

**LA POCHE A PHOSPHATE DE Ste-NÉBOULE (LOT)
ET SA FAUNE DE VERTEBRES DU LUDIEN SUPERIEUR.**

8. - INSECTIVORES ET CHIROPTERES.

par

Bernard SIGÉ*

SOMMAIRE

	page
Résumé	243
Introduction	244
Systématique	246
<i>Pseudorhyncocyon cayluxi</i> Filhol, 1892	246
<i>Saturninia gracilis</i> Stehlin, 1940	248
<i>Saturninia beata</i> (Crochet, 1974)	251
<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) schlosseri</i> (Revilliod, 1917)	251
<i>Palaeophyllophora quercyi</i> Revilliod, 1917	255
<i>Palaeophyllophora oltina</i> (Delfortrie, 1872)	258
<i>Palaeophyllophora</i> sp.	261
<i>Rhinolophus cf. priscus</i> Revilliod, 1920	261
Conclusions	265
Bibliographie	267

RESUME

La faune des petits mammifères placentaires entomophages de Ste-Néboule est peu diversifiée. Deux ordres d'insectivores sont représentés : les Proteutheria par *Pseudorhyncocyon cayluxi* (leptictidés), les Lipotyphla par *Saturninia gracilis* et *S. beata* (nyctithériidés). Les chiroptères sont exclusivement des rhinolophoïdés, et en majeure partie des hipposidériidés. Des populations suffisantes permettent de restreindre les définitions originales de trois espèces classiques (*Hipposideros schlosseri*, *Palaeophyllophora quercyi*, *P. oltina*), désormais envisageables comme monophylétiques.

ABSTRACT

The small insectivorous placental mammals from Ste-Néboule are poorly varied. Two orders of insectivores are documented : the Proteutheria by *Pseudorhyncocyon cayluxi* (leptictids), the Lipotyphla by *Saturninia gracilis* and *S. beata* (nyctitheriids). The bats are only rhinolophoids and mostly hipposiderids. Sufficient populations allow us to restrict the original definitions of three previous species (*Hipposideros schlosseri*, *Palaeophyllophora quercyi*, *P. oltina*). From now, these species can be regarded as monophyletic.

* Laboratoire de Paléontologie, U.S.T.L., place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

INTRODUCTION

Les fossiles étudiés dans ce mémoire proviennent des fouilles réalisées depuis juillet 1973 dans une poche à phosphate de dimensions relativement importantes, à proximité du château de Ste-Néboule, sur la commune de Bédrier (Lot).

La situation, la description, et une interprétation géologique de cette poche et son remplissage sont consignées par ailleurs (Gèze 1978).

Les niveaux d'argile fossilifère en place au fond de la cavité ont été exploités au cours de trois campagnes de fouille (1973, 1975, 1976)¹, après la première reconnaissance paléontologique du site en juillet 1973 par MM. L. de Bonis et J. Sudre.

Le remplissage dont la faune est étudiée ici, et dans d'autres notes relatives aux différents groupes de vertébrés représentés (*Palaeovertebrata* vol. 8), est couramment désigné sous le nom topologique de Ste-Néboule, en raison de la proximité du château de ce nom. Une ambiguïté apparaît de ce fait, car le même nom a été cité dans la littérature comme lieu de provenance de certains mammifères des phosphorites du Quercy (notamment deux espèces de chauves-souris). Rien a priori n'autorise à présumer que les matériaux de Ste-Néboule décrits par les anciens auteurs et ceux qui sont étudiés maintenant proviennent de la même poche. Ce problème est discuté plus en détail dans la suite du travail (cf. paragraphe relatif à *Palaeophyllophora oltina*).

Les mammifères dont il est question ici (insectivores et chiroptères) sont accompagnés dans la faune du remplissage par de nombreux autres groupes de vertébrés (amphibiens, chéloniens, crocodiliens, squamates, oiseaux, et pour les mammifères : marsupiaux, rongeurs, primates, artiodactyles, périsso-dactyles, hyénodontes, fissipèdes). Les fossiles nouvellement recueillis à Ste-Néboule et relevant à ces groupes font l'objet d'études particulières par différents spécialistes, au sein d'un essai de monographie collective sur la faune d'un remplissage du Quercy. Il sera donc nécessaire de se référer à ces travaux pour toutes considérations sur l'environnement faunistique et palé-écologique, et d'autre part sur le détail des différents arguments de datation fournis par la faune de vertébrés.

Age de la faune.

La position chronologique du gisement fut indiquée dès les premières recherches par certains fossiles relativement communs dans le remplissage (*Adapis parisiensis*, *Dacrytherium saturnini*, *Patriotheridomys*) : par ses affinités avec des faunes classiques comme celles de La Débruge et Montmartre, ou précédemment inventoriées dans le

1 - Ces travaux ont été conduits grâce au support du Centre National de la Recherche Scientifique, dans le cadre de la Recherche Coopérative sur Programme n. 311 (Paléobiologie d'un karst fossile : le Quercy). Plusieurs paléontologues ont pris part activement à ces fouilles (Mme M. Vianey-Liaud, MM. L. de Bonis, J.-Y. Crochet, J.-C. Rage, J. Sudre, l'auteur), avec l'aide de différents collaborateurs. Ces fouilles ont bénéficié d'une aide technique appréciable de la part du Laboratoire de Paléontologie de l'École Pratique des Hautes-Études.

Quercy, comme celles d'Escamps ou de Rosières 1-2-4 (cf. de Bonis *et al.* 1973), la faune de Ste-Néboule apparut attribuable au Ludien supérieur. La conception stratigraphique retenue ici place cette période dans l'Oligocène inférieur. Cependant, un élément quelque peu surprenant fut bientôt remarqué dans l'absence à Ste-Néboule de certains groupes ou formes caractéristiques de cette période, ou tout au moins présents en Europe dès cette époque (ainsi les anoplothériidés, cainothériidés, amphidozothériinés).

La première mention publiée de matériel nouvellement recueilli à Ste-Néboule eut trait au nyctithériin *Saturninia gracilis*, sur la base d'un fragment de dentaire portant M1-M3 attribué à cette espèce (Sigé 1976). L'état préliminaire des recherches conduisit alors à considérer le gisement comme de même âge que ceux d'Escamps, Rosières 1-2-4, etc. Par la suite, les travaux en cours, relatifs à divers groupes, permirent une estimation plus précise de la position chronologique relative de ces localités. La faune de Ste-Néboule parut alors plus étroitement rapprochable du niveau-repère de La Débruge, et quelque peu antérieure à celle d'Escamps (cf. Sudre 1977).

Telle est, comme raisonnable hypothèse de travail, la position biochronologique de Ste-Néboule convenue en préalable dans le présent travail. Il est évident que l'âge de cette faune (comme d'ailleurs celui des autres faunes paléogènes à l'étude) est appelé à être défini avec une plus grande précision et une plus grande certitude. Ce progrès doit résulter de la prise en compte et de la confrontation de toutes les données chronologiques obtenues chez les différents groupes étudiés. Plus encore qu'une comparaison des associations fauniques observées à Ste-Néboule et dans d'autres localités de référence, c'est l'analyse des stades évolutifs atteints par certaines lignées-guides, parmi les rongeurs, les ongulés, ou d'autres groupes, qui permettra ce raffinement biochronologique.

Faible diversité des insectivores et chiroptères.

La faune des petits placentaires entomophages de Ste-Néboule est relativement peu diversifiée, en comparaison d'autres faunes inventoriées du Quercy, comme celles de Perrière, Escamps, Pech Crabit, Pech du Fraysse, etc. Huit espèces seulement ont été identifiées dans le remplissage pour les trois ordres Proteutheria, Lipotyphla, et Chiroptera. Les insectivores terrestres (Proteutheria et Lipotyphla) ne comptent que trois espèces ; en fait une seule des trois est bien documentée (*Saturninia gracilis*). Les deux autres (*Saturninia beata* et *Pseudorhyncocyon cayluxi*) sont très rares, l'échantillon se réduisant à un spécimen unique. Les chauves-souris comptent cinq espèces, ne représentant qu'une seule superfamille (Rhinolophoidea), deux familles (Hipposideridae et Rhinolophidae), et trois genres (*Hipposideros*, *Palaeophyllophora*, *Rhinolophus*). Deux de ces espèces sont abondantes (*H. schlosseri* et *P. quercyi*), deux autres faiblement documentées (*P. ollina*, *R. cf. priscus*), la cinquième est très rare (*P. sp.*).

Plusieurs groupes d'insectivores et de chiroptères attestés par ailleurs dans la faune ouest-européenne de la transition Eo-Oligocène (cf. Sigé 1977) manquent à Ste-Néboule : les apatothériens (apatemyidés), les pantolestidés, les amphidozothériinés, les talpidés, les paléochiroptérygoïdés (archéoptéropodinés), les vespertilionoïdés (kéri-

voulidés et molossidés), les emballonuroïdés (emballonuridés), les mégadermatidés (*Necromantis*). Il ne peut être évidemment question de présumer d'une absence définitive de ces groupes dans le gisement. D'autre part, l'absence de familles qui sont elles-mêmes rares ou très rares en Europe à cette époque (apatemyidés, talpidés, archéoptéropodins, mégadermatidés) ou dont la répartition semble particulière (pantolestidés) ne revêt pas une grande signification.

L'absence des amphidozothériinés présente plus d'intérêt : ces petits insectivores ne sont pas connus avec certitude avant le niveau d'Escamps, où ils apparaissent déjà nettement diversifiés, ce qui a conduit à les interpréter hypothétiquement comme un groupe immigrant de cette période (Sigé 1976). Deux possibilités sont dès lors envisageables : ou bien le groupe est déjà présent en Europe occidentale, mais, pour différentes raisons éventuelles, n'a pas de représentant à Ste-Néboule (cette situation s'apparenterait à celle des anoplothériidés et caïnothériidés) ; ou bien son immigration serait sensiblement postérieure à l'époque du remplissage. Un inventaire faunique plus poussé du niveau-repère de La Débruge indiquera quelle est dans cette alternative l'hypothèse la plus probable.

Comme en témoignent certaines des faunes inventoriées du Quercy, notamment celle d'Escamps, les vespertilionoïdés et les emballonuroïdés ont avec les genres *Stehlinia*, cf. *Tadarida*, et *Vespertiliavus* des représentants relativement communs, voire diversifiés spécifiquement, dans le Ludien supérieur d'Europe. L'absence totale de ces genres à Ste-Néboule pourrait être imputable à des facteurs d'ordre écologique. L'abondance des matériaux référables à *Hipposideros schlosseri* et à *Palaeophyllophora quercyi* laisse en effet présumer que de fortes colonies de ces deux espèces logeaient à proximité des zones souterraines de sédimentation et de fossilisation. La nature des habitats (grandeur relative des cavités, ventilation, degré hygrométrique, etc...), et dans une moindre mesure les caractéristiques de l'espace aérien avoisinant, pourraient avoir contribué à l'aspect notablement exclusif de la faune des chiroptères de Ste-Néboule.

SYSTEMATIQUE

ORDRE PROTEUTHERIA ROMER, 1966.

FAMILLE LEPTICTIDAE GILL, 1872.

SOUS-FAMILLE PSEUDORHYNCOCYONINAE SIGÉ, 1974

GENRE PSEUDORHYNCOCYON FILHOL, 1892

PSEUDORHYNCOCYON CAYLUXI FILHOL, 1892

(Fig. 1)

Matériel : SNB 2, M₃ dr. usée (L : 4,49 X 1 : 3,08), Fig. 1.

Commentaire :

Le seul spécimen actuellement disponible pour cette forme est très semblable par sa morphologie et ses dimensions à la M_3 g. ECC 157 d'Escamps C, décrite précédemment (Sigé 1975, fig. 5). Plusieurs différences existent cependant entre les deux dents :

- sur le spécimen de Ste-Néboule, le trigonide est nettement plus comprimé dans le sens antéro-postérieur ; le paraconide et le métaconide sont très rapprochés ; par suite, le protoconide lui-même est plus pincé ; la préfosse qui forme un petit bassin sur ECC 157 est ici réduite à un simple sillon transversal ;

- sur le nouveau spécimen, le paraconide atteint presque la même hauteur que le métaconide ; il est nettement moins élevé sur la M_3 d'Escamps, où il se projette davantage en avant ;

- relativement au trigonide, le talonide est quelque peu plus long sur SNB 2 ;

- le précingulide a un plus grand développement sur cette même dent que sur la M_3 d'Escamps ;

- la partie la plus saillante du précingulide se trouve à l'aplomb antérieur du protoconide sur SNB 2, à l'aplomb antérieur du paraconide sur ECC 157.

Ces différences semblent raisonnablement attribuables à l'effet d'une sensible variabilité morphologique existant à l'intérieur de *Pseudorhyncocyon cayluxi*, plutôt qu'à celui d'une évolution survenue dans cette espèce entre deux stades chronologiques représentés à Ste-Néboule d'une part, à Escamps d'autre part.

Pour cette forme encore mal connue qu'est *Pseudorhyncocyon*, le matériel complémentaire provenant de Ste-Néboule permet de souligner certaines différences insuffisamment appréciées jusqu'ici entre les M_1 et M_2 d'une part, et M_3 d'autre part : la cuspidé postéro-linguale (entoconide et hypoconulide fusionnés) est nettement plus élevée que l'hypoconide sur M_3 , alors que les proportions de hauteur sont inverses sur les deux molaires antérieures. Par ailleurs, la cuspidé postéro-linguale est nettement projetée vers l'arrière sur M_3 , alors qu'elle l'est à peine sur M_2 , aucunement sur M_1 , d'après la mandibule connue d'Escamps C (Sigé 1974, fig. 1).

Enfin, le nouveau spécimen de M_3 expose nettement le développement de figures d'usure. Celles-ci affectent en particulier :

- la paracristide et la protocristide, en contact occlusal la première avec le postcingulum de M^2 , la seconde avec la préprotocrista et en butée le précingulum de M^3 ;

- le paraconide, en contact occlusal avec l'hypocône de M^2 ;

- la partie haute de la saignée médiane de la paroi postérieure du trigonide, usée par frottement contre le paraconule de M^3 ;

- l'hypoconide, très fortement usé au contact de la face labiale du protocône de M^3 ;

- la postcristide, usée par la postprotocrista et le métaconule de M^3 ;

- l'entoconide, usé par frottement contre la face postéro-linguale du protocône et en butée par le postcingulum et éventuellement l'hypocône de M^3 .

Ces figures d'usure de la M_3 permettent d'inférer certaines caractéristiques de la M^3 , non encore documentée pour le genre *Pseudorhyncocyon* : cette dent serait relativement peu réduite, notamment dans ses structures postéro-linguales (postprotocrista, métaconule, postcingulum présents). Ce caractère s'accorderait avec les affinités présumées de *Pseudorhyncocyon* et des leptictidés, chez lesquels la M^3 , bien que plus petite que M^1 et M^2 , n'est structurellement réduite que dans la région postéro-labiale. Le mode d'occlusion envisagé ici pour les molaires de *Pseudorhyncocyon* s'apparente étroitement à celui restitué par Clemens (1973, p. 26) à propos des leptictidés gypsocinopsinés nord-américains.

ORDRE LIPOTYPHLA HAECKEL 1866

SOUS-ORDRE ERINACEOMORPHA SABAN, 1954

FAMILLE NYCTITHERIIDAE SIMPSON, 1928

SOUS-FAMILLE NYCTITHERIINAE SIMPSON, 1928

GENRE SATURNINIA STEHLIN, 1940

SATURNINIA GRACILIS STEHLIN, 1940

(Fig. 2)

Matériel : une cinquantaine de spécimens (fragments de dentaires, de maxillaires, dents isolées).

Commentaire :

L'espèce a été précédemment signalée, d'après un fragment de mâchoire inférieure, dans le remplissage exploité depuis 1973 à Ste-Néboule (Sigé 1976). Le matériel nouvellement disponible soutient cette première identification.

La morphologie dentaire des nyctithériidés européens de la transition Eocène-Oligocène est maintenant connue dans sa plus grande partie. D'autre part, *S. gracilis* est parmi les mieux documentées des espèces actuellement inventoriées dans le genre *Saturninia*. Sauf un cas précis discuté plus loin, il n'y a donc pas lieu de revenir sur les descriptions antérieures, auxquelles le lecteur se référera.

La population de Ste-Néboule exprime assez nettement l'ensemble des caractères distinctifs de l'espèce *gracilis*, qui sont :

- la petite taille (cf. dimensions, Tableau 1) ;
- la non-dilambdodontie, l'absence de métaconule, la faiblesse du paraconule et l'absence de sa crête médiale, la présence d'un précingulum éventuellement cuspidé sur les dents molariformes supérieures ;
- sur les molaires inférieures : la position médiane ou sub-médiane de l'hypoconule, la crête oblique éventuellement et faiblement ascendante vers le métaconide.

LEGENDE DES FIGURES

Fig. 1 — SNB 2 (Ste-Néboule), *Pseudorhyncocyon cayluxi* FILHOL, 1892. M₃ dr.

a/ vue labiale ;

b/ vue linguale ;

c/ vue occlusale. X 10.

Dessins Ariane Boyer.

Fig. 2 — SNB 5 (Ste-Néboule), *Saturninia gracilis* STEHLIN, 1940. Fragment de maxillaire gauche ; P² - M¹ en place.

a/ vue labiale ;

b/ vue occlusale. X 22.

Dessins Ariane Boyer.

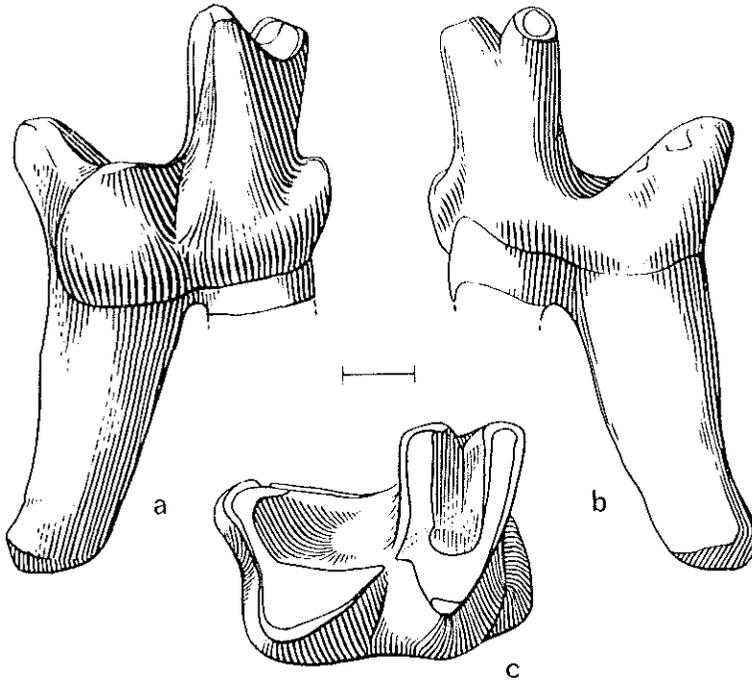


FIG. 1

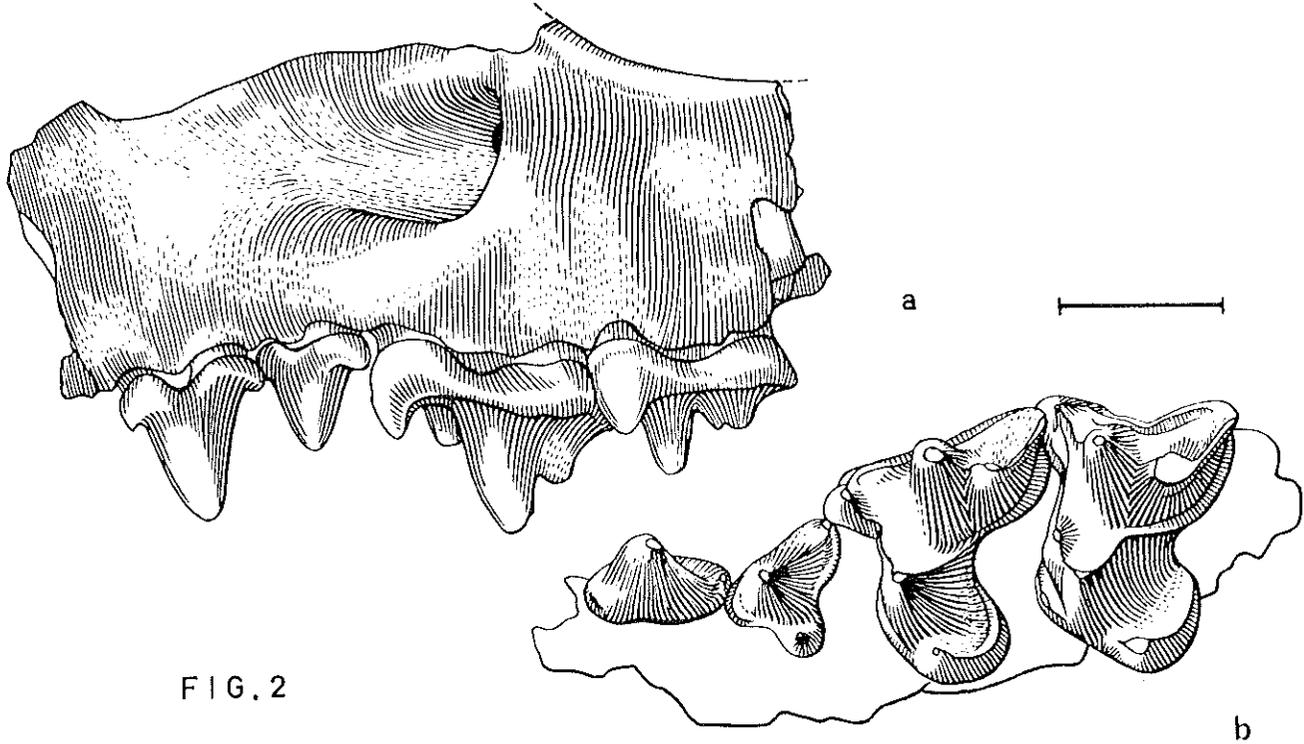


FIG. 2

Un caractère des molaires inférieures moins nettement exprimé dans la population de Ste-Néboule que dans certains lots plus anciens (comme celui de Malpérié) est la présence d'un bourrelet postéro-labial, en arrière de l'hypoconide (postcingulide). Ce bourrelet peut être net, ou faiblement indiqué, mais peut également manquer.

Un seul spécimen de Ste-Néboule (SNB 5) fournit une information morphologique nouvelle, concernant la rangée anté-molaire supérieure. Il s'agit d'un fragment de maxillaire gauche portant la série P²-M² (Fig. 2). Le complément documentaire a essentiellement trait à la P², qui n'avait jamais été observée en place jusqu'à présent chez *Saturninia*. Cette dent est élancée, nettement plus élevée que la P³, et de structure simple. Une seule crête, dirigée vers l'arrière, s'abaisse depuis la cuspidé principale et sépare le flanc labial du flanc lingual. La section antérieure de la cuspidé est fortement convexe. La base de la couronne comporte un petit rebord antéro-lingual, ainsi qu'un rebord postérieur et postéro-labial, formant une cuspule au point où aboutit la crête principale. Cette P² est biradiculée, alors qu'elle avait été supposée pourvue de trois racines comme la P³ (Sigé *o.c.*, p. 20). Elle présente d'autre part un moindre développement de la cuspidé postérieure, par comparaison à la structure des éléments plus antérieurs de la rangée supérieure de *Saturninia*.

Le même spécimen SNB 5 permet d'apprécier une certaine variabilité morphologique de la P³ chez *S. gracilis*, si l'on considère l'élément homologue du spécimen ECA 8 d'Escamps (*o.c.*, p. 22). Sur l'exemplaire de Ste-Néboule, le lobe antérieur apparaît plus large et plus rond, la cuspidé linguale (protocône) n'a pas de crêtes nettes, et les échancrures antérieure et postérieure sont plus prononcées. Cette variabilité de P³ chez *S. gracilis* semble de même ampleur que celle observée dans l'espèce de plus grande taille *S. beata* (*o.c.*, p. 49).

Les dimensions relevées sur l'ensemble des spécimens de Ste-Néboule sont résumées dans le Tableau 1. Elles s'intègrent sans difficulté au sein de celles précédemment observées dans l'espèce *Saturninia gracilis* (*o.c.* p. 118).

La comparaison des valeurs recueillies dans différentes populations indique une faible évolution d'accroissement de taille au cours du temps. Cette impression est inégalement restituée par les différents paramètres considérés, le plus net paraissant résider dans la longueur des molaires supérieures. Un groupe de populations présentant les plus faibles valeurs correspond aux gisements de Malpérié, Perrière, les Pradigues, Sindou D. Les valeurs les plus fortes sont rencontrées dans les populations d'Escamps et de Baby. Pour les différentes mensurations, la population de Ste-Néboule s'intercale entre ces deux groupements.

Bien qu'il s'agisse dans l'ensemble de petits échantillons, déniaut aux différences tout caractère probant, l'évolution de taille suggérée s'accorde avec la succession biochronologique reconnue à l'aide d'autres lignées de mammifères. L'espèce *S. gracilis* tend en particulier à soutenir la notion d'une antériorité de la faune de Ste-Néboule à l'égard de celle d'Escamps.

	n	L. V.	M
P ₂ -P ₄	1	2.50	
P ₄ -M ₁	4	2.25 - 2.50	2.34
P ₄ -M ₃	1	4.25	
M ₁ -M ₂	6	2.19 - 2.55	2.32
M ₁ -M ₃	3	3.27 - 3.64	3.50
M ₂ -M ₃	6	2.15 - 2.46	2.30
P ₂ L	3	0.71 - 0.85	0.77
l	3	0.41 - 0.52	0.47
P ₃ L	1	0.68	
l	1	0.47	
P ₄ L	9	1.06 - 1.21	1.02
l	8	0.61 - 0.95	0.80
M ₁₋₂ L	24	1.10 - 1.39	1.23
l	18	0.85 - 1.08	0.95
M ₃ L	9	1.05 - 1.31	1.18
l	9	0.77 - 0.97	0.88
P ² -P ⁴	1	2.82	
P ⁴ -M ¹	1	2.53	
M ¹ -M ²	1	2.25	
M ¹ -M ³	1	2.77	
M ² -M ³	1	1.65	
P ² L	1	0.84	
l	1	0.53	
P ³ L	1	0.66	
l	1	0.80	
P ⁴ L	3	1.15 - 1.39	1.28
l	4	1.37 - 1.66	1.51
M ¹⁻² L	8	1.11 - 1.26	1.21
l	8	1.49 - 1.66	1.57
M ³ L	2	0.64 - 0.80	0.72
l	1	1.57	

TABLEAU 1

Mensurations des dents de *Saturninia gracilis* STEHLIN, 1940 de Ste-Néboüle.

Dimensions : cf. Tableau 1.

SATURNINIA BEATA (CROCHET, 1974)

Matériel : SNB 35, P³ g. (L. : 1,24 x 1 : 1,51).

Commentaire. Un unique spécimen de Ste-Néboule se rapproche étroitement d'un des morphotypes de P³ observés chez *Saturninia beata* (Sigé *o.c.*, p. 49, fig. 61 C). Cette dernière espèce est nettement plus grande que *S. gracilis*.

La dent est triradiculée, à couronne trilobée. De la pointe principale (paracône) est issue une crête à direction postéro-labiale, soulevée en un petit métacône à son extrémité. Le lobe lingual porte un faible protocône ; un cingulum net et continu longe le bord labial.

La persistance d'un métacône différencié confère à cette P³ un certain cachet archaïque, évoquant un morphotype encore plus primitif observé chez *S. hartenbergeri* de Robiac (*o.c.* fig. 46), espèce supposée ancestrale à l'égard de *S. beata*.

La longueur du spécimen de Ste-Néboule correspond à l'ordre de grandeur atteint chez *S. beata*. La largeur dépasse légèrement celle des autres spécimens connus pour l'espèce.

Saturninia beata était documentée jusqu'au niveau-repère de La Débruge, dans la localité de Gousnat. Sa présence dans la faune de Ste-Néboule, rapprochée du même niveau, apparaît biochronologiquement cohérente.

ORDRE CHIROPTERA BLUMENBACH, 1779

SOUS-ORDRE MICROCHIROPTERA DOBSON, 1875

SUPERFAMILLE RHINOLOPHOIDEA BELL, 1836

FAMILLE HIPPOSIDERIDAE MILLER, 1907

GENRE HIPPOSIDEROS GRAY, 1831

SOUS-GENRE PSEUDORHINOLOPHUS SCHLOSSER, 1887

HIPPOSIDEROS (PSEUDORHINOLOPHUS) SCHLOSSERI (REVILLIOD, 1917)

(Planche 1, fig. 1, 2, 7)

Matériel : abondant (très nombreuses dents isolées, nombreux fragments de maxillaires, de mandibules, d'os des membres, fragments de crânes).

Commentaire. Cette forme représente vraisemblablement le plus commun des mammifères du gisement.

Elle correspond étroitement au type morphologique décrit par Revilliod (1917) sous la dénomination *Pseudorhinolophus schlosseri*. Le matériel étudié par ce dernier auteur pour l'espèce en question provient en totalité des phosphorites du Quercy. L'origine précise des spécimens n'est pas connue, ou l'est de façon insuffisante (certaines pièces de la collection du Naturhistorisches Museum de Bâle sont accompagnées de la mention « Mouillac » ; mais on sait que celle-ci peut correspondre à de nombreux remplissages d'âge différent).

Il est clair en fait que Revilliod a défini *Ps. schlosseri*, comme la plupart des autres espèces de chiroptères des phosphorites, d'après un matériel hétérogène. Cette hétérogénéité a trait à la provenance exacte et par suite à la position chronologique, pouvant aller du Bartonien supérieur au Stampien supérieur.

La distinction faite à l'origine entre *Ps. schlosseri* et les autres espèces du même type morphologique (*morloti* et *weithoferi*) repose en grande partie sur le critère de taille. Pour différentes dimensions repères, relevées notamment sur les rangées dentaires, Revilliod donne l'indication de limites de variation et de points de concentration.

Ainsi, pour le groupement de spécimens de type *Pseudorhinolophus* présentant des dimensions moyennes, c'est-à-dire le groupe de *Ps. schlosseri*, la rangée $P_4 - M_3$ (« $M_3 - P_1$ ») suivant la nomenclature utilisée par Revilliod) varie entre 5,6 mm et 7,3 mm, ce qui est beaucoup. A l'intérieur de ces limites, des zones de plus ou moins forte concentration sont observées, ainsi : 5,6 - 5,8 ; 6,4 - 6,6 ; 6,8 - 7. Cette distribution non-gaussienne traduit en partie l'hétérogénéité du matériel utilisé par Revilliod.

Les travaux d'exploitation réalisés au cours des dix dernières années dans les phosphorites du Quercy ont permis la constitution de riches nouvelles collections. A chaque remplissage fossilifère correspond un assemblage faunique particulier, généralement bien daté. Assez fréquemment, les gisements les plus anciens, de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène inférieur, ont livré de bonnes populations d'*Hipposideros* entrant dans les limites indiquées par Revilliod pour son espèce *schlosseri*. Celle-ci en effet, ou tout au moins une forme très proche, est actuellement identifiée dans les localités suivantes : Aubrelong 2, Célarié, Escamps, La Bouffie, les Pradigues, Lostange, Malpérié, Mémerlin, Perrière, Rosières 1, 2, 4, Ste-Néboule, Salème, Sindou D. L'espèce *H. schlosseri* se rencontre également dans quelques localités d'âge plus récent, c'est-à-dire de l'Oligocène moyen, comme Mas de Got ou Belgarric. Bien que la documentation reste faible, il semble dans ce dernier cas que deux formes distinctes puissent entrer dans les limites de variation indiquées par Revilliod. Un tel fait suggère l'existence de différentes lignées, morphologiquement très proches, au sein de l'espèce classique *H. schlosseri*.

Il apparaît en fait que la systématique spécifique de la plupart des chiroptères paléogènes, comme justement les hipposidéridés, ne peut être réenvisagée sans le support d'une documentation considérable. Pour aller au-delà des connaissances classiques, il faut pouvoir suivre l'évolution des différentes lignées actuellement impliquées dans les taxons spécifiques de Revilliod, c'est-à-dire attribuer avec quelque

certitude les populations disponibles à telle ou telle lignée, et distinguer ces lignées sur le plan taxonomique. Cela revient encore une fois à la nécessité de disposer de populations homogènes abondantes, exploitables sur le plan biométrique, et d'autre part suffisamment rapprochées entre elles dans le temps.

La population de Ste-Néboüle peut fournir un premier jalon dans une investigation de ce sens.

Problème du type.

Le type du taxon *H. schlosseri* n'est pas désigné par Revilliod. Deux pièces sont étiquetées comme telles dans la principale collection (Naturhistorisches Museum, Bâle) étudiée par cet auteur. La plus complète est le maxillaire droit QP 875, des phosphorites du Quercy sans autre précision, portant la rangée C-M³ (fig. 7, p. 15 in Revilliod 1917). Le segment P⁴ - M³ de sa rangée dentaire mesure 5,6 mm. Ce spécimen est ici proposé comme Lectotype de l'espèce *H. schlosseri*.

L'âge exact de ce fossile restant ignoré, on conçoit par avance la difficulté de son attribution à telle ou telle lignée. Pour autant que la seule tendance évolutive décelable dans ces lignées soit un accroissement de taille, le critère de la dimension du type devient irrecevable. Pour dépasser ce problème, on peut envisager d'attribuer à *Hipposideros schlosseri*, taxon spécifique conçu désormais comme restreint à une seule lignée : 1 - le type ; 2 - la population de Ste-Néboüle. Celle-ci pourra servir par la suite de population de référence, et se substituera de fait au type lui-même. Cela revient à assimiler arbitrairement le type, insuffisamment caractérisé sur les plans biométrique, géographique, et chronologique, à la population de Ste-Néboüle.

Caractères de l'espèce *H. schlosseri* observés dans la population de Ste-Néboüle.

Il y a peu à dire à ce stade des caractères morphologiques, conformes à ceux que Revilliod avait relevés, tant pour l'anatomie du crâne, de l'os dentaire, de divers os des membres, que pour les éléments de la denture. La plupart de ces derniers présentent une variabilité morphologique individuelle. L'analyse de cette variabilité pourrait intervenir dans le cadre de comparaisons détaillées entre la population de Ste-Néboüle et d'autres lots d'origine différente.

Plus immédiatement utiles, au niveau des comparaisons entre populations éventuellement référables à l'espèce *schlosseri*, sont les caractères de dimension. Ils peuvent être définis ici d'après un matériel quantitativement suffisant. Le Tableau 2 récapitule près de 900 mesures, relevées sur certains segments de rangées dentaires supérieures et inférieures, sur la plupart des différents types de dents, ainsi que sur l'extrémité distale des humérus. Par souci d'homogénéité dans les orientations, seules des dents isolées ont été mesurées. La longueur maximale (L) et la largeur maximale (l) sont mesurées suivant une technique dont les principes ont été indiqués (Sigé 1968, p. 72). Pour chaque catégorie de mesures sont mentionnés le nombre de spécimens observés (n), les limites de variation (LV), la moyenne (M), son erreur standard (SM), l'écart-type (s), et le coefficient de variation (V).

Dimensions : cf. Tableau 2.

	n	L. V.	M ± SM	s	V
P ₄ - M ₃	47	5.91 - 6.46	6.15 ± .018	.128	2.08
M ₁ - M ₃	35	4.79 - 5.27	5.04 ± .018	.108	2.14
C _i L	30	1.08 - 1.39	1.22 ± .012	.067	5.47
1	30	1.01 - 1.29	1.15 ± .014	.079	6.83
P ₄ L	40	1.19 - 1.36	1.26 ± .007	.046	3.64
1	40	0.93 - 1.23	1.09 ± .009	.061	5.59
M ₁₋₂ L	60	1.76 - 1.95	1.84 ± .005	.045	2.46
1	60	1.25 - 1.59	1.43 ± .012	.094	6.62
M ₃ L	40	1.52 - 1.67	1.59 ± .006	.039	2.44
1	40	1.04 - 1.37	1.22 ± .013	.085	6.99
P ⁴ - M ²	9	4.23 - 4.65	4.41 ± .050	.144	3.26
P ⁴ - M ³	3	5.23 - 5.57	5.44		
M ¹ - M ²	18	3.32 - 3.62	3.46 ± .021	.089	2.57
M ¹ - M ³	5	4.37 - 4.62	4.49		
C ^s L	60	1.58 - 1.93	1.78 ± .008	.065	3.66
1	60	1.20 - 1.50	1.33 ± .007	.061	4.58
P ⁴ L	40	1.05 - 1.28	1.18 ± .008	.051	4.28
1	40	1.60 - 1.99	1.79 ± .012	.080	4.47
M ¹ L	40	1.74 - 2.08	1.90 ± .012	.080	4.22
1	39	1.90 - 2.36	2.07 ± .015	.096	4.67
M ² L	40	1.60 - 1.87	1.73 ± .007	.048	2.78
1	40	1.94 - 2.21	2.07 ± .009	.059	2.84
M ³ L	30	1.07 - 1.38	1.18 ± .013	.072	6.09
1	28	1.71 - 1.86	1.79 ± .007	.041	2.31
Humérus distum, D. A. P.	20	4.03 - 4.46	4.18 ± .021	.093	2.23

TABLEAU 2

Mensurations des dents et de l'épiphyse distale de l'humérus
de *Hipposideros (Pseudorhinolophus) schlosseri* (REVILLIOD, 1917) de Ste-Néboule.

GENRE PALAEOPHYLLOPHORA REVILLIOD, 1917

PALAEOPHYLLOPHORA QUERCYI REVILLIOD, 1917

(Planche 1, fig. 3, 4, 5)

Matériel : relativement abondant (nombreuses dents isolées, fragments de maxillaires, de mandibules, d'os des membres).

Commentaire. Ce chiroptère est commun dans le gisement fouillé ces dernières années à Ste-Néboule. Il s'y rencontre toutefois en moindre abondance que l'espèce traitée précédemment (*H. schlosseri*).

Palaeophyllophora quercyi se distingue aisément de cette dernière par sa plus grande taille, et par quelques traits morphologiques précis : ceux par lesquels Revilliod (1917) a établi la distinction entre les genres *Palaeophyllophora* et *Pseudorhinolophus*. Les plus évidents sont des caractères de la denture. Chez *Palaeophyllophora*, la mâchoire inférieure porte une P_3 vestigiale dont l'alvéole est déjeté sur le bord externe de la rangée alvéolaire. Les molaires inférieures M_1 et M_2 ont un talonide réduit relativement au trigonide (en longueur, largeur et hauteur). Sur le maxillaire, la petite prémolaire antérieure (P^2) est biradiculée. Les molaires supérieures M^1 et M^2 ont un ectolophe particulier, où le mésostyle reste nettement en retrait du bord labial de la dent, et où corollairement les branches internes du W sont courtes. Sur M^3 , très réduite, les éléments labiaux postérieurs au mésostyle ne sont pas développés : l'ectolophe se réduit à un V dissymétrique.

En même temps qu'il établit le genre *Palaeophyllophora*, Revilliod lui attribua deux espèces : *P. sanctae-nebouleae* et *P. quercyi*, distinguées essentiellement sur le critère de taille. Les limites de variation indiquées pour la longueur du segment $P_4 - M_3$ sont 7.3 mm - 8.5 pour *P. quercyi*, 8.8 - 9.7 pour *P. sanctae-nebouleae*.

Comme pour ses espèces de *Pseudorhinolophus* (cf. *ante*), le matériel étudié par Revilliod était de nature hétérogène. Pour *P. quercyi*, en particulier, cet auteur reconnaît l'existence de trois points de concentration des mesures de ce même segment $P_4 - M_3$: 7.7 mm, 8 mm, et 8.5. Cette distribution non-gaussienne laisse présumer que l'ensemble conçu comme espèce unique est insuffisamment caractérisé, et recouvre en fait différentes formes, d'âge éventuellement (et probablement) différent. Cette hétérogénéité de *P. quercyi* est implicitement reconnue par Miguet (1967) dans une étude des chiroptères des anciennes collections du Quercy conservés à l'Université de Lyon, d'après un matériel de provenance et d'âge non précisés.

Le spécimen-type de *P. quercyi* n'a pas été désigné. Dans la collection du Naturhistorisches Museum étudiée par Revilliod, deux pièces sont étiquetées comme telles. La plus complète est le maxillaire gauche QP 884, des phosphorites du Quercy sans autre précision de provenance (fig. 9, p. 16 in Revilliod 1917). Ce spécimen est proposé ici comme Lectotype de *Palaeophyllophora quercyi*.

Comme dans le cas de *H. schlosseri*, la définition originale de *P. quercyi*, insuffisante, demande à être précisée sur la base d'une documentation nouvelle, de provenance et d'âge précis. La population de *P. quercyi* de Ste-Néboule fournit ce moyen.

Rien n'autorise à priori à décider que, de toutes les populations disponibles référables à *P. quercyi sensu* Revilliod, et pouvant appartenir en fait à différentes lignées, celle de Ste-Néboule doit être choisie comme représentant la véritable et unique lignée de *P. quercyi*. La nécessité de dépasser cette situation et l'absence d'évidence contraire font qu'il peut être convenu de considérer la population de Ste-Néboule comme population de référence de l'espèce *P. quercyi*. Cela revient à assimiler le lectotype QP 884, mal caractérisé, à cette population.

Caractères de *P. quercyi* observés dans la population de Ste-Néboule.

Sur le plan morphologique, la description donnée par Revilliod renvoie essentiellement au plan générique. Certains points nécessitent quelques précisions.

Rangée dentaire inférieure.

— P_3 . La présence d'une prémolaire médiane vestigiale n'est pas aussi constante que l'indique Revilliod. Dans la population de Ste-Néboule, sur 33 fragments de mandibule conservant la région concernée, 24 montrent le petit alvéole correspondant à P_3 , 9 en sont dépourvus. Cette P_3 peut être observée en place sur un seul spécimen : minuscule, styloforme, la dent atteint à peine la hauteur du collet de la P_4 . Une sensible variation morphologique de cette P_3 vestigiale peut être attendue.

— P_4 . La crête postéro-linguale issue de la cuspidé principale forme à mi-hauteur un ressaut net (partiellement atténué par l'usure), correspondant à un métaconide vestigial. Ce caractère est constant chez *Palaeophyllophora* (comme d'ailleurs chez *Hipposideros*).

— M_1 et M_2 . Ces molaires ont un talonide plus court, et surtout plus étroit et plus bas, relativement au trigonide, que chez le genre *Hipposideros*. D'autre part, l'hypocônulide n'occupe pas une position aussi rapprochée de l'entoconide que chez ce genre. Cette cuspidé est ici plus forte ; sa position peut être médiane, et dans ce cas équidistante de l'hypoconide et de l'entoconide, soit, plus fréquemment, légèrement décalée du côté lingual.

— M_3 . Cette dent présente une importante réduction du talonide, dont le bassin ne forme qu'une surface allongée très étroite, rétrécie à l'arrière. Les trois cuspidés peuvent rester différenciées, mais seul l'hypoconide conserve quelque importance.

Rangée dentaire supérieure.

— P^2 . Cette petite prémolaire vestigiale, déplacée sur le bord externe de la rangée, est moins réduite chez *Palaeophyllophora* que chez *Hipposideros*. Elle possède généralement deux racines distinctes (12 cas sur 16 spécimens conservant cette région), plus rarement une racine bifide (2 cas) ou une seule racine (2 cas).

	n	L. V.	M \pm SM	s	V
P ₄ - M ₃	5	7.54 - 7.97	7.75 \pm .073	.163	2.10
M ₁ - M ₃	20	5.98 - 6.38	6.25 \pm .025	.114	1.83
C ₁ L	30	1.44 - 1.63	1.54 \pm .009	.049	3.20
	1	30	1.57 - 1.77	1.66 \pm .010	.058
P ₂ L	4	1.29 - 1.44	1.35 \pm .033	.068	5.06
	1	4	1.31 - 1.37	1.34 \pm .013	.027
P ₄ L	20	1.55 - 1.78	1.69 \pm .013	.058	3.41
	1	20	1.25 - 1.51	1.38 \pm .016	.074
M ₁₋₂ L	30	2.22 - 2.39	2.31 \pm .009	.052	2.64
	1	30	1.51 - 1.92	1.73 \pm .021	.116
M ₃ L	20	1.81 - 2.16	2.01 \pm .015	.068	3.38
	1	20	1.37 - 1.72	1.59 \pm .024	.111
P ⁴ - M ²	9	5.32 - 5.85	5.67 \pm .067	.203	3.59
P ⁴ - M ³	4	6.38 - 6.87	6.67 \pm .105	.211	3.17
M ¹ - M ²	16	3.90 - 4.30	4.13 \pm .030	.122	2.96
M ¹ - M ³	7	4.96 - 5.32	5.16 \pm .048	.128	2.48
C ^s L	30	2.18 - 2.53	2.40 \pm .014	.081	3.39
	1	30	1.73 - 2.03	1.89 \pm .013	.071
P ⁴ L	20	1.58 - 1.90	1.76 \pm .018	.080	4.57
	1	20	2.13 - 2.49	2.29 \pm .020	.093
M ¹⁻² L	40	2.03 - 2.39	2.21 \pm .012	.078	3.53
	1	40	2.62 - 3.03	2.80 \pm .015	.100
M ³ L	12	0.99 - 1.32	1.13 \pm .023	.081	7.22
	1	11	2.04 - 2.42	2.28 \pm .032	.107
Humérus distum, D.A.P.	20	5.88 - 6.39	6.13 \pm 0.36	.163	2.65

TABLEAU 3.

Mensurations des dents et de l'épiphyse distale de l'humérus
de *Palaeophyllophora quercyi* REVILLIOD, 1917 de Ste Néboule.

— M^1 et M^2 . La structure de l'ectolophe signalée par Revilliod, à mésostyle bien séparé du bord labial et branches internes du W courtes, apparaît remarquablement typique, sans variabilité observée à ce niveau. Il s'agit donc d'une forme de molaire supérieure moins dilambdodonte que celle observée en général chez les chiroptères entomophages. Quelques genres, dans différentes familles, présentent une disposition comparable : *Archaeonycteris*, *Icaronycteris*, *Ageina*, *Scotophilus*, *Megaderma*.

D'autre part, par comparaison à *Hipposideros*, M^1 et M^2 se différencient beaucoup moins entre elles par le développement du talon postéro-lingual.

Les caractères qui viennent d'être mentionnés paraissent aisément interprétables, pour la plupart, en termes évolutifs : en comparaison des autres hipposidériés, *Palaeophyllophora* est en genre nettement primitif. La formule dentaire est plus complète ; P_4 conserve un rudiment de métaconide ; l'hypoconulide des molaires est sub-médian ; P^2 possède deux racines ; M^1 et M^2 sont peu différenciées entre elles.

Plus délicate est à première vue l'appréciation à porter sur la structure des molaires : talonide peu développé des inférieures, ectolophe incomplètement dilambdodonte des supérieures. Revilliod (1917, p. 40) corrélait implicitement ces caractères, et les jugeait très évolués. La corrélation apparaît peu discutable. Par contre, l'ensemble de cette disposition, pour le genre considéré, peut être qualifié de primitif, compte tenu : 1 - de la quasi-généralité d'une dilambdodontie incomplète chez les paléochiroptérygoïdés les plus anciens connus (Russell *et al.* 1973) ; 2 - du contexte dentaire archaïque de *Palaeophyllophora*. L'ensemble de ce problème semble en fait beaucoup plus complexe, et le présent mémoire ne s'impose pas comme lieu d'une discussion plus approfondie.

Comme dans le cas de *H. schlosseri*, les traits les plus immédiatement utiles de la population de *P. quercyi* de Ste-Néboule, au niveau des comparaisons entre populations éventuellement référables à cette espèce, concernent les dimensions. L'ensemble des mesures relevées chez *P. quercyi* de Ste-Néboule est récapitulé dans le Tableau 3. Les segments mesurés et les paramètres qui les caractérisent sont les mêmes que dans le tableau relatif à *H. schlosseri* (cf. *ante*).

Dimensions : cf. Tableau 3.

PALAEOPHYLLOPHORA OLTINA (DELFORTRIE, 1872)

(Planche 1, fig. 5 ; Planche 2, fig. 1-6)

Matériel : 5 fragments de mandibule, 10 dents isolées, une extrémité distale d'humérus (SNB 78 à 93).

Commentaire. Cette forme est peu abondante dans le gisement. Elle est morphologiquement semblable à *P. quercyi*, mais s'en distingue à première vue par sa plus grande taille. C'est le plus grand chiroptère de la localité, et l'un des plus grands que l'on puisse rencontrer dans l'ensemble des nombreuses faunes du Quercy.

Ainsi qu'il est dit plus haut, deux espèces de *Palaeophyllophora* ont été distinguées par Revilliod (1917) sur le critère principal de la taille. La plus grande, qui correspond

à la forme traitée ici, fut appelée *P. sanctae-nebouleae*. Comme ce nom l'indique, une partie du matériel, dont le crâne-type QP 780 (fig. 1-3, pl. 1 in Revilliod 1917), provenait d'une localité dite Ste-Néboule. Sans entrer dans le détail, il n'existe aucune évidence que cette localité ancienne soit la même que celle d'où provient le nouveau matériel utilisé ici. La chose reste possible, tout au plus.

En 1922, Revilliod établit l'identité d'un chiroptère anciennement décrit par Delfortrie (1872), sous le nom *Vespertilio oltinus*, et de sa propre espèce *P. sanctae-nebouleae*. Le matériel étudié par Delfortrie provenait d'une exploitation de « chaux phosphatée » sur la commune de Bédrier (Lot). Une autre publication du même auteur (1873) citant plus précisément la localité « Sainte-Néboule de Bédrier », la conclusion de Revilliod fut que les restes de chiroptères décrits par Delfortrie avaient la même provenance que ceux de Ste-Néboule conservés à Bâle. On ne peut avoir autant d'assurance que si l'on ne connaît pas sur le terrain les phosphorites du Quercy et la multiplicité des exploitations ou sondages anciens dans certaines zones. A Ste-Néboule même, plusieurs sondages et restes de petites cavités existent dans le bois où se trouve la poche ayant fait l'objet des fouilles récentes. On sait d'autre part qu'une étroite proximité topographique des poches n'implique pas l'identité d'âge de leurs remplissages.

Quoiqu'il en soit, il est raisonnable et plus simple d'admettre la synonymie proposée par Revilliod, en se référant à la morphologie et aux dimensions du crâne et des dents figurés par Delfortrie (fig. 1, p. 512). Ce crâne sans numéro de registre provenant de Ste-Néboule de Bédrier *sensu* Delfortrie, conservé à l'origine dans les collections de la Faculté des Sciences de Bordeaux, représente le Lectotype de l'espèce *Palaeophyllophora oltina*.

Comme dans le cas des deux espèces précédemment considérées (*H. schlosseri* et *P. quercyi*), la définition de *P. oltina* est insuffisante. On ne sait de quel point précis du secteur de Ste-Néboule provient le type. Outre cette espèce, les quelques mammifères cités dans la littérature pour la même localité composent une faunule chronologiquement homogène (*Pterodon dasyuroides*, *Palaeotherium medium medium*, *Palaeotherium muehlbergi muehlbergi*, *Adapis parisiensis* var. *betillei*, *Stehlinia gracilis*¹) correspondant au Ludien supérieur classique. On peut donc au moins présumer d'un tel âge pour le chiroptère décrit par Delfortrie. Ce type est d'autre part mal figuré, mais il s'agit distinctement d'un *Palaeophyllophora* (le crâne est d'un hipposidéridé typique à forts renflements nasaux ; d'autre part les molaires supérieures ont un ectolophe incomplètement dilambdodonte) de grande taille (la longueur du segment P^4-M^3 approche 10 mm). Par ailleurs, la définition donnée en 1917 par Revilliod repose sur un matériel hétérogène (en partie de Ste-Néboule *sensu* Revilliod, en partie d'autre provenance). Elle correspond essentiellement à un éventail de dimensions (la longueur du segment P_4-M_3 variant entre 8.8 mm et 9.7 mm).

Cet état de la question laisse la possibilité d'attribuer à *P. oltina* des populations de lignées éventuellement différentes. Comme dans les cas de *H. schlosseri* et *P. quercyi*,

1 - Aucun document référent au genre *Stehlinia* n'a pu être identifié dans le matériel nouvellement recueilli à Ste-Néboule.

	n	L. V.		M
P ₄ - M ₁	3	4.81	- 5.01	4.90
P ₄ - M ₃	1	9.65		
M ₁ - M ₂	2	5.13	- 5.57	
M ₁ - M ₃	1	7.49		
M ₂ - M ₃	3	4.90	- 4.96	4.93
C _i L	2	1.97	- 1.98	
	1	2.15	- 2.25	
P ₄ L	2	2.26	- 2.33	
	1	1.71	- 1.79	
M ₁₋₂ L	10	2.60	- 2.90	2.76
	10	1.77	- 2.33	2.07
M ₃ L	1	2.35		
	1	1.66		
C ^s L	2	3.23	- 3.27	
	1	2.47	- 2.52	
M ¹⁻² L	1	2.71		
	1	3.41		
M ³ L	2	1.40	- 1.41	
	1	2.82	- 2.86	
Humérus distum, D.A.P.	1	7.88		

TABLEAU 4

Mensurations des dents et de l'épiphyse distale de l'humérus de *Palaeophyllophora oltina* (DELFORTRIE, 1872) de Ste-Néboule.

une définition plus précise de *P. oltina* s'avère nécessaire. Celle-ci devrait se référer à une population homogène, d'origine connue, suffisamment fournie, d'âge ludien supérieur, et permettant l'assimilation du type de Delfortrie. La population disponible, de la localité récemment fouillée à Ste-Néboule possède ces caractéristiques sauf une : elle n'est pas très abondante.

Faute de mieux, elle permet cependant d'apprécier les dimensions des principaux éléments de la denture, de quelques segments-repères de la rangée inférieure, ainsi que de la palette de l'humérus (cf. Tableau 4).

Il est donc proposé de considérer l'échantillon de *Palaeophyllophora oltina* de Ste-Néboule comme représentatif de cette espèce. De la sorte, par le moyen de comparaisons portant sur la morphologie et les dimensions, par la prise en considération de l'âge relatif des faunes, la discrimination des lignées encore confondues au sein de *P. oltina* pourrait être tentée, sur la base d'un matériel suffisant et de provenance connue.
Dimensions : cf. Tableau 4.

PALAEOPHYLLOPHORA sp.

Matériel : SNB 94, M³ dr. (L 095 mm x l 1.80).

Commentaire : L'unique spécimen disponible pour cette forme présente la morphologie très caractéristique de la M³ du genre *Palaeophyllophora*.

L'ectolophe se réduit à un simple V, rendu dissymétrique par la brièveté de la crête paracône-mésostyle, qui atteint à peine la demi-longueur de la crête paracône-parastyle. Le sommet du mésostyle, élément labial le plus postérieur, ne forme qu'un infime rudiment de troisième crête.

Par ses faibles dimensions, la forme attestée à Ste-Néboule par cette M³ apparaît nettement distincte de *P. quercyi*, et a fortiori de *P. oltina*. Il s'agit donc d'une espèce nouvelle. Il est préférable, avant de la nommer, d'attendre qu'un matériel plus fourni, d'autre provenance que Ste-Néboule, puisse permettre de la caractériser de façon plus satisfaisante.

FAMILLE RHINOLOPHIDAE BELL, 1836

GENRE RHINOLOPHUS LACEPEDE, 1799

RHINOLOPHUS cf. *PRISCUS* REVILLIOD, 1920

(Planche 1, fig. 8)

Matériel : un fragment de dentaire dr. portant P₂ - P₃ - P₄ ; une P₄, 10 canines supérieures, une P⁴ isolées (SNB 95 à 98).

Commentaire. Cette forme peu représentée à Ste-Néboule a des dimensions semblables à celles de l'*Hipposideros schlosseri* du gisement.

Une grande ressemblance morphologique existe entre les genres récents *Rhino-*

lophus et *Hipposideros*, bien que l'histoire géologique de chacun s'étende sur une quarantaine de millions d'années. Si l'on considère isolément certains éléments crâniens, squelettiques, dentaires, une confusion est possible. Ce risque est réel dans le cas de Ste-Néboule, s'agissant d'espèces de taille semblable.

L'anatomie de *Rhinolophus* présente cependant des particularités plus ou moins nettes. Les plus importantes se trouvent au niveau des ceintures, du membre supérieur et notamment du coude. Les caractères de cette articulation, très importante du point de vue fonctionnel, sont bien exprimés par l'épiphyse distale de l'humérus.

Certaines populations de *Rhinolophus* nouvellement recueillies dans le Quercy, dans des remplissages d'âge oligocène inférieur comme Escamps, montrent qu'à cette époque ce genre possède la morphologie crânienne et dentaire observée chez ses représentants récents. Au niveau de l'articulation du coude par contre, l'évolution devant conduire à la structure typique des *Rhinolophus* actuels paraît à peine commencée. L'humérus de ces *Rhinolophus* anciens ne diffère que très faiblement de celui des hipposidéridés classiques. Ce fait est de nature à justifier un statut taxonomique différent pour les *Rhinolophus* à coude primitif et les *Rhinolophus* à coude évolué. Ce problème devrait être envisagé dans le cadre d'une révision des rhinolophidés paléogènes.

Parmi les nombreux fragments distaux d'humérus de plus petite taille recueillis dans le gisement de Ste-Néboule, aucun ne s'écarte sensiblement du type morphologique caractérisant *Hipposideros*, et ne requiert d'autre attribution qu'à l'espèce *H. schlosseri*.

Comme il est dit plus haut, *Rhinolophus* s'écarte très peu d'*Hipposideros* en ce qui concerne la denture. La différence la plus nette est la conservation par *Rhinolophus* d'une P_3 vestigiale sur le bord labial de la rangée dentaire. Sur le spécimen SNB 96, la morphologie, les proportions, la position de cette P_3 sont typiquement celles que l'on observe chez *Rhinolophus*.

Des différences plus ténues, entre *Rhinolophus* et *Hipposideros*, sont perceptibles au niveau de certaines dents, comme la canine supérieure ou la P_4 .

Chez *Rhinolophus*, la canine supérieure est dans l'ensemble plus effilée et acérée. Par rapport à l'axe de la racine, le croc se projette davantage en arrière, alors qu'il reste pratiquement dans le prolongement de cet axe chez *Hipposideros*. Le rebord cingulaire lingual du croc a un développement différent chez les deux genres : chez *Hipposideros* il forme un rebord plus épais et plus haut, et ce fort développement affecte essentiellement la moitié antérieure du cingulum lingual ; chez *Rhinolophus*, ce cingulum est moins épais, de hauteur plus constante, et se développe dans un plan plus oblique, de l'arrière vers l'avant et l'apex du croc. Le profil de la crête postérieure de la couronne est en outre différent, dessinant une large courbure concave chez *Rhinolophus* (où l'usure affecte pratiquement toute la hauteur de la crête) et deux courbures concaves successives chez *Hipposideros* (où l'usure n'affecte que les 2/3 apicaux de la crête). Les dix canines supérieures isolées de Ste-Néboule attribuées à *Rhinolophus* diffèrent par ces quelques points de celles, beaucoup plus nombreuses, qui reviennent à *H. schlosseri*.

L'une de ces canines (SNB 95 - 8) se trouve en place sur un fragment de maxillaire laissant observer la région alvéolaire de P². Il semble bien que deux petits alvéoles séparés correspondaient à cette prémolaire vestigiale.

La P₄ de *Rhinolophus* présente le même schéma général que celle d'*Hipposideros*, et en particulier un métaconide vestigial sous la forme d'un ressaut de la crête postéro-linguale de la cuspidé principale. Chez le premier genre cependant, cette cuspidé principale a un aspect plus effilé que chez le second : elle est nettement pincée dans le sens antéro-labial ; un méplat horizontal se développe à la base du flanc antéro-labial, alors qu'un simple bourrelet cingulaire existe au même niveau chez *Hipposideros*.

Les rares spécimens de Ste-Néboule référables d'après ces quelques critères au genre *Rhinolophus* peuvent être comparés avec profit aux éléments homologues d'une forme bien représentée dans le remplissage d'Escamps. Ainsi qu'on le sait, la faune de cette dernière localité est légèrement plus récente que celle de Ste-Néboule. D'après ses caractères et ses dimensions, l'espèce de *Rhinolophus* relativement commune à Escamps a pu être considérée comme proche du *R. priscus* REVILLIOD, 1920 (de Bonis *et al.* 1973).

Ce dernier taxon pose des problèmes comparables à ceux qui ont été analysés précédemment à propos des espèces d'*Hipposideros* et de *Palaeophyllophora* : le matériel sur lequel Revilliod a fondé l'espèce est hétérogène par sa provenance (du Quercy et du Mormont), mal daté, et insuffisamment caractérisé. Comme dans les cas précédents, une assimilation du type à une population compatible, bien repérée stratigraphiquement, serait souhaitable. Faute de quoi une réserve de principe accompagnera toute attribution de matériel nouveau à l'espèce *R. priscus*, et une étude phylogénique restera impossible.

La comparaison des rares spécimens de Ste-Néboule aux éléments homologues de *R. cf. priscus* d'Escamps montre une étroite ressemblance morphologique. Les caractères mentionnés plus haut, relatifs à la canine supérieure et à la P₄, se retrouvent chez l'une et l'autre forme. Les dimensions sont par ailleurs du même ordre. L'appartenance des deux populations à une même espèce, affine de *R. priscus*, apparaît ainsi très vraisemblable.

La biradiculie de P² avait été mentionnée par Revilliod comme un caractère primitif propre à *R. priscus*, par opposition aux autres espèces du genre. On a signalé plus haut la biradiculie de P² sur le spécimen SNB 95 - 8. Dans la population d'Escamps existe à cet égard une certaine variation : on peut observer la présence d'une seule petite racine, ou d'une racine plus épaisse et sub-bifide (majorité des cas), ou de deux petites racines distinctes, plus ou moins écartées.

Les *Rhinolophus* paléogènes présentent en fait à ce niveau de la denture un contexte primitif nettement plus prononcé que les représentants récents : un espace alvéolaire sépare réellement la canine de la P⁴, alors que chez les formes récentes, ces dents sont contiguës et la P² uniradiculée déjetée sur le bord labial de la rangée. La P² est généralement plus développée, à couronne plus allongée, et à biradiculie vestigiale chez les formes anciennes.

Dans l'état actuel des données, un tel caractère primitif de la denture supérieure

			n	L. V.	M
SNB 95.1 à 10	C ^s	L	10	1.55 - 1.76	1.61
		l	10	1.17 - 1.48	1.29
SNB 98	P ^d	L	1.29		
		l	1.77		
SNB 96	P ₂ -P ₄		2.54		
		P ₂	L	1.15	
			l	0.93	
	P ₄	L	1.35		
		l	1.12		
SNB 97	P ₄	L	1.39		
		l	0.99		

TABLEAU 5

Mensurations des dents de *Rhinolophus cf. priscus* REVILLIOD, 1920 de Ste-Néboule.

ne peut être a priori considéré comme propre à une seule lignée spécifique. Il pourrait aussi bien s'agir d'un trait commun à différentes lignées de *Rhinolophus* archaïques. *Dimensions* : cf. Tableau 5.

CONCLUSIONS.

1. — ELEMENTS BIOCHRONOLOGIQUES.

Quoique faible, l'indication fournie à cet égard par la faune des petits placentaires entomophages de Ste-Néboule n'est pas totalement négligeable. Plusieurs des espèces présentes sont caractéristiques de la transition Eo-Oligocène (Ludien inférieur et supérieur) : *Pseudorhyncocyon cayluxi*, *Saturninia gracilis*, *S. beata*, *Hipposideros schlosseri*, *Rhinolophus* cf. *priscus*.

Une seule de ces espèces correspond à une lignée actuellement identifiable avec relative certitude et correctement documentée : *Saturninia gracilis*. La population disponible à Ste-Néboule, quantitativement intéressante, se place dans une situation évolutive intermédiaire entre un stade ludien inférieur (population de Perrière, Malpérié, etc.) et un autre stade plus récent (population d'Escamps essentiellement). Cette donnée rejoint de façon appréciable plusieurs autres éléments biochronologiques de même sens fournis par d'autres espèces de mammifères.

2. — APPORT DU GISEMENT DE STE-NEBOULE A UNE SYSTEMATIQUE PHYLOGENIQUE DES HIPPOSIDERIDES.

Dans sa quasi-totalité, la systématique spécifique des chiroptères du Paléogène supérieur d'Europe a été élaborée par Reveillod (1917, 1920, 1922) d'après un matériel assez abondant provenant pour l'essentiel des phosphorites du Quercy.

Par défaut constitutif tenant à la nature géographiquement et chronologiquement hétérogène des anciennes collections du Quercy, cette systématique spécifique est inadéquate. A l'intérieur des principaux types morphologiques correspondant aux genres, les espèces représentent des regroupements artificiels d'individus par classes de taille.

Ainsi qu'il apparaît de plus en plus, ces classes peuvent recouvrir ou recouvrent effectivement différentes lignées. Pour la plupart des genres du Paléogène supérieur, l'élaboration d'une systématique phylogénique nécessite que les définitions spécifiques de Reveillod soient restreintes à des lignées uniques, donc au départ à des populations homogènes représentatives de ces lignées. Le plus notable intérêt du gisement de Ste-Néboule est à l'heure actuelle de permettre une redéfinition de plusieurs taxons spécifiques classiques, désormais envisageables comme monophylétiques : *Hipposideros schlosseri*, *Palaeophyllophora quercyi*, *Palaeophyllophora oltina*.

3. — DONNEES MORPHOLOGIQUES.

Pour cette forme assez surprenante et par ailleurs très rare qu'est *Pseudorhyncocyon*, l'unique spécimen trouvé à Ste-Néboule, une M_3 , fournit quelques éléments morphologiques nouveaux. Le fort développement des facettes d'usure sur cette dent

permet en particulier d'inférer quelques caractères de la M^3 , non encore documentée pour ce genre.

Un fragment de maxillaire fait mieux connaître la denture prémolaire supérieure du petit nyctithériidé *Saturninia gracilis*, notamment la morphologie de la P^2 , qui restait ignorée pour le genre, et permet de préciser l'étendue de la variabilité de la P^3 dans cette espèce.

En ce qui concerne les chiroptères, quelques précisions sont apportées à la description de la denture de *Palaeophyllophora*. D'autre part, une interprétation radicalement différente de celle de Revilliod est donnée aux structures caractéristiques des molaires de ce genre : W aux branches internes réduites des supérieures, faible développement du talonide des inférieures. Il est proposé en effet de considérer ces dispositions comme primitives.

Une remarque peut être ajoutée ici, à propos des différentes espèces du genre *Palaeophyllophora* : il est frappant, à Ste-Néboule comme dans les autres localités où ce genre est représenté, de constater la grande fréquence des dents usées, ou très usées, dans les populations recueillies. Ce fait est simplement signalé ici ; son interprétation paraît nécessiter une analyse plus approfondie.

4. — INDICATIONS PALEOECOLOGIQUES.

La faune des chauves-souris de Ste-Néboule est constituée de façon presque exclusive par des hipposidéridés. La colonisation par ces seuls chiroptères d'habitats souterrains reliés aux zones de remblaiement peut dépendre étroitement des conditions offertes par ces habitats. Elle ne reflète sûrement pas l'ensemble de la faune de chiroptères à l'époque du remplissage et aux abords de Ste-Néboule. Plusieurs autres familles sont en effet bien représentées dans d'autres localités du Quercy chronologiquement proches.

Cependant, la grande abondance des hipposidéridés à Ste-Néboule pourrait être révélatrice de certaines conditions d'environnement extérieur, et notamment d'une relative importance du couvert forestier, ou du moins d'une relative densité de ce couvert. On sait en effet que les hipposidéridés se trouvent très bien adaptés, dans la nature paléotropicale actuelle, à l'exploration et à l'exploitation aériennes de ce type de milieu (Brosset 1966). Pour que cette indication soit valable, elle requiert toutefois, chez ces chiroptères, une stabilité écologique aussi durable que leur apparente stabilité anatomique.

BIBLIOGRAPHIE

- BONIS L. de, CROCHET J.-Y., RAGE J.-C., SIGE B., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M., 1973. — Nouvelles faunes de vertébrés oligocènes des phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (3) 174, *Sci. Terre* 28 : 105-113, 1 fig.
- BROSSET A., 1966. — La biologie des Chiroptères. Masson, Paris, 240 p.
- CLEMENS W.A., 1973. — Fossil Mammals of the Type Lance Formation, Wyoming. Part III. Eutheria and Summary. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, 94 : 102 p., 32 fig.
- DELFORTRIE E., 1872. — Les gîtes de chaux phosphatée dans le département du Lot ; leur faune, le mode et l'époque probable de leur formation. *Actes Soc. linn. Bordeaux*, 28 : 505-518, 10 fig.
1873. — Un singe de la Famille des lémuriens dans les phosphates de chaux quaternaires du département du Lot. *Actes Soc. linn. Bordeaux*, 29 : 87-95, pl. 5.
- GEZE B., 1977. — La « poche à phosphorite » (de Ste-Néhoule) et son remplissage. *Palaeovertebrata*, 8 (2-4) : 171-173.
- MIGUET R., 1967. — Observations nouvelles sur les chiroptères des phosphorites du Quercy. *Trav. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon*, N. S. 14 : 103-114, 5 fig.
- REVILLIOD P., 1917. — Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires.
1. — *Mém. Soc. pal. suisse*, 43 : 58 p., 13 fig., 1 pl.
1920. — *ibid.* 2. *Mém. Soc. pal. suisse*, 44 : 63-129, 46 fig., 2 pl.
1922. — *ibid.* 3. *Mém. Soc. pal. suisse*, 45 : 133-195, 24 fig., 1 pl.
- RUSSELL D. E., LOUIS P., SAVAGE D. E., 1973. — Chiroptera and Dermoptera of the French Early Eocene. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, 95 : 1-57, 13 fig.
- SIGE B., 1968. — Les Chiroptères du Miocène inférieur de Bouzigues. I. Etude systématique. *Palaeovertebrata*, 1 (3) : 65-133, 28 fig.
1974. — *Pseudorhyncocyon cayluxi* Filhol, 1892, insectivore géant des phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, 6 (1-2) : 33-46, 2 fig., 1 pl.
1975. — Insectivores primitifs de l'Eocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale. Apatemyidés et Leptictidés. *Coll. internat. C.N.R.S.*, 218 : 653-673, 9 fig., 2 pl.
1976. — *ibid.* Nyctithériidés. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, N. S. (C) 34 : 140 p., 111 fig.
1977. — Les insectivores et chiroptères du Paléogène moyen d'Europe dans l'histoire des faunes de mammifères sur ce continent. *Paléobiologie continentale*, 7 (3) : 1-25.
- SUDRE J., 1977. — Les Artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale ; systématique et évolution. Thèse, Montpellier. 257 p., 22 fig., 22 pl. (polycopié, non publié).

LEGENDES DES PLANCHES

PLANCHE 1

Hipposideros (Pseudorhinolophus) schlosseri (REVILLIOD, 1917) de Ste-Néboule.

- 1/ SNB 49-4, fragment d'hémimandibule g. ; alvéoles de I_1 , I_2 , P_2 ; C, P_4 - M_3 en place. SNB 101, fragment antérieur d'hémimandibule g. ; C- P_2 en place. Vue occlusale, X 6.
- 2/ SNB 54-9, fragment de maxillaire dr. ; alvéole de P^2 ; P^4 - M^3 en place. Vue occlusale, X 8.

Palaeophyllophora quercyi REVILLIOD, 1917 de Ste-Néboule.

- 3/ SNB 66-3, fragment de maxillaire dr. ; P^4 - M^3 en place. Vue occlusale, X 8.
- 4/ SNB 65-4, fragment d'hémimandibule dr. ; alvéoles de I_1 , I_2 , C, P_2 ; P_4 - M_3 en place. Vue occlusale, X 6.

Canines supérieures (dr.) à la même échelle (X 5) des quatre principales espèces de chiroptères de Ste-Néboule ; vues linguales.

- 5/ SNB 85, *Palaeophyllophora oltina* (DELFORTRIE, 1872).
- 6/ SNB 99, *Palaeophyllophora quercyi* REVILLIOD, 1917 .
- 7/ SNB 100, *Hipposideros (Ps.) schlosseri* (REVILLIOD, 1917).
- 8/ SNB 95-8, *Rhinolophus cf. priscus* REVILLIOD, 1920 .

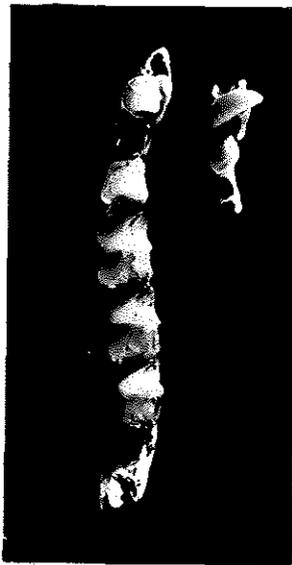
Photographies Jacques Martin.

PLANCHE 2

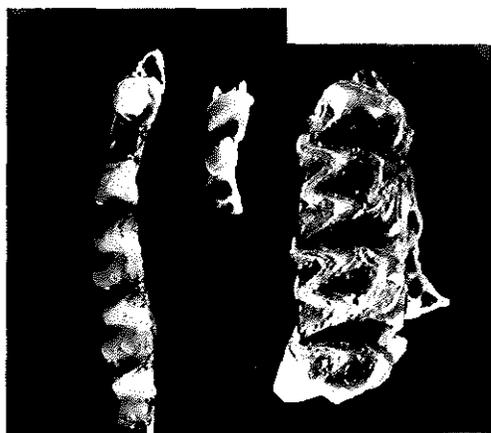
Palaeophyllophora oltina (DELFORTRIE, 1872) de Ste-Néboule.

- 1/ SNB 83, fragment distal d'humérus g. ; vue externe, X 3,5.
- 2/ Composite : SNB 80, fragment antérieur d'hémimandibule g. ; alvéoles de I_1 , I_2 , C, P_2 , P_3 ; P_4 - M_1 en place. SNB 79, fragment d'hémimandibule g. ; M_2 - M_3 en place. Vue occlusale, X 3.
- 3/ SNB 90, canine inférieure dr. ; vue labiale, X 5.
- 4/ SNB 84, canine supérieure dr. ; vue linguale, X 5.
- 5/ SNB 86, M^1 ou 2 g. ; vue occlusale, X 5.
- 6/ SNB 88, M^3 dr. ; vue occlusale, X 5.

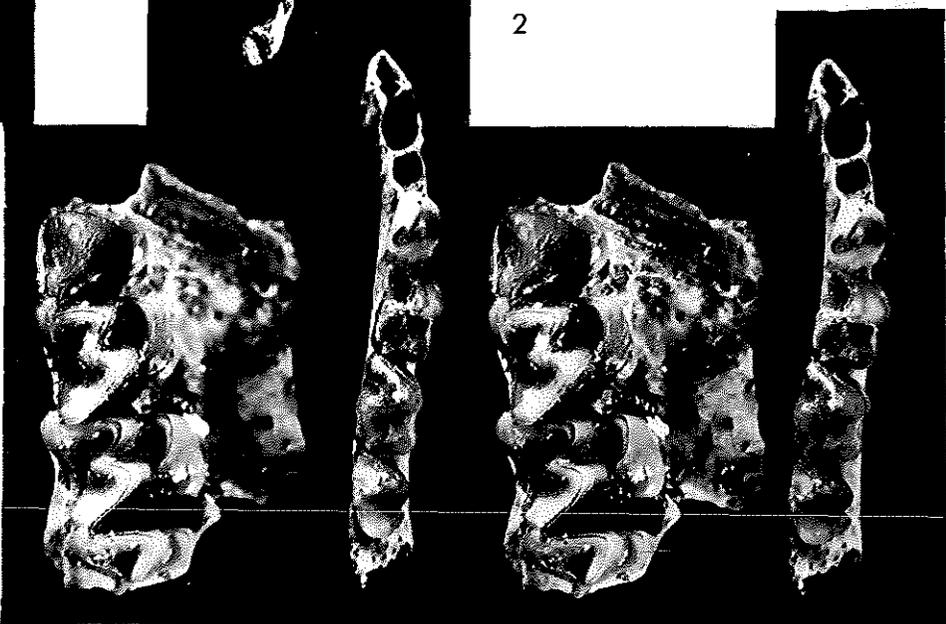
Photographies Jacques Martin.



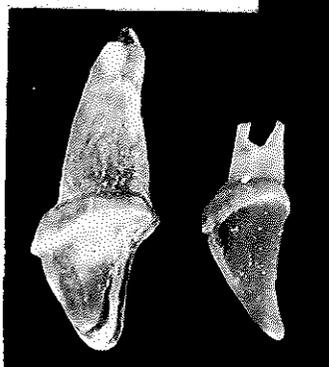
1



2



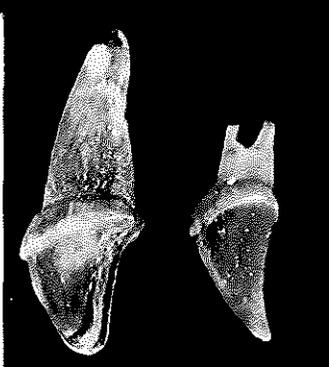
4



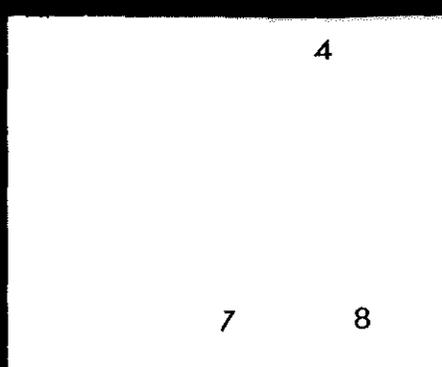
5



6

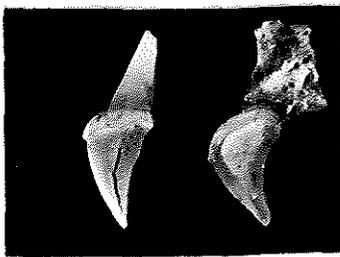
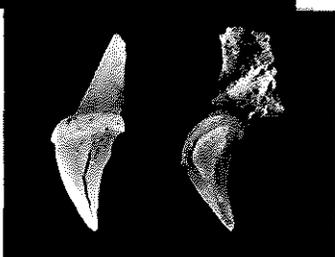


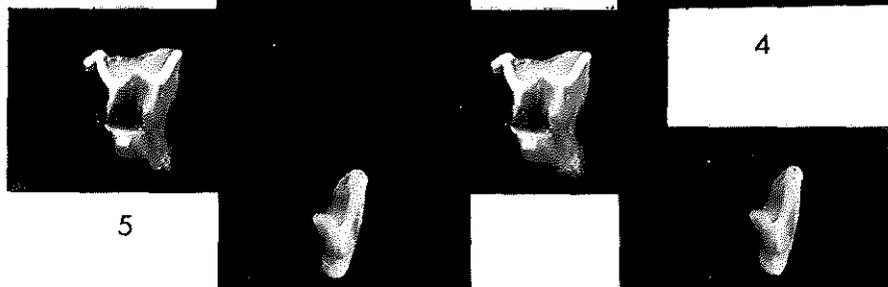
3



7

8





6