais ne permettent pas beaucoup d'observations morphologiques détaillées.

D'une façon générale, la courbure diaphysaire s'effectue au niveau du premier tiers proximal. Si aucune déformation *post-mortem* n'intervient pour l'atténuer ou l'accroître, cette courbure fait un angle d'environ 165° (MeX. 1, 14, m1 a-b, m2 a-b, m3).

Pour sa partie correspondant aux 2/3 distaux, la diaphyse est pratiquement rectiligne. Elle porte des crêtes longitudinales légères, notamment une crête postérieure ou postéro-supérieure (pour la position d'extension) pouvant être continue d'une région sous-épiphysaire à l'autre, mais plus marquée dans la région distale (MeX. 1, 5, m2a), et une crête antérieure ou antéro-supérieure également plus sensible dans la région distale (MeX. 13, 14, m1b). Un élément constant, formant une nette saillie, se trouve être la courte crête courbe, antérieure, issue du bord du plateau proximal, précédemment signalée et figurée (o.c. p. 107, fig. 12a) (MeX. 14, m1b, m2b, m3).

Sur aucun des spécimens l'épiphyse proximale n'est observable avec netteté. L'épiphyse distale a une face supérieure (pour la position d'extension) quelque peu élargie, faiblement bombée, portant sur son bord distal les petites crénelures séparant les gouttières pour les tendons des muscles extenseurs des doigts (MeX. m2a). La face sous-épiphysaire postérieure porte une courte crête, haute et acérée, correspondant vraisemblablement au processus ulnaire présent à ce niveau chez les chiroptères (MeX. m6).

Cubitus.

Cet élément est visible, en connexion avec les autres éléments du coude fléchi, sur plusieurs exemplaires. L'épiphyse se trouve alors plaquée contre le bord inférieur et l'épiphyse du radius. Sa face articulaire n'est pas exposée, sauf par le bord antérieur de sa facette haute, dont se reconnaît nettement le bec distal (MeX. 14), ou par le rebord postérieur de sa facette basse (MeX. m1a).

La fine baguette diaphysaire de l'ulna, plus ou moins nettement séparée de la diaphyse du radius, est distincte sur plusieurs spécimens (MeX. 1, 5, 10, 11, 14, m1a, m2a, m3, m6, m8). Son point de réunion au corps du radius, à mi-longueur de celui-ci ou légèrement au-delà, est bien exposé sur trois individus (MeX. 11, m6, m8).

8/ Carpe (Pl. 2, fig. 4 ; Pl. 4, fig. 2-3).

Bien que les régions carpiennes soient conservées sur la plupart des exemplaires, trois spécimens seulement montrent à ce niveau des structures suffisamment distinctes (MeX. 1, m1 a-b, m6).

La rangée proximale comporte ses deux éléments classiques. Le carpien proximal radial (lunaire des auteurs), le plus volumineux, se situe du côté antérieur, en contact avec semble-t-il tous les autres éléments du poignet (MeX. 1, m1b, g.). La présence du proximal ulnaire (cunéiforme) n'avait pu être contrôlée jusqu'ici chez *Palaeochiropteryx*. D'après deux spécimens (MeX. 1, m6), la forme générale, les proportions, la position de cet élément, sur le bord postérieur du carpe, en contact avec le radius, l'unciforme, le proximal radial, et l'épiphyse du métacarpien 5, apparaissent semblables à ce que l'on connaît chez d'autres chiroptères fossiles ou récents (cf. Vaughan 1970, Sigé 1971).

D'autre part, la rangée des carpiens distaux peut être désormais considérée comme complète chez *Palaeochiropteryx* (MeX. m1a, m6).

Du côté postérieur, l'unciforme est reconnaissable, en vue dorsale du carpe, par son aspect bilobé et sa relation anatomique avec les carpiens proximaux d'une part et d'autre part les épiphyses des métacarpiens 3, 4 et 5. Dans l'échancrure distale de l'unciforme, nettement marquée, s'engage l'extrémité du métacarpien 4 (MeX. m6). Par son importance relative, cette pénétration rappelle ce qui peut être observé chez certains rhinolophoïdés fossiles et récents. Elle est moindre ou même nulle dans d'autres groupes, comme les vespertilionidés ou molossidés (Vaughan 1959, 1970 ; Sigé o.c.).

Le bord dorsal du magnum est visible sur les trois spécimens considérés. Pour une position de flexion sans déformations excessives, cet élément se montre peu développé sur la face dorsale du carpe, par comparaison avec ce qui peut être observé chez la plupart des chiroptères modernes. Sa forme générale paraît être lamellaire, son orientation transversale. Il est contigu, vers l'arrière à l'unciforme, vers l'avant au trapézoïde. Un seul spécimen, peut-être par l'effet d'une déformation, expose le magnum en connexion avec le lunaire (MeX. 1). Du côté distal, le magnum s'intercale quelque peu entre les épiphyses des métacarpiens 2 et 3 (MeX. m1a, m6).

Le trapézoïde, distinct sur deux spécimens (MeX. m1a, m6), apparaît comme un élément assez arrondi, tout au moins dorsalement. Il semble ici relativement plus volumineux que chez les chiroptères récents. Son bord distal et l'épiphyse du métacarpien 2 se placent pratiquement bout à bout, pour la position de flexion des doigts. On n'observe pas, à la différence des rhinolophoïdés et pour la même position, la forte pénétration de ce métacarpien, par une longue apophyse lamellaire, entre le trapézoïde et le magnum.

Sur le bord antérieur du carpe, l'os trapèze est présent mais peu distinct sur deux poignets en vue dorsale (MeX. m1 a-g., m6). L'un de ceux-ci se trouve par ailleurs exposé en vue antérieure (MeX. m1b), où le trapèze est mieux observable. Cet élément apparaît ici bilobé, bombé à sa partie supérieure, échancré distalement au niveau de l'articulation avec le métacarpien 1, ainsi que proximale au contact du lunaire. Cette morphologie du trapèze correspond d'une façon générale à celle que présente le poignet d'*Icaronycteris index* (Jepsen 1971, fig. 11, p. 35).

Sur le même spécimen MeX. m1b, la vue antérieure du poignet permet de distinguer un autre élément, en position plus basse que le lunaire et le trapèze, et se trouvant par conséquent au niveau du creux palmaire du carpe, plaqué contre les faces antérieures des épiphyses des métacarpiens 3 et 4. Il s'agit très clairement de l'os pisiforme, dont la présence n'était pas vérifiée chez *Palaeochiropteryx*. Cet élément semble ici relativement massif, alors qu'il est généralement étroit et allongé, ou même très allongé, chez les chiroptères modernes.

D'une façon générale, et pour la position de flexion des doigts, l'interpénétration des éléments du basipode et du métapode apparaît moins avancée chez *Palaeochiropteryx* que chez certains chiroptères modernes, notamment les rhinolophoïdés. D'autres groupes récents, comme les natalidés, présentent à cet égard une situation peu différente de celle du genre de Messel.

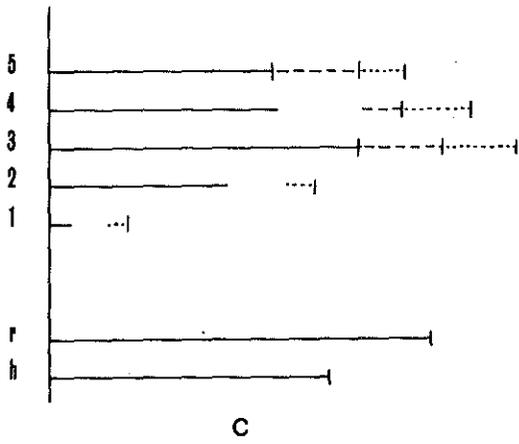
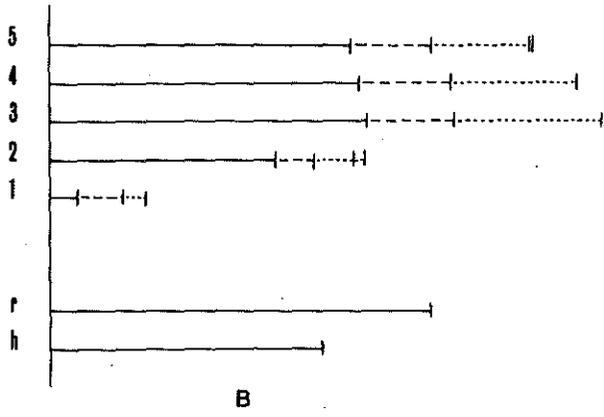
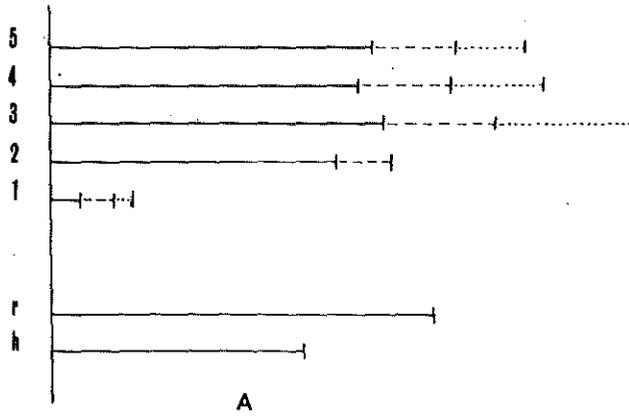
9/ Doigts.

Les doigts du membre antérieur sont conservés sur plusieurs des nouveaux spécimens. La morphologie des épiphyses des métacarpiens et phalanges n'est généralement pas accessible à l'observation. Par contre, les différents segments des doigts ont leurs limites assez fréquemment distinctes, permettant une relative appréciation des dimensions et proportions de ces segments. Les dimensions réelles sont cependant altérées par le fait des déformations *post-mortem*, cassures, torsions, recouvrement éventuels. De plus, les limites de certains éléments (notamment les limites proximales des métacarpiens) doivent être déterminées par estimation. En définitive, une approximation plus ou moins grande affecte la plupart des mesures, se traduisant par de nets écarts entre les longueurs des segments homologues droits et gauches des mêmes individus. On peut choisir dans ce dernier cas de retenir le côté où les limites des éléments sont les plus nettes. Il est finalement utile de dégager des valeurs moyennes du plus grand nombre possible des mesures. C'est un des aspects intéressants de la nouvelle documentation (cf. Tableau 6).

Celle-ci vient d'une façon générale confirmer et préciser les connaissances acquises antérieurement, concernant les proportions des différents doigts et par suite le plan de l'aile de *Palaeochiropteryx* (*o.c.*, p. 111-113, fig. 27, p. 148). Cinq nouveaux individus permettent de calculer l'indice de largeur. D'après ces seuls spécimens, cet indice a pour valeurs extrêmes 27.7 et 43.8 et pour moyenne 33.9. Si l'on tient également compte des quatre valeurs antérieurement calculées, la moyenne devient 32.8, pour des extrêmes de 25 et 46.2.

La formule phalangienne est bien 2-1-2-2-2. Cependant, une certaine variation se manifeste à ce niveau, comme chez de nombreux chiroptères actuels. Le deuxième doigt peut comporter une courte deuxième phalange filamenteuse (MeX. 11, g., m1b, g.) et le troisième doigt une troisième phalange filamenteuse (MeX. 11, g.). De toutes façons, la formule phalangienne de *Palaeochiropteryx* est réduite par comparaison à celle d'*Icaronycteris* (2-3-3-3-3) ou même celle de certains actuels (molossidés par exemple) qui conservent une troisième phalange cartilagineuse, parfois partiellement ossifiée, aux doigts 3, 4 et 5.

Par son indice de largeur relativement bas, l'aile de *Palaeochiropteryx* s'apparente à un type court et large, pouvant être considéré comme primitif. L'indice d'*Icaronycteris* est un peu plus faible (20) ; des indices plus faibles encore sont rencontrés chez certains chiroptères de la nature actuelle (cf. Reveillod 1916). Indépendamment de la formule phalangienne et de la légère différence d'indice, les schémas des ailes d'*Icaronycteris* et *Palaeochiropteryx* se ressemblent étroitement, et diffèrent par contre du schéma plus primitif du genre *Archaeonycteris*, dont les doigts sont nettement plus courts relativement au radius (fig. 1).



10/ Bassin (Pl. 3).

Aucun des nouveaux spécimens étudiés ne montre cette région de façon vraiment satisfaisante. Un seul exemplaire (MeX. 5) présente une vue dorsale permettant une appréciation de la longueur totale du bassin. Par déformation *post-mortem*, le coxal droit, le mieux conservé, a été incliné du côté dorsal. L'acétabulum, relativement grand, de contour circulaire, s'ouvre au niveau des vertèbres présumées maintenant 2ème et 3ème sacrées (cf. Sacrum p. 98), ce qui correspond approximativement à ce qui avait pu être observé antérieurement. L'ilion laminaire se développe en s'élargissant jusqu'au niveau de la vertèbre présumée dernière lombaire. L'ischion apparaît court, élargi à son extrémité dorsale postérieure, qui se situe au niveau de la mi-longueur de la caudale 2ème coccygienne. D'après ce spécimen et un autre (MeX. m2a), il semble que l'acétabulum de *Palaeochiropteryx* s'ouvrait très normalement vers l'extérieur, plutôt que ventralement comme il avait pu être envisagé (*o.c.*, p. 114).

En dépit de la première apparence, le bassin de *Palaeochiropteryx* diffère peu par ses proportions de celui d'*Icaronycteris*. Chez ce dernier (cf. Jepsen 1970, fig. 15, p. 43), la lame iliaque apparaît relativement plus longue et fine. Elle se juxtapose et fusionne faiblement par sa face interne non seulement au bord externe supérieur du sacrum (formé de quatre éléments vertébraux), mais en outre à la 7ème vertèbre lombaire, qui d'une part comporte des pleurapophyses développées, et d'autre part semble conserver une relation articulaire avec le sacrum. Par référence à l'extension longitudinale du sacrum, la position relative de l'acétabulum apparaît quelque peu différente chez les deux genres, un peu en arrière du sacrum chez le genre européen, et au niveau postérieur du sacrum chez le genre nord-américain. L'ischion présente un développement comparable, son élargissement postérieur semblant à peine plus accentué chez *Icaronycteris*. Aucune vue ventrale satisfaisante du bassin de *Palaeochiropteryx* n'étant accessible jusqu'ici, la région pelvienne et le détail de l'acétabulum ne peuvent être comparés aux structures observables chez le genre nord-américain (*o.c.*, fig. 16).

11/ Fémur.

Visible sur la plupart des exemplaires, cet élément ne permet pas cependant d'observations détaillées, notamment au niveau des épiphyses. Les caractères les plus apparents du fémur tiennent à la grande robustesse et à la relative rectitude de sa diaphyse,

Fig. 1. — Longueurs relatives des éléments du membre antérieur chez *Palaeochiropteryx tupaïodon* (A), *Icaronycteris index* (B), et *Archaeonycteris* de Messel (C), la longueur du radius étant ramenée à une valeur arbitraire (50 mm). (h : humérus ; r : radius ; 1, 2, etc. : 1er doigt, 2ème doigt, etc. ; trait plein : métacarpien ; tireté : 1ère phalange ; pointillés : 2ème et 3ème phalanges). A : valeurs moyennes cf. Tableau 6 ; B : valeurs d'après Jepsen 1970 ; C : valeurs d'après Russell et Sigé 1970.

dont le diamètre reste à peu près constant d'une épiphyse à l'autre. Sur un seul spécimen (MeX. m2 a-b), cette diaphyse de section cylindrique présente une courbure d'ensemble très légère, convexe vers le haut. Chez *Palaeochiropteryx* la tête sphérique de l'épiphyse proximale fait faiblement saillie sur l'axe diaphysaire, et sur certains spécimens (MeX. 5) semble se placer dans le prolongement même de la diaphyse. Chez *Icaronycteris*, la saillie de la tête par rapport à la diaphyse apparaît plus importante, traduisant éventuellement une plus grande mobilité relative du membre postérieur. Un spécimen (MeX. m1b, g.) montre partiellement la face inférieure de l'épiphyse distale, notamment le condyle antérieur (interne), épais, arrondi, semblant peu séparé de l'autre condyle.

12/ Tibia, péroné.

Les os de la jambe sont visibles sur la plupart des documents étudiés, donnant confirmation des notions acquises, mais n'exposant pas davantage les structures précises des épiphyses.

Le tibia est plus long que le fémur. Sa diaphyse, de section sub-cylindrique, est dans sa région proximale presque aussi robuste que celle du fémur, et va s'amincissant faiblement et régulièrement vers l'extrémité distale. Elle fait une courbure d'ensemble légère, convexe en dehors. Les bords antérieur et postérieur du plateau tibial font assez nettement saillie sur la diaphyse (MeX. 1, m1b, g.). L'épiphyse distale se présente sous la forme générale d'un petit et court renflement à l'extrémité de l'os (MeX. m2a).

Le tibia d'*Icaronycteris* est légèrement plus court que le fémur ; sa diaphyse présente bien une courbure d'ensemble convexe en dehors, mais ne s'amincit presque pas en direction distale ; sa section dans la région proximale et distale se montre plutôt prismatique que cylindrique ; l'épiphyse proximale est peu développée, ses bords apparaissent peu saillants ; l'épiphyse distale est par contre relativement plus large et importante que celle de *Palaeochiropteryx*.

Exposé entièrement (MeX. 1) ou plus ou moins partiellement sur plusieurs des nouveaux spécimens, le péroné de *Palaeochiropteryx* est complet, réduit à l'état d'une baguette grêle, très fine dans la région proximale, plus épaisse à l'autre extrémité où sa section peut atteindre la moitié de celle du tibia (MeX. 5, g.). Une variation se manifeste dans l'épaisseur de cet élément.

Le péroné d'*Icaronycteris* est gracile relativement au tibia, mais nettement plus développé que celui de *Palaeochiropteryx*. Sa diaphyse s'épaissit progressivement en direction distale. Son épiphyse distale est développée, et prend dans l'articulation avec le tarse une part consistante (cf. Jepsen 1970, fig. 15), plus importante que celle prise au même niveau chez *Palaeochiropteryx*.

13/ Pied.

Aucun des spécimens étudiés ne montre le tarse avec netteté ; cette région apparaît tout au plus comme un petit amas indistinct. L'éperon calcanéen, bien visible sur plu-

sieurs individus, est une structure constante et vraisemblablement ossifiée, fine, allongée, atteignant entre le quart et le tiers de la longueur du tibia.

Les doigts sont fréquemment et assez nettement conservés. La formule phalangienne est bien 2-3-3-3-3 ; aucun détail réellement consistant ne peut être ajouté aux observations précédentes. *Icaronycteris* présente la même formule phalangienne que *Palaeochiropteryx*, et des proportions des doigts très comparables. La plus nette différence tient à l'absence d'éperon calcanéen chez le genre nord-américain.

DIMENSIONS (TABLEAUX 1 A 6).

Pas davantage que le matériel ancien, la nouvelle collection des chiroptères de Messel n'autorise des mensurations exactes. Pour ce qui est des rangées dentaires, elles sont le plus souvent exposées en vue latérale, éléments supérieurs et inférieurs en occlusion. Les limites de ces éléments ne sont alors déterminables qu'avec approximation. Quant aux différentes parties du squelette, elles ont généralement subi des déformations, torsions, fracturations, et les limites de leurs extrémités ne sont pas toujours nettement repérables, requérant également une approximation.

Ces conditions restreignent la valeur et les possibilités d'utilisation des mesures. Par compensation, il devient nécessaire de recueillir et cumuler autant de données que les spécimens le permettent.

D'après l'ensemble des mesures, la nouvelle collection étudiée s'intègre sans difficultés au groupe des plus petits chiroptères de Messel, c'est-à-dire l'espèce *P. tupaiodon*. D'autre part, cette collection permet d'enrichir sensiblement le nombre de mensurations disponibles. En ce qui concerne en particulier les segments des membres antérieurs et postérieurs, le cumul des données anciennes et nouvelles conduit à définir des intervalles de variation et des valeurs moyennes d'une fiabilité plus satisfaisante.

Genre *CECILIONYCTERIS* HELLER, 1935

(Planches 7-8)

Espèce-type et unique espèce décrite : *Cecilionycteris prisca* HELLER, 1935, des schistes bitumineux d'âge éocène supérieur du Geiseltal, R.D.A.

Matériel utilisé :

2884, fragment de P4/, M2/ brisée, M3/, gauches.

3015, I/3 ?, P/2-M/3 gauches.

3940, I1/-M1/, M2/ brisée, gauches ; I1/-P4/, M1/ et fragment de M2/, droites.

3965, I1/-C, P3/-M1/, fragments de M2/ et M3/, droites ; C, fragments de P3/-M3/, gauches ; I/3-M/3 droites.

OBSERVATIONS

I. — Denture supérieure (Pl. 7).

Les incisives supérieures sont bien conservées sur les échantillons 3940 et 3965. Dans les deux cas, il n'y en a que deux, avec apparemment, un faible espace entre la seconde et la canine. Cet espace est en fait variable suivant les spécimens en raison des plus ou moins grandes déformations subies. Un diastème important ne semble pas avoir été présent. Cette situation rappelle donc celle observée sur le spécimen Me32 de Messel (*Palaeochiropteryx spiegelii*).

Les canines de ces deux échantillons diffèrent considérablement : tandis que celle de 3940 est grande (même plus large et plus longue que celle de *P. spiegelii*), celle de 3965 approche de près la taille de la canine de *P. tupaiodon* ; cette variation de taille à l'intérieur de *Cecilionycteris prisca sensu* Heller est surprenante.

La P2/ de 3940 (cette dent n'est pas conservée sur 3965) est de dimensions et de forme très semblables à celle de *P. spiegelii*, alors que la P2/ de *P. tupaiodon* est plus petite et plus pointue.

La P3/ de 3940 présente un contour horizontal presque circulaire, et son tubercule central reste bas. Chez 3965 cette dent est plus effilée postérieurement, et sa cuspide est plus élevée. Parmi les espèces de *Palaeochiropteryx*, c'est aussi à celle de *P. spiegelii* que ressemble la P3/ de 3940, bien que la première présente, en vue occlusale, un contour plus triangulaire. Il ne reste qu'un fragment de la P3/ de *P. tupaiodon* ; une comparaison valable ne peut donc être faite ; on constate, cependant, que cette dent avait un bourrelet postéro-lingual plus large et plus excavé que celui de 3965, mais que la taille a dû être assez comparable dans les deux cas.

La P4/ de 3940 a une forme assez particulière ; en vue occlusale la dent présente un contour en U, avec deux bras peu évasés et de longueur presque égale, le lobe métastylaire n'étant pas individualisé. Sur la P4/ de 3965 on retrouve un profil beaucoup plus habituel, avec le côté antérieur considérablement plus court que le côté postérieur, et une tendance au pincement du lobe protoconal. D'après ce qui reste de la P4/ de 2884, c'est-à-dire le lobe protoconal, cette dent aurait été de taille proche de (ou plus petite que) celle de 3965, et ce lobe y serait encore plus pincé. Il y avait aussi un pincement du lobe protoconal sur la P4/ de *P. spiegelii*, dont par ailleurs il ne reste pas grand chose. Chez *P. tupaiodon*, ce pincement est fort, aussi bien antérieurement que postérieurement, ce qui éloigne sa P4/ de celle de 3965 et encore davantage de celle de 3940, mais la rapproche de la P4/ de 2884.

En ce qui concerne les molaires supérieures, en plus de l'écart de taille, on retrouve une différence morphologique entre les deux échantillons attribués à *Cecilionycteris*, 3965 et 3940. Ceci se traduit particulièrement au niveau du bord labial qui, chez 3965, est très nettement entaillé de chaque côté du mésostyle ; sur 3940 par contre, une entaille entre le mésostyle et le métastyle n'est guère perceptible, condition qui rappelle fortement celle observée dans les deux espèces de *Palaeochiropteryx*. D'autre part,

les cuspides des molaires de 3940 sont plus larges et trapues que celles de *P. tupaiodon*, rappelant davantage celles de *P. spiegelii* ; chez 3965, dont la taille se rapproche de *P. tupaiodon*, ces cuspides sont encore moins élancées que dans cette espèce. Chez 3965, le paraconule et le métaconule sont faiblement indiqués, comme ils le sont, peut-être, sur 2884, mais celui-ci est endommagé ; sur 3940, par contre, le métaconule est absent, tandis que chez *P. spiegelii* et *tupaiodon*, c'est le paraconule qui manque. Il n'y a pas d'hypocône sur les molaires conservées de ces échantillons du Geiseltal. Un artefact simule un gros hypocône arrondi sur la M1/ gauche de 3940, démenti par l'observation de la M1/ droite, comportant comme les deux M2/ un simple bourrelet cincuilaire postéro-lingual. Sur 3965, ce bourrelet postéro-lingual de la M1/ semble plus fort que celui de la M2/, qui à son tour est peut-être légèrement plus développé qu'il ne l'est sur la M2/ de 2884. La M3/ enfin, non conservée sur 3940, est beaucoup plus grande chez 3965 et 2884 qu'elle ne l'est dans les deux espèces de *Palaeochiropteryx*.

II. — Denture inférieure (Pl. 8).

Pour la denture inférieure, nous possédons la série dentaire du même échantillon 3965 et celle presque complète de 3015 ; mais celle-ci diffère tellement de la précédente, ainsi que des séries dentaires de *Palaeochiropteryx*, que nous ne la prendrons pas en considération dans la comparaison qui suit immédiatement. La première au contraire se rapproche, par sa petite taille et par quelques aspects de sa morphologie, de *P. tupaiodon*. Des incisives on ne peut pas dire grand chose, si ce n'est que celle qui semble être la I/3 est plus grande que cette même dent de *P. tupaiodon* (Me 26). Les canines des deux formes diffèrent en ce que celle de 3965 est plus large et moins élancée que celle de *P. tupaiodon*. Bien que la taille de P/2 varie à l'intérieur de ce dernier taxon, elle est considérablement plus petite chez 3965. La P/3 de ce dernier, de taille voisine de celle des échantillons de *P. tupaiodon*, se caractérise par le grand développement du paraconide et par l'orientation linguale de la crête postérieure du protoconide, qui atteint le bord lingual du talonide ; chez *P. tupaiodon* et *spiegelii*, cette crête traverse médialement le talonide. Dans cette dernière espèce la P/3 est d'ailleurs très différente, avec un aspect beaucoup plus ramassé. Sur la mandibule 3965, la P/3 et la P/4 s'élèvent à des niveaux presque identiques. Ce fait va à l'encontre des observations de Heller, qui voyait une plus forte différence de hauteur entre les P/3 et P/4 de *Cecilionycteris* que celle qu'on observe chez *Palaeochiropteryx*, mais cette interprétation était peut-être basée sur d'autres échantillons rapportés par cet auteur à *Cecilionycteris*.

La P/4 de 3965 possède un fort métaconide, plus fort que celui des dents de *P. tupaiodon* où il peut être très net, mais, parfois aussi, faiblement indiqué ; cette cuspid est également petite sur la P/4 de *P. spiegelii*, dent qui est par ailleurs plus trapue.

Les molaires de 3965 sont d'emblée remarquables par leur longueur, assez voisine de celle des dents de *P. spiegelii*, mais bien plus grande que celle de *P. tupaiodon*, et par les trigonides plus étendus antéro-postérieurement. En vue linguale les paraconides se

projettent fortement ; les autres tubercules sont étroits et aigus comme ceux de *P. tupaiodon*. Ce rapprochement vaut aussi pour maint autre caractère, tel que le développement de l'hypoconulide et de l'entoconide. Heller cependant a remarqué une plus forte inégalité de hauteur du trigonide et du talonide sur les molaires de *Palaeochiropteryx*. Or, cette inégalité n'est guère observable sur les molaires de *P. tupaiodon* Me 25, sauf peut-être sur M/1 ; sur *P. tupaiodon* Me 26, au contraire, la différence serait plus apparente sur M/2, mais l'entoconide de M/1 est cassé ; ce caractère devait donc subir quelque variation à l'intérieur d'une même espèce.

La mandibule 3015 comporte une incisive et la racine d'une autre ; la canine est absente. Ensuite vient une grande P/2 de dimensions légèrement supérieures à celles de la P/3. Cet état de choses est inconnu chez tous les autres chiroptères de l'Eocène inférieur et moyen et indique, d'emblée, qu'il s'agit d'un taxon bien distinct. La P/3 est plus étroite labio-lingualement que la P/2, et plus longue antéro-postérieurement, mais aux autres égards les deux dents sont assez similaires. La P/4 semble avoir été plus élevée que la P/3 ; son protoconide est plus grêle que sur la P/4 de *P. spiegelii*, mais moins que sur la même dent de *P. tupaiodon* ; il n'y a pas de développement net d'un métaconide. Les molaires sont allongées, rappelant celles de *P. spiegelii* ; elles se différencient de celles de 3965 par la situation plus basse du paraconide. Cinq tubercules proéminents sont présents sur ces dents, à peu près aussi aigus que ceux des molaires de *P. spiegelii* (ou même d'*Archaeonycteris*). Les rapports entre l'hypoconulide, l'hypoconide et l'entoconide font que ces molaires sont parfaitement nyctalodontes, selon la définition proposée par Menu et Sigé (1971), c'est-à-dire que l'hypoconulide, très petit et situé bien en dessous de l'entoconide, est relié à l'hypoconide selon une disposition considérée primitive par ces auteurs (s'entend pour l'ordre des chiroptères). Cette disposition se retrouve d'ailleurs dans les espèces de *Palaeochiropteryx* et *Archaeonycteris* ainsi que sur 3965. L'hypoconide et l'entoconide forment des cuspidés de hauteur subégale. Le talonide de M/3 est relativement large, comme sur 3965 et chez *P. tupaiodon*.

DIMENSIONS (TABLEAU 7).

INFERENCE SYSTEMATIQUES.

En ce qui concerne donc la valeur du taxon *Cecilionycteris*, cette étude comparée de différents échantillons a révélé l'existence, entre eux, de différences surprenantes. A part la taille, qui à elle seule aurait peut-être permis une distinction spécifique entre 3965 et 3940, les différences de morphologie observées entre les diverses dentures supérieures (sur la canine, P3/, P4/ et les molaires) indiquent que le matériel n'est pas homogène. Qui plus est, la mandibule 3015 appartient certainement à un genre différent de celui représenté par la petite forme 3965 (et peut-être aussi par 2884) ; par ailleurs, des essais d'occlusion entre cette grande mandibule 3015 et le maxillaire 3940 ont montré que la première représente une forme encore plus grande que celle attestée par le se-

cond. Nous pouvons donc suggérer, dès maintenant, l'existence probable d'au moins trois espèces et deux genres à l'intérieur de *Cecilionycteris prisca sensu* Heller. Mais l'ensemble du matériel, dentaire et osseux, doit être repris.

Entre autres problèmes est celui du choix d'un spécimen-type : laquelle des trois espèces représentées dans notre échantillonnage du Geiseltal doit être considérée comme *C. prisca* ?

Nous proposons l'échantillon 3965, constitué par une mandibule droite et un palais écrasé latéralement (figurés par Heller 1935, pl. III, fig. 4, avec le numéro 314), comme représentant typiquement ce taxon.

En résumé, nous admettons dès maintenant :

- que le spécimen 3965 (mandibule et denture supérieure incomplète) représente *Cecilionycteris prisca* ;
- que le spécimen 2884 (un palais avec la moitié de M2/ et M3/) est peut-être attribuable à cette même espèce ;
- que le spécimen 3940 (un grand palais) représente probablement un genre (A) différent et nouveau, et donc une espèce nouvelle (A1) ;
- que le spécimen 3015 (une grande mandibule) provient d'un genre différent de celui traduit par 3965 et 2884 ; il se peut qu'il diffère aussi de celui figuré par 3940, mais ce dernier étant constitué par un palais, nous ne pouvons avoir de certitude. En raison de la différence de taille qui les sépare, cependant, ces échantillons appartiennent certainement à deux espèces différentes : 3015 peut donc être considéré soit comme genre A espèce 2, soit comme genre B espèce 1.

Le constat de cette situation appelle une modification de la taxonomie des chirop-
tères du Geiseltal. Le statut suivant peut être d'ores et déjà proposé :

Famille PALAEOCHIROPTERYGIDAE REVILLIOD, 1917

Sous-famille PALAEOCHIROPTERYGINAE REVILLIOD, 1917

Genre *CECILIONYCTERIS* HELLER, 1935

Diagnose : Deux incisives supérieures ; diastème anté-canine très faible ou nul ; P3/ éti-
rée postérieurement et à cuspide élevée ; molaires supérieures à bord labial entaillé de
part et d'autre du mésostyle, cuspides peu élancées, conules faibles, postcingulum plus
fort sur M1/ que sur M2/ ; M3/ relativement importante ; canine inférieure large et peu
élancée ; P/2 petite ; P/3 aussi haute que P/4, pourvue d'un grand paraconide et d'une
crête postérieure orientée vers le bord lingual ; P/4 à fort métaconide ; molaires infé-
rieures longues, ayant de longs trigonides, des paraconides très projetés, des tubercules
étroits et aigus.

Distribution stratigraphique : Eocène moyen.

Répartition géographique : Europe (Allemagne).

Espèce-type (et unique) : *C. prisca* HELLER, 1935.

Type de l'espèce : spécimen 3965 (Heller 1935, pl. 3, fig. 4 ; cette publication pl. 7, fig. 2-3 ; pl. 8, fig. 1 et 3).

Diagnose : celle du genre.

Genre *MATTHESIA* nov. gen.

Origine du nom : en l'honneur du Professeur H.W. Matthes (Martin-Luther-Universität, Halle).

Diagnose : grande et large canine supérieure ; P3/ à contour arrondi et tubercule central peu élevé ; P4/ à contour général en U, sans lobe métastylaire individualisé ni lobe protoconal pincé ; molaires supérieures sans entaille entre mésostyle et métastyle ; métacostule absent.

Distribution stratigraphique : Eocène moyen.

Répartition géographique : Europe (Allemagne).

Espèce-type : *Matthesia germanica* nov. sp.

Type de l'espèce : spécimen 3940, palais (cette publication pl. 7, fig. 4-5).

Diagnose : dimensions moyennes (M1/ : 1,65 x 2,05).

Autre espèce : *Matthesia ? insolita* nov. sp.

Type de l'espèce : spécimen 3015, mandibule (cette publication, pl. 8, fig. 2 et 4).

Diagnose : espèce plus grande que *M. germanica*.

CONCLUSIONS

La présente contribution veut rester au niveau d'un accroissement de la documentation disponible pour certains taxons de l'Eocène européen : *Palaeochiropteryx* et les formes jusque-là confondues au sein de *Cecilionycteris*. Un apport similaire concernera l'autre genre classique de Messel, *Archaeonycteris*. Une nouvelle forme intéressante du même gisement doit par ailleurs être décrite. Une re-discussion des inter-relations de tous les chiroptères archaïques (*Palaeochiropterygoidea*, ou *Eochiroptera* de Van Valen), de leur origine possible, de leur devenir évolutif, leurs rapports avec les familles modernes, doit faire suite à ces contributions en cours.

En dehors du matériel type de l'Eocène moyen, *Palaeochiropteryx* est connu maintenant depuis la fin de l'Eocène inférieur jusque dans le Bartonien et, géographiquement, de l'Allemagne de l'Ouest au Midi de la France en passant par le Bassin de Paris.

Si le nouveau matériel de Messel étudié ici apporte peu de choses à notre connaissance de la denture de *Palaeochiropteryx*, celle du squelette en bénéficie plus largement. C'est ainsi que plusieurs détails du crâne et de la mandibule ont pu être précisés. Quelques données supplémentaires sur la colonne vertébrale (notamment le sacrum), le thorax, la ceinture scapulaire, le membre antérieur (en particulier le carpe et les doigts), le

membre postérieur, ont été obtenus. De nombreuses nouvelles mensurations fournissent pour les principaux éléments de la denture et du squelette une idée plus fiable des limites de variation et de la moyenne. L'indice de l'aile a pu être calculé avec une certaine précision.

L'un des spécimens nous apprend que dans le genre *Palaeochiropteryx* les naissances sont gémellaires et que les jeunes s'accrochent au corps de la mère pendant leur élevage.

A ces nouvelles observations morphologiques s'ajoutent en outre les résultats de Smith, Richter, et Storch (1979). Ces auteurs, tirant parti de la qualité de préservation d'une douzaine d'individus de *P. tupaiodon*, parmi les fossiles nouvellement obtenus de Messel par les fouilles de l'Institut Senckenberg de Francfort, ont étudié et identifié des structures conservées au niveau du contenu stomacal. Ces structures sont surtout celles de lames écailleuses correspondant à des fragments d'ailes, ainsi que celles d'yeux à facettes. Elles mettent en évidence la part quasi exclusive prise par des insectes lépidoptères nocturnes ou crépusculaires dans le régime alimentaire de *Palaeochiropteryx tupaiodon*.

Si le type de denture de ce chiroptère donnait déjà toutes raisons de croire qu'il fût un consommateur d'insectes, l'information nouvelle apporte une riche précision, et a surtout valeur de preuve pour différentes propositions, dont la plupart ne pouvaient être jusqu'ici que des suppositions, et qui sont insuffisamment développées par les auteurs sus-nommés :

- *P. tupaiodon* se nourrissait d'insectes mous, sans carapace chitineuse, et sans processus actif de décortication ;
- la spécialisation de prédation implique la pullulation quasi permanente et durable de ces lépidoptères dans l'espace aérien de l'étendue lacustre de Messel ;
- ces insectes étaient chassés *en vol* par un chiroptère présentant de ce fait une double aptitude :
 - celle de la localisation des proies dans l'espace aérien, très vraisemblablement par un système d'écholocation aussi efficace que celui de beaucoup de chiroptères actuels ;
 - celle de pouvoir atteindre ces proies grâce à l'appareil de vol, suffisamment efficace et précis dans la manœuvrabilité.

Palaeochiropteryx apparaît ainsi comme un chiroptère étroitement semblable aux actuels par tous les aspects connus de sa biologie. Son archaïsme, et par suite sa position systématique, tiennent à ce que ce genre allie, comme les autres Eochiroptera, des caractères généralement primitifs de la denture à des caractères généralement primitifs du squelette crânien et post-crânien.

En ce qui concerne le matériel de Geiseltal, nous avons été réduits à limiter notre étude à quelques rangées dentaires. Cet examen nous a cependant permis de constater que différentes espèces et même deux genres coexistent à l'intérieur du taxon anciennement dénommé *Cecilionycteris*. Cette découverte accroît d'autant notre connaissance de la variété des chiroptères qui vivaient en Europe à l'Eocène moyen.

BIBLIOGRAPHIE

- BROSSET A., 1966. — La biologie des Chiroptères. Masson, Paris, 240 p., 77 fig.
- HARTENBERGER J.-L., SIGE B. et SUDRE J., 1969. — Les gisements de Vertébrés de la région montpelliéraine. 1. Gisements éocènes. *Bull. B.R.G.M.* (2) 1 (1) : 7-18.
- HELLER F., 1935. — Fledermäuse aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle a.S. *Nov. acta Leopold.* N.F. 2 : 301-314, 3 pl.
- JEPSEN G., 1970. — Bat origins and evolution. 1-64, 19 fig. in *Biology of Bats*. 1. Wimsatt edit., Acad. Press., New-York and London.
- LOUIS P., 1976. — Gisements de Mammifères bartoniens du Tardenois. Remarques sur la paléogéographie de l'Auvergnien du sud de Fismes. *Bull. Inf. Géol. Bass. Paris*, 13 (2) : 41-58, 3 fig.
- MENU H. et SIGE B., 1971. — Nyctalodontie et myotodontie : importants caractères de grades évolutifs chez les Chiroptères entomophages. *C.R. Acad. Sci. Paris*, D, 272 : 1735-1738, 1 pl.
- REVILLIOD P., 1916. — A propos de l'adaptation au vol chez les Microchiroptères. *Verhandl. naturf. Ges. Basel*, 27 : 156-183, 2 fig.
- REVILLIOD P., 1917. — Fledermäuse aus der Braunkohle von Messel bei Darmstadt. *Abhandl. Hess. Geol. Landes. zu Darmstadt*, 7 (2) : 157-201, 18 fig., 1 pl.
- RUSSELL D.E., LOUIS P. et SAVAGE D.E., 1973. — Chiroptera and Dermoptera of the French Early Eocene. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sc.*, 95 : 1-57, 13 fig.
- RUSSELL D.E. et SIGE B., 1970. — Révision des chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne). *Palaeovertebrata*, 3 (4) : 83-182, 29 fig., 6 pl.
- SIGE B., 1971. — Anatomie du membre antérieur chez un chiroptère molossidé (*Talarida* sp.) du Stampien de Céreste (Alpes de Haute-Provence). *Palaeovertebrata*, 4 (1) : 1-38, 9 fig., 1 pl.
- SIGE B., 1974. — Données nouvelles sur le genre *Stehlinia* (Vespertilionidea, Chiroptera) du Paléogène d'Europe. *Palaeovertebrata*, 6 (3-4) : 253-272, 5 fig.
- SMITH J.D., RICHTER G. et STORCH G., 1979. — Wie Fledermäuse sich einmal ernährt haben. *Umschau*, 79 (15) : 482-484, 7 fig.
- STRICKLER T.L., 1978. — Functional Osteology and Myology of the Shoulder in the Chiroptera. *Contrib. Vertebrate Evol.*, 4 : IX + 198 p., 55 fig.
- SUDRE J., 1969. — Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs Faunes de Mammifères. *Palaeovertebrata*, 2 (3) : 95-156, 21 fig.
- VAN VALEN L., 1979. — The Evolution of bats. *Evol. Theory*, 4 : 103-121, 2 fig.
- VAUGHAN T.A., 1959. — Functional morphology of three bats : *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus*. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 12 (1) : 153 p., 17 fig., 4 pl.
- VAUGHAN T.A., 1970. — The skeletal System. 98-138, 23 fig. in *Biology of Bats*. 1. Wimsatt edit., Acad. Press, New-York and London.

	MeX 10	MeX 11	MeX 13	MeX 14	MeX mlb	MeX m3
C/ L	1,05	1,10	0,95	1,10	1,05	1,0
H		1,90	-	2,0		-
P2/	0,45	0,60	0,55	0,45		-
P3/	1,0	1,0	0,95	0,95		-
P4/	1,25	1,30	1,05	1,15		1,05
M1/	-	1,65	1,45	1,50		1,30
M2/	-	1,30	1,35	1,30		1,20
M3/	-	-	-	0,75	MeX 15	-
/C	-	0,85	0,95	0,85		-
P/2	-	0,70	-	-		-
P/3	0,97	0,95	0,90	1,0		-
P/4	0,95	0,95	1,05	1,0	1,08	-
M/1	1,10	1,50	1,30	1,35		1,25
M/2	1,30	1,30	1,30	1,30		1,25
M/3	1,30	-	1,10	1,35		-

TABLEAU 1

Mensurations des dents supérieures et inférieures de *Palaeochiropteryx tupaiodon* de Messel
(collection O. Feist).

Sauf dans le cas de la canine supérieure, les dimensions indiquées sont celles des longueurs.

	MeX 10	MeX 11	MeX 13	MeX 14	MeX m3
C/ - P4/	3,95	3,95	3,50	3,70	3,35
C/ - M1/	5,0	5,40	4,90	5,15	4,55
C/ - M2/	-	6,75	6,40	6,35	5,75
C/ - M3/	-	-	-	7,15	-
P2/ - P4/	-	2,65	2,50	2,45	2,35
P4/ - M1/	2,35	2,75	2,40	2,50	2,40
P4/ - M2/	-	4,0	3,70	3,80	3,55
P4/ - M3/	-	-	-	4,60	-
M1/ - M2/	-	2,90	2,70	2,70	2,50
M1/ - M3/	-	-	-	3,50	-
M2/ - M3/	-	-	-	2,30	-
I/1 - P/4	4,85	-	4,65	-	-
I/1 - M/3	8,60	-	8,70	-	-
/C - P/4	3,70	3,65	3,55	3,55	-
/C - M/1	5,0	5,30	4,95	5,10	-
/C - M/3	7,45	-	7,40	-	-
P/2 - P/4	-	2,65	-	-	-
P/4 - M/1	2,25	2,60	2,50	2,50	-
P/4 - M/2	3,55	3,90	3,75	3,85	-
P/4 - M/3	4,65	-	4,95	5,15	-
M/1 - M/2	2,35	2,85	2,60	2,75	2,65
M/1 - M/3	3,45	-	3,70	4,0	-
M/2 - M/3	2,40	-	2,45	2,75	-

TABLEAU 2

Mensurations de segments de rangées dentaires supérieures et inférieures
de *Palaeochiropteryx tupaiodon* de Messel (collection O. Feist).

	n	LV	M	s	V
C/ - P4/	5	3,35 - 3,95	3,69	.261	.05
P2/ - P4/	6	2,35 - 3,0	2,62	.242	.04
P4/ - M1/	5	2,35 - 2,75	2,48	.160	.02
/C - M/3	6	7,40 - 7,70	7,54	.111	.01
P/2 - P/4	6	2,50 - 2,90	2,61	.147	.01
M/1 - M/3	7	3,45 - 4,40	4,05	.364	.11
C/	8	0,95 - 1,30	1,10	.129	.01
P2/	8	0,45 - 0,60	0,54	.061	.004
P3/	10	0,90 - 1,0	0,98	.034	.001
P4/	10	1,05 - 1,4	1,25	.126	.01
M1/	7	1,30 - 1,65	1,48	.102	.009
M2/	5	1,20 - 1,50	1,33	.109	.009
/C	10	0,85 - 1,20	1,00	.109	.01
P/2	7	0,60 - 0,70	0,62	.048	.002
P/3	11	0,90 - 1,10	0,99	.065	.003
P/4	12	0,95 - 1,30	1,12	.131	.01
M/1	10	1,10 - 1,60	1,26	.213	.04
M/2	10	1,25 - 1,60	1,41	.137	.01
M/3	8	1,10 - 1,60	1,41	.160	.02

TABLEAU 3

Nombre de spécimens observés (n), limites de variation (LV), moyennes (M), écarts-types (s) et coefficient de variation (V) des mensurations des dents et des segments de rangées dentaires supérieures et inférieures de *Palaeochiropteryx tupaiodon* de Messel (collection O. Feist et valeurs recueillies antérieurement, cf. Russell et Sigé 1970).

	MeX.1	MeX.5	MeX.10	MeX.11	MeX.13	MeX.14	MeX.15	MeX. m1 a-b	MeX. m2 a-b	MeX. m3	MeX. m6
L crâne	15,5	12,5	16,0	-	15,5	-	14,5	18,0	16,95	17,05	-
L canal i - o	-	-	2,0	-	-	-	-	-	-	-	2,25
L dentaire	-	-	13,25	12,0	13,0	13,5	-	13,45	-	12,2	-
											MeX. m8
L br. horiz.	-	-	8,75	8,0	-	8,8	-	9,65	8,3	8,2	-
H br. horiz. (niveau M1)	-	-	1,5	1,5	1,5	1,75	-	1,95	-	1,75	-
H apoph. coronoïde	-	-	5,0	4,8	-	5,0	-	-	-	3,75	-
L scapula	-	-	-	-	-	-	-	-	11,75	11,75	10,8
l scapula	-	-	-	-	-	-	-	-	4,75	4,70	5,35
L clavicule	-	8,2	-	-	10,5	-	-	11,85	-	11,3	-
L tronc	-	22,1	-	-	23,2	-	-	28,85	27,5	26,5	24
											MeX. m9
L queue	36,5	-	-	28,0	-	33,5	-	31,75	-	-	-
n vert. caudales	10	-	-	9	-	9	-	8	8	-	9
l rachis cervical	-	4,0	-	-	3,95	-	-	4,60	-	-	-

TABLEAU 4
Mensurations d'éléments du squelette de *Palaeochiropteryx tupaiodon* de Messel (collection O. Feist).

	MeX.1 d.	MeX.5 g.	MeX.10 d.	MeX.11 g.	MeX.13 g.	MeX.14 g.	MeX.15 g.	MeX. m1b g.	MeX. m2a g.	MeX. m3 d.	MeX. m6	MeX. m8 d.
Humérus	25,5	(23,1)	(26,5)	26,05	26,5	23,3	(23,15)	27,75	24,15	25,7	-	25,85
Radius	41,45	(33,7)	(36,)	37,95	34,5	38,4	33,3	41,60	37,9	38,4	40,5	-
D1 M	-	-	-	-	2,75	3,	-	2,7	-	-	-	-
Ph 1	-	-	-	-	5,	2,8	-	2,25	-	-	-	-
D2 M	28,4	23,3	(26,)	25,	-	27,75	-	32,2	27,6	-	-	-
Ph 1	7,5	5,1	6,	-	-	4,45	-	3,85	5,45	-	-	-
Ph 2								1,75				
D3 M	(34,)	24,4	(35,)	31,2	30,5	32,8	-	36,8	31,85	-	-	MeX. m9
Ph 1	10,65	11,1	-	11,2	11,	10,65	-	(12,5)	11,1	-	-	g.
Ph 2	16,	(11,7)	-	13,6	7,5	13,85	-	16,05	16,3	-	-	
Ph 3				d. 4,75								
D4 M	(33,2)	24,4	(26?)	(29,25)	(26,5)	30,5	-	(34,7)	30,75	-	-	-
Ph 1	9,55	-	-	9,75	14,	9,6	-	9,9	(8,15)	-	-	-
Ph 2	10,45	(5,5)	-	5,95	7,	8,4	-	11,35	10,7	-	-	-
D5 M	(33,8)	27,7	(30,)	-	28,5	32,35	-	36,6	31,6	-	-	-
Ph 1	8,1	6,6	-	-	9,	8,55	-	7,25	(7,9)	-	-	-
Ph 2	4,15	-	-	-	4,5	6,85	-	7,85	7,95	-	-	-
Indice de largeur	43,8	34,2	-	-	-	27,7	-	32,8	31,1	-	-	-
Fémur	10,5	13,3	-	11,05	14,	-	-	14,3	(14,15)	(12,05)	-	16,3
Tibia	17,8	14,8	-	-	14,	-	-	16,65	(16,95)	-	-	16,9
Pied	-	-	-	-	-	d. 7,1	-	d. 8,25	-	-	-	-

TABLEAU 5
Mensurations des membres antérieur et postérieur de *Palaeochiropteryx tupaiodon* de Messel (collection O. Feist).

	n	LV	M	s	V
Humérus	35	21,55 - 27,75	24,95	1,614	2,53
Radius	39	32,5 - 42,5	37,48	2,100	7,10
D1 M	7	2,5 - 3,2	2,86	,232	,04
Ph 1	7	2,25 - 5,	3,25	,951	,77
D2 M	17	23,3 - 35,	27,92	3,398	10,86
Ph 1	15	3,6 - 11,	5,48	1,837	3,15
D3 M	17	24,4 - 40,	32,5	4,355	17,85
Ph 1	15	7,45 - 14,	11,08	1,673	2,61
Ph 2	15	7, - 16,5	13,44	3,242	9,81
D4 M	16	24,4 - 37,5	30,06	3,614	12,24
Ph 1	13	8,15 - 13,7	9,16	1,406	1,82
Ph 2	13	4,5 - 12,4	9,07	2,504	5,78
D5 M	11	25,5 - 36,6	30,14	3,106	8,77
Ph 1	11	6,6 - 10,6	8,2	1,186	1,28
Ph 2	9	4,15 - 7,95	6,82	1,243	1,37
Indice de largeur	9	25, - 46,2	32,8		
Fémur	18	12,7 - 16,3	14,06	1,346	1,71
Tibia	24	12,35 - 18,	16,28	1,283	1,57
Pied	7	7, - 8,25	7,62	,558	,267

TABLEAU 6

Nombre de spécimens observés (n), limites de variation (LV), moyennes (M), écarts-types (s) et coefficients de variation (V) des mensurations des membres antérieur et postérieur de *Palaeochiropteryx tupaiodon* de Messel (collection O. Feist et valeurs recueillies antérieurement, cf. Reveillod 1917, Russell et Sigé 1970).

		3965		2884	3940		3965		3015	
		dr.	g.		dr.	g.				
I 1/	L	0,66			0,55	0,65	I/3	L	0,50	0,65
	l	0,32			-	0,50		l	-	0,50
I 2/	L	0,49			0,50	0,65	/C	L	2,60	
	l	0,35			-	0,45		l	2,40	
C/	L	1,25	1,15		1,50	1,55	P/2	L	0,43	0,95
	l	0,80	0,80		-	1,20		l	0,43	0,85
P2/	L				0,55	0,50	P/3	L	0,85	0,95
	l				-	0,55		l	0,60	0,80
P3/	L	0,83			1,0		P/4	L	1,12	1,15
	l	0,95			1,0			l	0,95	0,97
P4/	L	1,30			1,20	1,22	M/1	L	1,65	1,85
	l	1,55			1,70	1,70		l	1,15	1,40
M1/	L	1,55	1,60		1,65		M/2	L	1,65	1,75
	l	2,0	1,90		2,05			l	1,20	1,43
M2/	L				-		M/3	L	1,50	1,65
	l				2,37			l	1,05	1,20
M/3	L			1,15			I/3 - P/4	3,60		
	l			1,80			/C - P/4	3,20		
							/C - M/3	7,40		
							P/2 - P/4	2,0	2,80	
							P/4 - M/3	5,50	6,0	
							M/1 - M/2	3,30	3,50	
							M/1 - M/3	4,60	5,20	
							M/2 - M/3	3,0	3,40	

TABLEAU 7

Mensurations des dents supérieures et inférieures et de segments des rangées inférieures de *Cecilionycteris prisca* (numéros 3965, 2884), *Matthesia germanica* (numéro 3940), et *Matthesia ? insolita* (numéro 3015) du Geiseltal.

LEGENDE DES PLANCHES

PLANCHE 1

Palaeochiropteryx tupaiodon REVILLIOD, 1917 ; Messel (Hesse, R.F.A.), Collection Otto Feist.

- 1.- MeX. 5 : vue générale dorsale ; x 1,2 ; *
- 2.- MeX. 10 : vue générale ventrale ? ; x 1,2 ; *
- 3.- MeX. 11 : vue générale dorsale ; x 1,2 ; *
- 4.- MeX. 15 : vue générale dorsale ; x 1,2 ; *
- 5.- MeX. 14 : vue générale ventrale ; x 1,2 ; *
- 6.- MeX.m3 : vue générale ventrale ; x 1,2 ; **

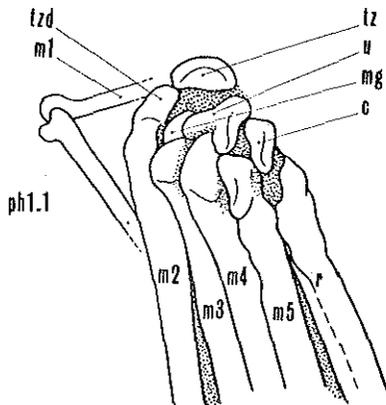
* : photographie J. Martin, Montpellier.

** : photographie D. Serrette, Paris Muséum.

PLANCHE 2

Palaeochiropteryx tupaiodon REVILLIOD, 1917 ; Messel (Hesse, R.F.A.), Collection Otto Feist.

- 1.- MeX. 1 : vue générale dorsale ; x 2 ; *
- 2.- MeX. 13 : vue générale ventrale ; x 2 ; *
- 3.- MeX.m8 : détail : scapula dr., vue dorsale ; x 3 ; **
- 4.- MeX.m6 : détail : carpe g., vue dorsale ; x 5 ; **



Abréviations : cf. Pl. 4, fig. 2-3.

PLANCHE 3

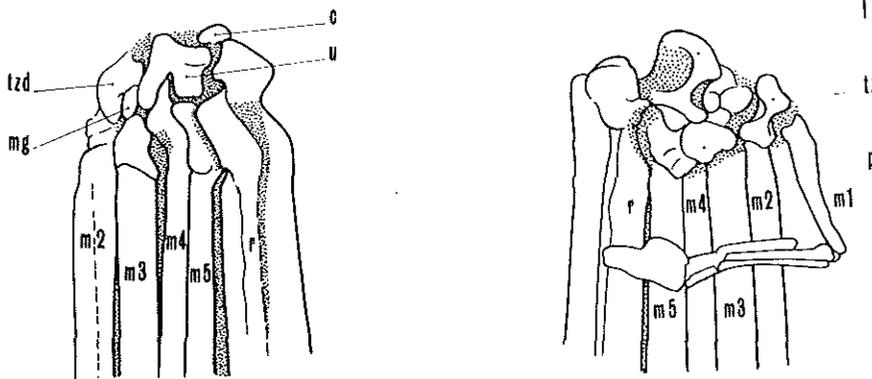
Palaeochiropteryx tupaiodon REVILLIOD, 1917 ; Messel (Hesse, R.F.A.), Collection Otto Feist.

- 1.- MeX.m2a : vue générale dorsale ; x 2 ; **
- 2.- MeX. 1 ; détail : région sacrée et bassin, vue dorsale ; x 3 ; **
- 3.- MeX.m2a ; détail : région sacrée et bassin, vue dorsale ; x 3 ; **

PLANCHE 4

Palaeochiropteryx tupaiodon REVILLIOD, 1917 ; Messel (Hesse, R.F.A.), Collection Otto Feist.

- 1.- MeX.m1a : vue générale dorsale ; x 2 ; **
- 2.- MeX.m1a ; détail : carpe g., vue dorsale ; x 5 ; **
- 3.- MeX.m1b ; détail : carpe g., vue frontale ; x 5 ; **



Abréviations : c : cunéiforme ; l : lunaire ; m1, m2, etc. : 1er métacarpien, 2ème métacarpien, etc. ;
 mg : magnum ; p : pisiforme ; ph1-1 : 1ère phalange du 1er doigt ; r : radius ; tz : trapèze ; tzd :
 trapézoïde ; u : unciforme.

PLANCHE 5

Palaeochiropteryx tupaiodon REVILLIOD, 1917 ; Messel (Hesse, R.F.A.), Collection privée.

- 1.- Individu femelle adulte et deux juvéniles ; vue dorsale ; x 2,3 env.
- 2.- Même spécimen ; détail ; x 15,4 env.

PLANCHE 6

Palaeochiropteryx tupaiodon REVILLIOD, 1917 : Messel (Hesse, R.F.A.), Collection Otto Feist.

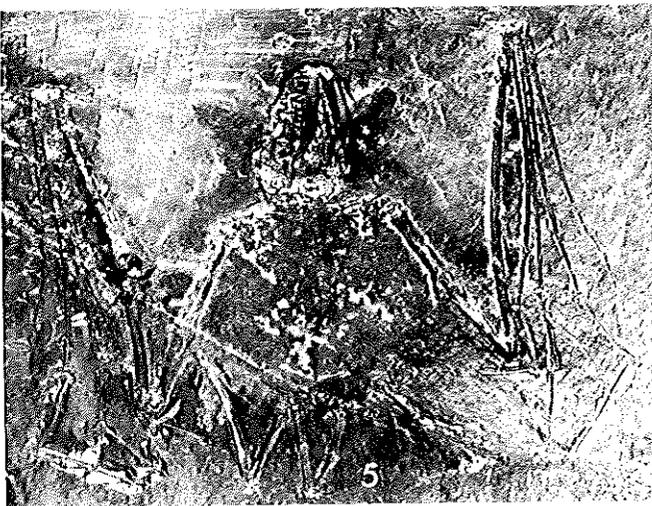
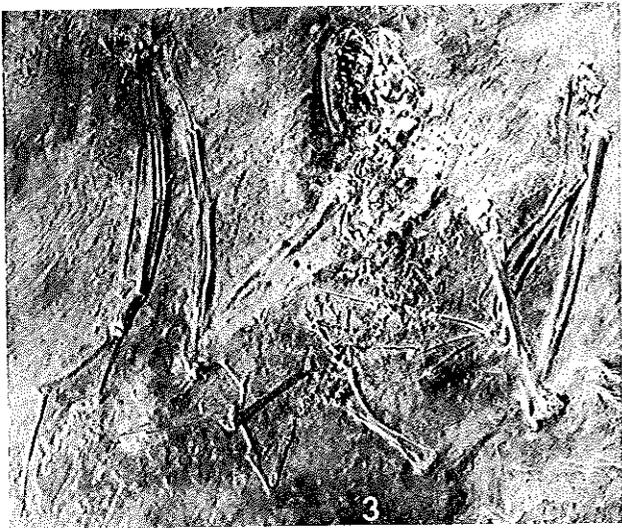
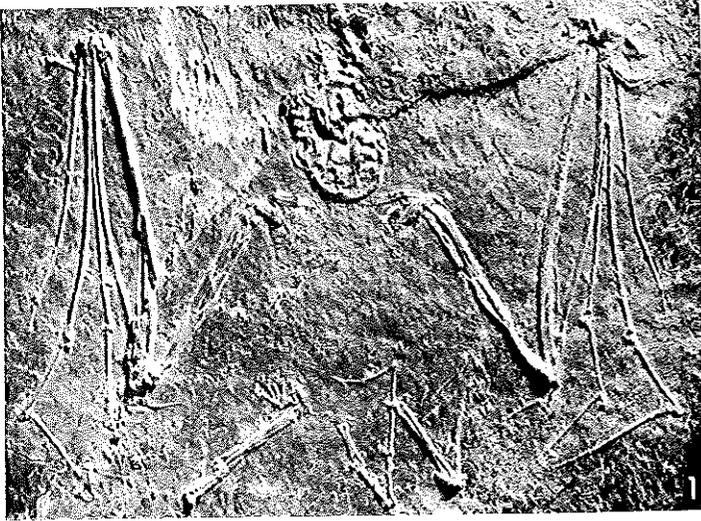
- 1.- MeX. 10 ; détail : crâne et mandibule, vue latérale dr. ; x 8 env. ; **
- 2.- MeX. 14 ; détail : bord labial de la rangée dentaire supérieure dr. ; x 8 env. ; **
- 3.- Même spécimen ; détail : rangées dentaires en occlusion, vue latérale dr. ; x 8 env. ; **

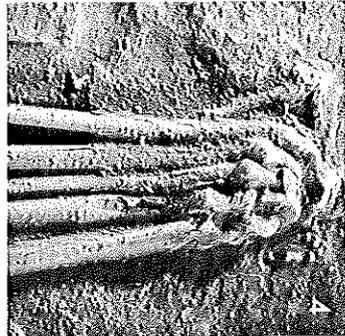
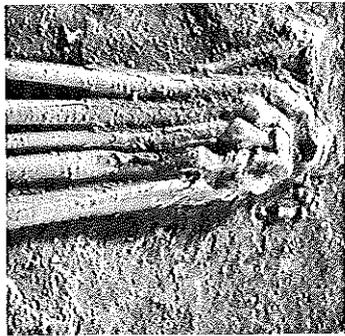
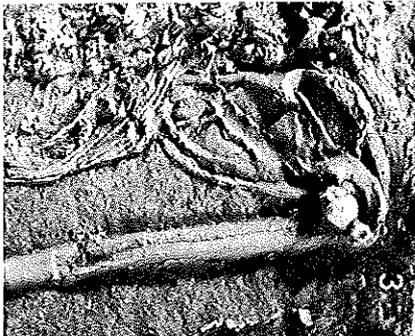
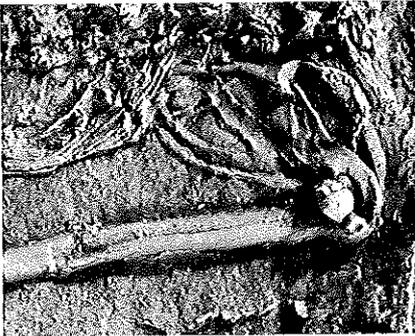
PLANCHE 7

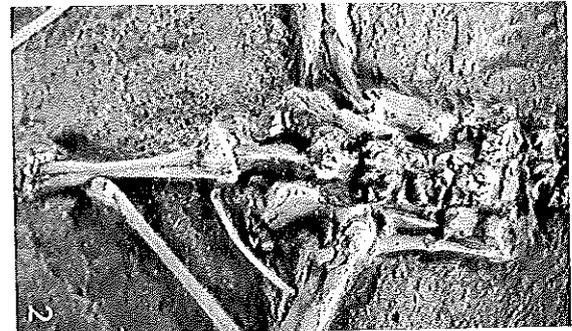
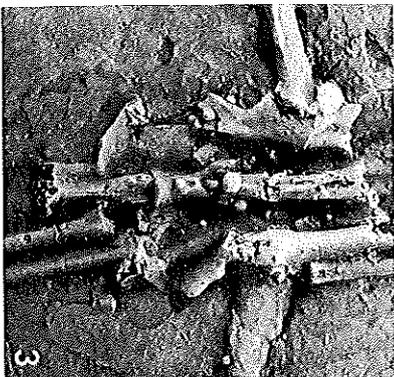
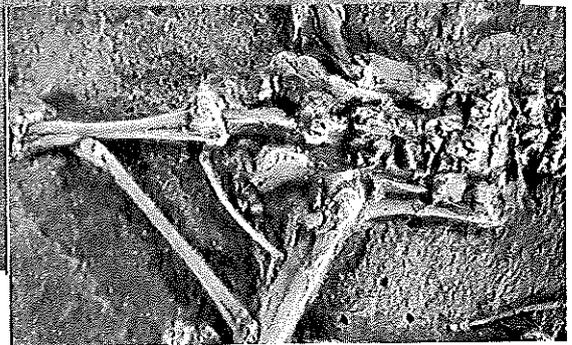
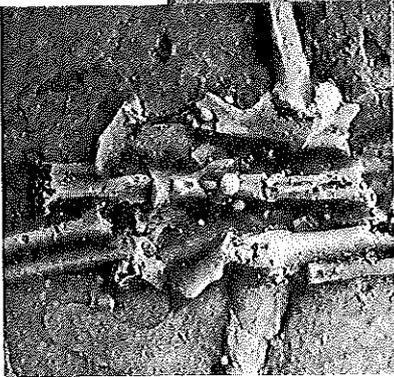
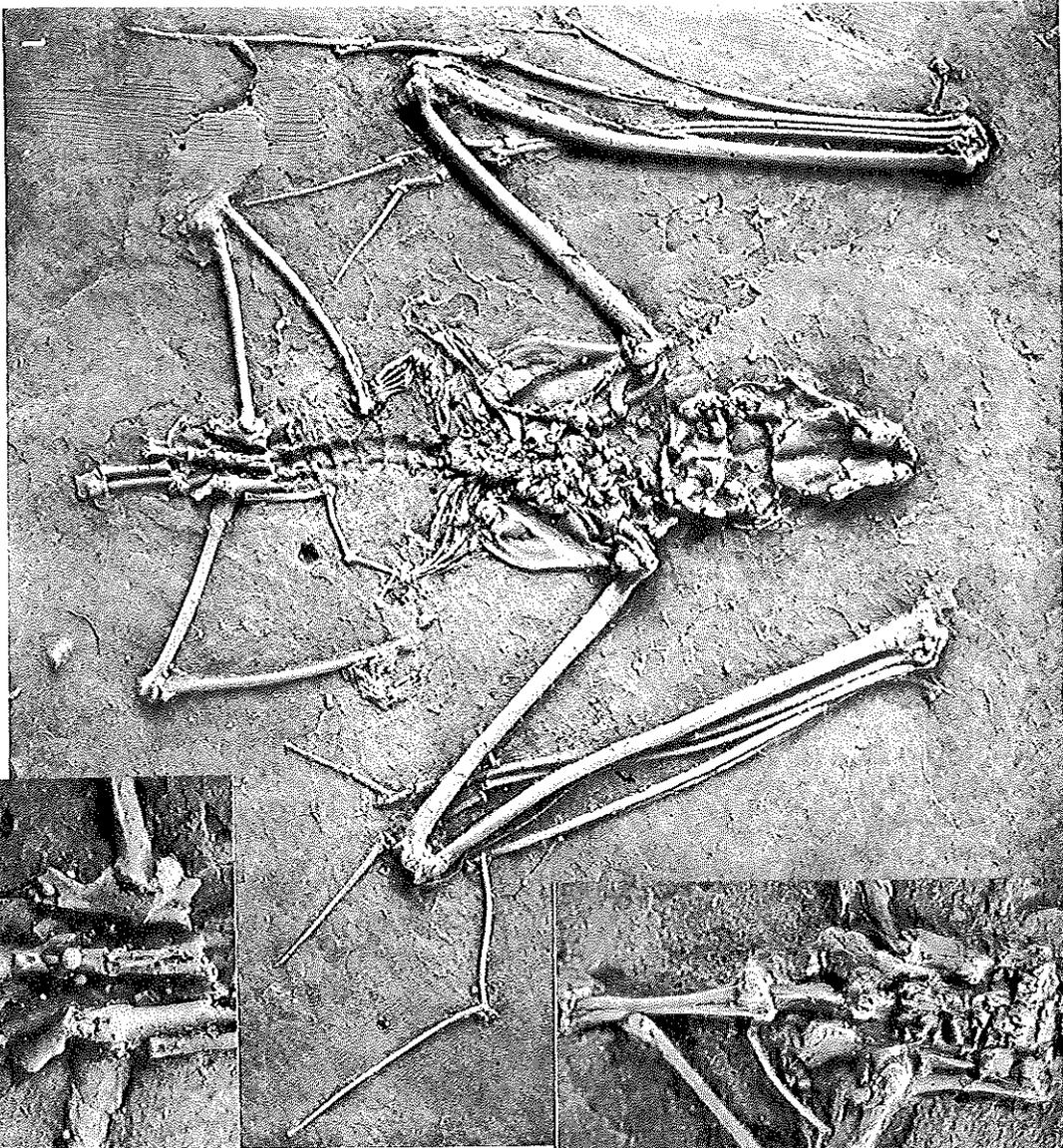
- 1.- *Palaeochiropteryx tupaiodon* REVILLIOD, 1917
idem pl. 6, fig. 2
- 2.- *Cecilonycteris prisca* HELLER, 1935 ; Geiseltal (Halle, R.D.A.),
Geiseltalmuseum n° 3965, Lectotype, palais, P2/-M2/ dr., P3/-M1/ g. ; x 8 ; **
- 3.- *idem* ; vue générale, I1/-M2/ dr., C/-M2/ g. ; x 10 ; **
- 4.- *Matthesia germanica* nov. gen., nov. sp. ; Geiseltal (Halle, R.D.A.),
Geiseltalmuseum n° 3940, Lectotype, palais, C-M2/ dr. ; x 8 ; **
- 5.- *Idem* ; vue générale, I1/-M2/ dr., I1/-P3/ g. ; x 10 ; **
- 6.- *Cecilonycteris prisca* HELLER, 1935 ; Geiseltal (Halle, R.D.A.),
Geiseltalmuseum n° 2884, palais, fragment de P4/, M2/-M3/ dr. ; x 8 ; **

PLANCHE 8

- 1.- *Cecilonycteris prisca* HELLER, 1935 ; Geiseltal (Halle, R.D.A.),
Geiseltalmuseum n° 3965, Lectotype, hémimandibule dr., C-M/3, vue linguale ;
x 8 ; **
- 2.- *Matthesia ? insolita* n. gen., n. sp. ; Geiseltal (Halle, R.D.A.),
Geiseltalmuseum n° 3015, Lectotype, hémimandibule g., I/2, P/2-M/3, vue
linguale ; x 8 ; **
- 3.- n° 3965, vue occlusale ; x 8 ; **
- 4.- n° 3015, vue occlusale ; x 8 ; **







3

2

Pl.4

