

RÉVISION DES CHIROPTÈRES LUTÉTIENS DE MESSEL (HESSE, ALLEMAGNE)

par

D.E. RUSSELL et B. SIGÉ

SOMMAIRE

	page
Résumé (allemand, anglais, français)	84
Introduction	85
<i>Palaeochiropteryx</i> REVILLIOD, 1917	
— Diagnose	87
— Denture inférieure	88
— Denture supérieure	93
— Dimensions des dents	98
— Crâne et mandibule	99
— Colonne vertébrale et thorax	100
— Membre antérieur	103
— Membre postérieur	113
— Dimensions du squelette	124
— Espèces décrites	124
<i>Archaeonycteris</i> REVILLIOD, 1917	
— Diagnose	125
— Discussion	125
— Denture inférieure	129
— Denture supérieure	134
— Dimensions des dents	139
— Crâne et mandibule	139
— Membre antérieur	140
— Membre postérieur	149
— Dimensions du squelette	153
— Espèces décrites	154
Discussion :	
— Comparaison <i>Palaeochiropteryx</i> - <i>Archaeonycteris</i>	156
— Rapports des chiroptères de Messel avec les principaux groupes de chiroptères	159
— Conclusions	168
Remerciements	173
Catalogue	173
Bibliographie	181
Planches photographiques	hors-texte

Palaeovertebrata, Montpellier, 1969, 3 : 83-182, 29 fig., 6 pl.

(Accepté le 15 juillet 1969; publié le 4 avril 1970)

RÉSUMÉ

Eine Revision der Schon früher von REVILLIOD im Jahre 1917 beschriebene Fleder-Mäuse, bestützt sich auf der Anatomie des Gebisses und des Skeletts. Eine Darstellung oder Wiederdarstellung der noch verbrauchbaren Dokumenter begleitet diese neue Beschreibung, die ausführlicher ist als die ursprüngliche Monographie.

Die Untersuchung lässt eine gewisse Variabilität in den Gebisstrukturen der Gattungen *Palaeochiropteryx* REVILLIOD und *Archaeonycteris* REVILLIOD, sowie eine allgemeine Ähnlichkeit zwischen diesen zwei Formen erscheinen. Die Morphologie der Zähne erlaubt jedoch die Validität der verschiedene Arte zu prüfen.

Einige Differenzen scheinen für die Gattung *Archaeonycteris* eine niedrigere Stufe in der Entwicklung des Gebisses und des Skeletts anzugeben.

Der Vergleich mit den Hauptgruppen der heutigen Fleder-Mäuse sowie mit den verschiedenen eoänen Fossilien (besonders *Cecillonycteris* HELLER und *Icaronycteris* JEPSEN) führt zur eine genauere Ansicht über der Anatomie der primitiven Fleder-Mäuse.

Dieser Vergleich erlaubt auch die Integration der bisherigen beschriebenen Ancestralen Arten in eine Super-Familie der Palaeochiropterygoidea vorzuschlagen sowie eine gesamte phylogenetische Hypothese für die Ordnung der Chiroptera vorzustellen.

The revision of the Lutetian chiropterans from Messel, first described by Revilliod in 1917, is based on the anatomy of the teeth and the skeleton. A figuration or refiguration of the material utilized accompanies the new description, which goes beyond that of the original monograph.

The study shows a certain variability of the dental structure within the genera *Palaeochiropteryx* REVILLIOD and *Archaeonycteris* REVILLIOD, as well as a general resemblance of the two forms. The morphology of the teeth permits, however, the verification of the validity of the different species: *Palaeochiropteryx tupaodon* REVILLIOD, *P. spiegelii* REVILLIOD, *Archaeonycteris trigonodon* REVILLIOD, and *Archaeonycteris revilliodi*, n. sp.

Some differences of the skeletal and dental anatomy tend to indicate a stage of evolution less advanced for the genus *Archaeonycteris*.

The comparison of the chiropterans of Messel with the principal groups of living chiropterans, as well as with different Eocene fossils (notably *Cecillonycteris* HELLER and *Icaronycteris* JEPSEN), leads to a more precise idea of the anatomy of primitive chiropterans. This comparison also permits the proposition that the old forms so far described by integrated in a superfamily, the Palaeochiropterygoidea, and allows a general phylogenetic hypothesis to be advanced for the order Chiroptera.

La révision des chiroptères lutétiens de Messel, décrits d'abord par Revilliod en 1917, s'appuie sur l'anatomie des dents et du squelette. Une figuration ou refiguration des documents utilisables accompagne la nouvelle description, plus approfondie que la monographie originale.

L'étude montre une certaine variabilité de la structure dentaire à l'intérieur des genres *Palaeochiropteryx* REVILLIOD et *Archaeonycteris* REVILLIOD, ainsi qu'une ressemblance générale des deux formes. La morphologie des dents permet toutefois de vérifier la validité des différentes espèces: *Palaeochiropteryx tupaodon* REVILLIOD, *P. spiegelii* REVILLIOD, *Archaeonycteris trigonodon* REVILLIOD, et *Archaeonycteris revilliodi* n. sp.

Quelques différences tendent à faire admettre pour le genre *Archaeonycteris* un stade évolutif moins avancé de l'anatomie squelettique et de la denture.

La comparaison des chiroptères de Messel avec les principaux groupes de chiroptères actuels, ainsi qu'avec différents fossiles éocènes (notamment *Cecillonycteris* HELLER et *Icaronycteris* JEPSEN) conduit à préciser l'idée que l'on peut avoir de l'anatomie des chiroptères primitifs. Cette comparaison permet également de proposer l'intégration des formes anciennes décrites à ce jour dans une superfamille des Palaeochiropterygoidea, et d'avancer une hypothèse phylogénétique d'ensemble pour l'ordre des chiroptères.

Adresse des auteurs: Donald E. RUSSELL et Bernard Stœpé, Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8, rue Buffon, 75 - Paris, 5^e.

INTRODUCTION

Dans une note préliminaire, P. Revilliod faisait en 1915 un examen des principaux genres de chiroptères connus dans les terrains tertiaires. Il y citait comme formes les plus anciennes les chauves-souris du gisement lignitifère et bitumineux de Messel, près Darmstadt (Hesse, Allemagne). Il considérait alors ces fossiles comme les représentants d'une unique espèce de petite taille, montrant plusieurs caractères odontologiques et ostéologiques primitifs, mais possédant par contre une aile de forme semblable à celle de certains chiroptères récents.

En 1917, la publication par le même auteur d'une étude plus détaillée portait à quatre le nombre des espèces reconnues, réparties en deux genres nouveaux, *Palaeochiropteryx* et *Archaeonycteris*, eux-mêmes représentatifs de deux familles nouvelles, dont les affinités restaient inconnues.

Le même auteur encore, au terme de sa monographie sur les chiroptères tertiaires (1922, p. 177, 186-191) eut à reparler des chauves-souris de Messel, en abordant le problème de l'origine de cet ordre de mammifères. Revilliod insistait alors sur les caractères très primitifs du genre *Archaeonycteris*, alléguant notamment la structure de ses molaires inférieures et la présence d'une dentition de lait non réduite (cf. Discussion, p. 125). Mais l'aile de ces fossiles apparût à Revilliod suffisamment évoluée, par ses proportions essentiellement, pour qu'il en conclue le premier qu'ils ne pouvaient éclairer le problème posé par l'évolution des chauves-souris à partir d'ancêtres sauteurs ou planeurs, et que l'on ne recueillerait des données à ce sujet qu'avec des documents plus anciens. Les auteurs qui eurent à aborder cette question par la suite adoptèrent généralement ce point de vue, et par ailleurs subsista le problème des affinités des chauves-souris de Messel.

Pendant assez longtemps, *Palaeochiropteryx* et *Archaeonycteris* sont restés les plus anciens représentants de l'ordre des chiroptères, et n'ont pas été signalés dans d'autres localités que Messel. La situation stratigraphique du gisement à la base de l'Eocène moyen (Lutétien inférieur) a fait l'objet d'une récente confirmation par H. Tobien (1968).

Sans tenir compte ici de quelques cas ambigus, on connaît aujourd'hui des chauves-souris incontestables provenant de terrains antélutéliens, en Amérique du Nord et en Europe. De la Green River Formation du Wyoming (du Wasatchian supérieur, soit approximativement de l'Yprésien) provient le très beau spécimen d'*Icaronycteris index* récemment décrit par Jepsen. En Europe, les récoltes récentes de faunes de micromammifères dans divers gisements de l'Eocène, notamment l'Eocène inférieur de France, ont permis de réunir de nombreuses pièces dentaires attribuables à des chauves-souris. Leur détermination et leur étude restaient malaisées en l'absence de références très précises pour les chiroptères de cette époque. C'est un des avantages du gisement de Messel que de fournir, dès le début de l'Eocène moyen, une faune de chauves-souris incontestables, permettant d'indispensables comparaisons.

Les fossiles se présentent en effet, à la surface de plaquettes de lignite, comme des squelettes plus ou moins complets, montrant la structure anatomique si caractéristique des chiroptères. Au total, 47 individus ont été inventoriés, 39 attribués au genre *Palaeochiropteryx*, 8 au genre *Archaeonycteris*. L'état de conservation rend l'étude délicate : les os apparaissent très souvent écrasés, et les structures comme empatées par la gangue bitumineuse. Les éléments d'un squelette ou sa simple empreinte sont répartis de façon irrégulière sur deux surfaces correspondant au clivage d'une même plaque de lignite. De nombreuses pièces (fragments de maxillaires, de mandibules, dents isolées, fragments d'os divers), détachées des plaques, sont conservées séparément.

Les besoins actuels en matière d'anatomie comparée ont rendu nécessaire un nouvel examen de ces fossiles. D'une certaine manière en effet, la description de Revilliod s'accompagnait au niveau du texte d'une part d'interprétation, qu'il fallait essayer de réduire le plus possible, et au niveau des figures d'un net schématisme. L'observation nouvelle devait donc se doubler d'une figuration ou re-figuration plus utilisable des documents importants.

Quelques-unes des pièces étudiées par Revilliod ont été égarées (cf. Catalogue p. 173). Par contre, de nouveaux documents peuvent être utilisés, certains récemment recueillis dans la vaste carrière de Messel, comme le beau spécimen n° 7069 découvert en 1966 par Fr. E. Kuster (Kuster-Wendenburg, 1969).

Le présent mémoire donne successivement pour les genres *Palaeochiropteryx* et *Archaeonycteris* une description et les dimensions (exprimées en millimètres) des dentures inférieure et supérieure et des différentes parties du squelette. La terminologie cuspidienne classique a été utilisée pour la description des dents et la série prémolaire est numérotée de l'avant vers l'arrière. A cette partie descriptive fait suite une comparaison des deux genres. Sont ensuite envisagés leurs rapports avec les principaux groupes de chiroptères récents et certaines formes fossiles particulières. Au terme de l'étude, ces considérations permettent de dresser une liste des caractères anatomiques primitifs des chiroptères, de proposer pour les formes paléogènes une systématique supra-générique nouvelle, et d'interpréter les données actuelles dans une hypothèse phylogénique d'ensemble.

N.B. : L'échelle accompagnant les dessins correspond à 1 mm.

I

PALAEOCHIROPTERYX

Genre **PALAEOCHIROPTERYX** REVILLIOD, 1917, p. 190.

Revilliod, lorsqu'il créa ses genres *Palaeochiropteryx* et *Archaeonycteris*, n'utilisa pas toujours pour la diagnose de l'un et de l'autre des critères homologues et donc directement comparables. La traduction de ces diagnoses est donnée dans le présent travail, avec amendements.

DIAGNOSE AMENDÉE.

Face très allongée; partie alvéolaire du prémaxillaire bien développée et soudée au maxillaire (palais inconnu); très long canal infra-orbitaire; arcade zygomatique et crête sagittale présentes; labyrinthe osseux aussi volumineux que chez les microchiroptères récents; processus angulaire de la mandibule sub-carré et légèrement crochu vers l'arrière; bords inférieur et supérieur de sa branche horizontale sub-parallèles.

Formule dentaire : I 3²/3 C 1/1 P 3/3 M 3/3.

Molaires construites sur le type général des microchiroptères, mais tubercules des molaires inférieures plus coniques et mieux individualisés que chez les formes récentes, plus grêles et plus aigus que chez *Archaeonycteris*. Molaires inférieures tendant à posséder 5 tubercules; entoconide et hypoconide sub-égaux; hypoconulide très petit mais présent sur M₁-M₃, et situé bien au-dessous de l'entoconide; talonide de M₃ relativement large. Molaires supérieures pourvues d'un mésostyle; métaconule petit; paraconule absent; bourrelet basal fort, à l'avant comme à l'arrière (avec une suggestion d'hypocône), et incomplet lingualement; lobe de l'hypocône modérément développé. Aux deux mâchoires, prémolaire antérieure la plus petite des trois. Métaconide de P₄ inférieure de développement variable, mais toujours présent. P⁴ supérieure à contour triangulaire; P³ supérieure triradiculée.

Humérus à crête deltoïde moyennement développée et à tête articulaire sphérique; tubercule major relativement bas, atteignant le niveau de la tête articulaire et n'entrant pas en contact avec l'omoplate; épiphyse distale large, à gros capitellum sphérique, situé en son milieu, et épitrochlée fortement développée. Cubitus fusionné au radius près du milieu de ce dernier. Patagium large; doigt V toujours le plus court. Une seule vraie vertèbre sacrée fusionnée à l'ilion. Queue aussi longue que le tronc. Fémur à diaphyse épaisse et rectili-

gne; tête sphérique; trochanters peu différenciés; condyles distaux éloignés l'un de l'autre. Péroné aussi long que le tibia. Pied relativement court et étroit.

DESCRIPTION.

I. — DENTURE.

1. DENTURE INFÉRIEURE.

La description de la denture inférieure est essentiellement fondée sur les échantillons suivants :

- P. tupaiodon* : 655 (Me 25) LECTOTYPE - Canine-M₃; rangée droite.
 4271 (Me 26) - I₁, I₂ et I₃ cassées, C-M₃; rangée gauche.
 631 (Me 43) - M₃, droite et gauche.
- P. spiegelii* : 853 (Me 32) LECTOTYPE - M₁, M₂ et M₃ brisées; rangée droite.
 P₃, P₄, M₃; rangée gauche.
 4310 (Me 30) - I₁, M₁ ou M₂; rangée gauche. I₁-I₃; rangée droite.

Incisives (Pl. 1, fig. 2; Fig. 1).

Les 3 incisives sont présentes sur l'échantillon Me 26, bien que I₂ et I₃ soient très usées à leur sommet. I₁ est, elle, bien conservée; elle est assez allongée transversalement (la dent a été tordue au cours de la fossilisation, de sorte que l'angle normalement mésial est ici dirigé vers l'arrière), et couronnée de trois tubercules sub-égaux. Antérieurement la dent est nettement convexe; postérieurement elle est légèrement concave. Les deux autres incisives sont de même taille environ que I₁. Les incisives inférieures faisant partie de l'échantillon Me 30 (*P. spiegelii*) sont conservées à part. Les couronnes ont subi moins de dommages que celles de Me 26 (*P. tupaiodon*), ce qui permet de voir que toutes les trois, de I₁ à I₃, sont bien tricuspidées, comme l'étaient sans doute les I₂ et I₃ de Me 26.

Canine (Pl. 1, fig. 1-2; Fig. 1, 3).

La canine de *P. tupaiodon* présente quelque variabilité d'une mâchoire (Me 25) à l'autre (Me 26). Toutes deux possèdent un bourrelet antéro-lingual large, mais il n'y en a pas du côté labial sur Me 25, tandis qu'il est petit mais distinct sur Me 26. Me 25 présente un talonide bien développé, caréné à l'arrière et portant du côté lingual un petit tubercule. De plus une crête issue du sommet de la dent se dirige lingualement pour toucher la crête transversale postérieure. La face postérieure du tubercule principal de la canine se creuse entre deux crêtes descendantes, labiale et linguale. Sur Me 26 ces deux crêtes verticales sont bien plus faibles, de sorte que la surface postérieure de la canine n'est que légèrement concave. Sur Me 25 le talonide est soit moins bien

développé que sur Me 26, soit fort usé, si bien que l'on n'y distingue pas de crête postérieure ni de tubercule postéro-lingual. Mais la prémolaire antérieure du même échantillon (Me 26) déborde sur ce talonide. Ce débordement est peut-être responsable de la disparition des caractères mentionnés ci-dessus.

P_2 (Pl. 1, fig. 1-2; Fig. 1, 3).

P_2 , monoradiculée, est entourée d'un bourrelet qui forme, à l'angle antéro-lingual, un petit tubercule; celui-ci produit à son tour une certaine angulation dans le contour horizontal de la dent. Le tubercule principal possède à la fois une crête postérieure et une crête antérieure; celle-ci atteint le bourrelet labialement par rapport au petit tubercule. Le talonide est très peu développé. La partie postérieure de son tubercule principal est brisée sur la P_2 de Me 26.

P_3 (Pl. 1, fig. 1-2, Pl. 4, fig. 2 b; Fig. 1-3).

P_3 , biradiculée, montre essentiellement une accentuation des traits esquissés sur P_2 . Il existe un fort tubercule antéro-lingual (endommagé sur Me 26) et la crête postérieure du talonide est particulièrement bien développée lingualement (elle est soit usée soit endommagée sur Me 26). Les côtés labial et lingual de la dent sont, à la base, approximativement parallèles, mais le premier est plus court, de sorte que le contour basal décrit un trapèze isocèle. Le bourrelet est pratiquement complet, le talonide modérément développé. Le tubercule principal est pourvu d'une crête antérieure et d'une crête postérieure et, comme sur P_2 , la première atteint le bourrelet labialement par rapport au petit tubercule basal. La P_3 de *P. spiegelii* diffère de celle de *P. tupaïodon* par ses proportions: elle est relativement plus large et plus courte. D'autre part le tubercule antéro-lingual paraît être moins développé et s'oriente plus transversalement sur la dent (à moins que cet aspect ne soit la conséquence des dommages subis par le tubercule). Mais la différence principale réside dans le talonide, notablement plus court ici; de plus le tubercule principal y reste plus bas et la pente de sa crête postérieure moins raide (il faut noter que cette dent de l'échantillon Me 32 est fendue verticalement dans sa longueur).

P_4 (Pl. 1, fig. 1-2, Pl. 4, fig. 2; Fig. 1-3).

P_4 explicite les tendances signalées sur P_3 ; la dent est plus molariforme en ce sens qu'elle est plus large pour une longueur équivalente; en ce sens surtout qu'elle est trituberculée, le tubercule antéro-lingual formant un paraconide aussi bien développé que sur M_3 , par exemple, et le métaconide est présent (fort sur Me 25, faible sur Me 26) mais n'atteint pas encore la taille de celui des molaires. Le talonide (usé sur Me 26) est large et de longueur égale à presque la moitié de celle du trigonide. Sur Me 25 des crêtes issues des protoconide et métaconide traversent le talonide d'avant en arrière, limitant entre eux une cuvette. Bien que le talonide soit caréné postérieurement, il ne porte pas de tubercule de ce côté, où il est plus arrondi (en profil horizontal) et moins pointu que sur P_3 . Le bourrelet est complet sauf antéro-lingualement au-dessous du paraconide et parfois aussi (sur Me 25) au-dessous du métaconide.

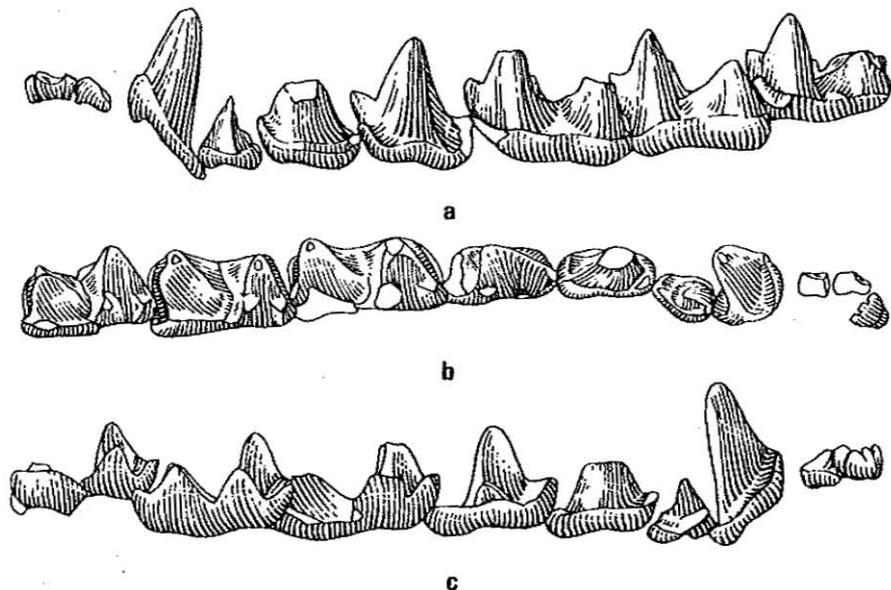


FIG. 1. — *Palaeochiropteryx tupaiodon*, 4271 (Me 26). Mâchoire inférieure gauche, I_1 - M_3 ; a : vue labiale, b : vue occlusale, c : vue linguale. X 10.

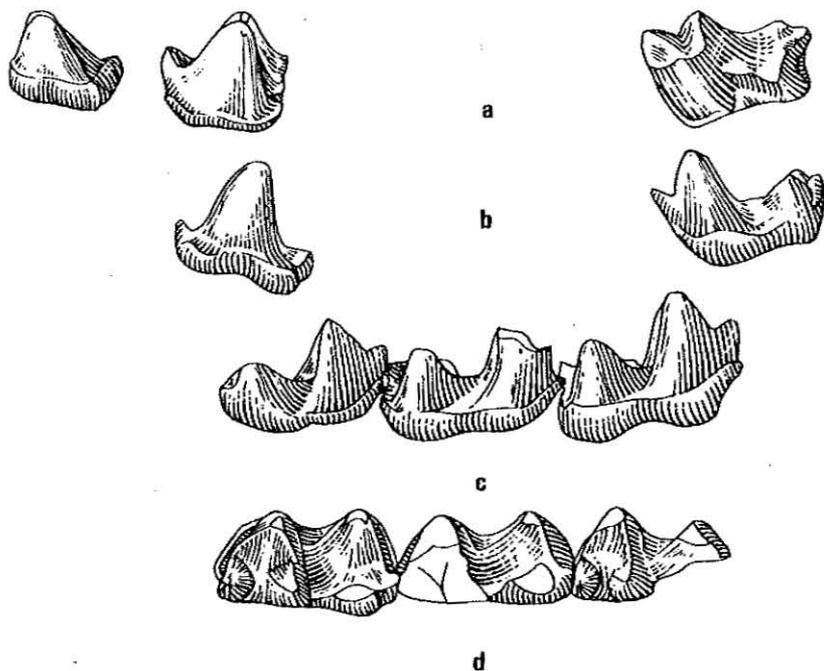


FIG. 2. — *Palaeochiropteryx spiegelii*, 853 (Me 32). Mâchoire inférieure gauche, P_2 - P_4 , M_3 ; a : vue labio-occlusale. P_2 , M_3 ; b : vue labiale. Mâchoire inférieure droite, M_1 - M_3 ; c : vue labiale; d : vue occlusale. X 10.

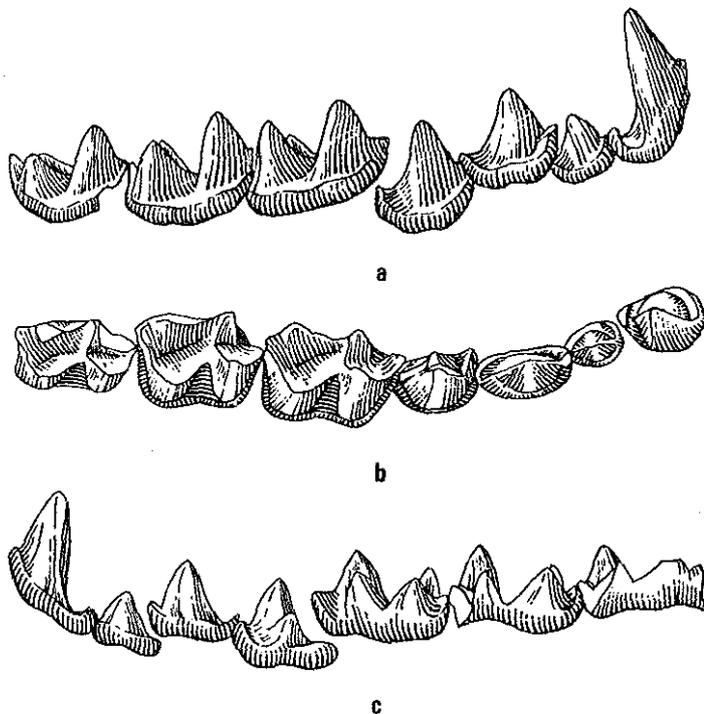


FIG. 3. — *Palaeochiropteryx tupaiodon*, 655 (Me 25). Mâchoire inférieure droite, C-M₃;
a : vue labiale; b : vue occlusale, c : vue linguale. X 10.

Les trois prémolaires forment une série de hauteur croissante de P₂ à P₄, dent sur laquelle le protoconide égale ou dépasse de peu la hauteur du protoconide des molaires.

La P₄ de Me 32 (*P. spiegelii*) est fendue verticalement, ce qui explique le dédoublement apparent du protoconide sur la Figure 2. La morphologie de cette dent est très proche de celle de P₄ de *P. tupaiodon*; le métaconide y est petit, à peu près comme sur Me 26. L'usure a détruit les autres détails du talonide.

M₁ et M₂ (Pl. 1, fig. 1-2, Pl. 4, fig. 2; Fig. 1-4).

M₁ et M₂ ont cinq tubercules principaux, bien séparés les uns des autres et tendant à prendre une forme conique. Le protoconide est le plus haut et le plus volumineux des cinq, le paraconide le plus bas. Celui-ci, en forme de crête, s'incline vers l'avant tandis que le métaconide s'élève verticalement sur une base plus large que celle du précédent. L'hypoconide et l'entoconide sont fortement développés, tout en restant plus bas que le protoconide et le métaconide; l'hypoconide est le plus gros des deux mais l'entoconide est le plus élevé. De celui-ci part vers l'avant, sous forme d'une crête aigüe, un mur élevé, délimitant lingualemment le bassin du talonide. Ce mur s'abaisse rapidement à l'avant si bien que l'entoconide est séparé du métaconide par une entaille profonde. La

crête oblique de l'hypoconide (qui montre un début de métastylide) rencontre la surface postérieure du trigonide au voisinage du milieu transversal de la dent (labialement par rapport à l'incisure qui sépare le protoconide du métaconide sur M_1 , en dessous de l'incisure sur M_3 , et dans une situation intermédiaire sur M_2). L'hypoconulide est petit, ne formant guère qu'un méplat, mais reste néanmoins distinct (même sur M_1 , contrairement à l'opinion de Revilliod (p. 166), qui admet pourtant la variabilité de ce tubercule); son bord postérieur se redresse en crête. Revilliod mentionne le cas où cet hypoconulide est même plus élevé que l'entoconide, mais nous n'avons pas retrouvé le spécimen correspondant. Le même auteur dit que l'hypoconulide se forme dans la crête postérieure issue de l'hypoconide, ce qui est vrai sur Me 25, mais non sur Me 26 (M_2 seulement; M_1 est brisée) où cette crête postérieure rejoint directement l'entoconide, si bien que l'hypoconulide apparaît sous forme d'un développement terminal du bourrelet basal. Dans les deux cas la séparation de l'hypoconulide d'avec l'entoconide est nette. Le bourrelet est continu à l'avant, labialement et postérieurement. M_1 et M_2 de *P. spiegelii* ont, leur plus grande taille mise à part, une morphologie très voisine de celle des mêmes dents de *P. tupaïodon*. L'hypoconulide est construit sur le même plan que sur Me 25. Une ébauche de métastylide peut également s'observer ici, comme sur la crête oblique des molaires de *P. tupaïodon*. Les différences entre les deux espèces sont faibles et inconstantes. En général, les tubercules sont moins aigus que chez *P. tupaïodon* et plus étalés d'avant en arrière. Le trigonide forme, surtout sur M_1 , un triangle plus équilatéral que chez *P. tupaïodon* où les métaconide et paraconide sont plus proches l'un de l'autre. Mais ce caractère différentiel diminue d'importance au fur et à mesure que l'on progresse vers l'arrière, de sorte que sur M_3 la différence de forme du trigonide entre les deux espèces apparaît très faible.

M_3 (Pl. 1, fig. 1-2, Pl. 4, fig. 2; Fig. 1-4).

M_3 est plus petite que les deux molaires précédentes; l'hypoconide et l'entoconide sont particulièrement réduits en comparaison de ce qu'ils étaient

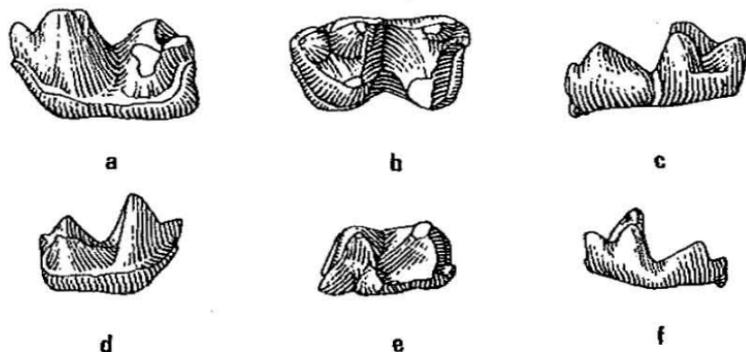


FIG. 4. — *Palaeochiropteryx spiegelii*, 4310 (Me 30). M_1 ou M_2 gauche; a : vue labiale; b : vue occlusale; c : vue linguale.

Palaeochiropteryx tupaïodon, 517 (Me 43). M_3 droite; d : vue labiale; e : vue occlusale; f : vue linguale. X 10.

sur M_1 - M_2 , et le talonide est moins large. Par contre l'hypoconulide, toujours faible, n'est ici que légèrement plus petit que celui des M_1 - M_2 . La M_3 de *P. spiegelii* se distingue de celle de *P. tupaiondon* par son talonide, notablement étroit et plus bas relativement au trigonide.

2. DENTURE SUPÉRIEURE.

La description de la denture supérieure est essentiellement fondée sur les échantillons suivants :

- P. tupaiondon* : 655 (Me 25) LECTOTYPE - base de la canine, P^2 , racines de P^3 , P^4 , M^3 ; rangée droite.
 4271 (Me 26) - P^4 , M^1 , moitié de M^2 , M^3 ; rangée gauche.
 525 (Me 36) - P^2 , P^3 ; rangée droite.
 4328 (Me 37) - Canine gauche.
 517 (Me 43) - M^1 gauche.
 1399 (Me 46) - I^2 (?), I^3 (?); rangée droite.
- P. spiegelii* : 853 (Me 32) LECTOTYPE - I^2 - P^3 , P^4 brisée, M^1 , moitié de M^2 , M^3 ; rangée droite.

Incisives (Pl. 4, fig. 1; Fig. 5-6).

Aucun chiroptère n'est actuellement connu qui possède trois incisives supérieures. Il est cependant vraisemblable qu'il n'en a pas toujours été ainsi. Malheureusement le matériel de Messel ne permet à ce sujet aucune affirmation. Sur le spécimen Me 32 (*P. spiegelii*) la canine est immédiatement précédée de deux incisives (sans doute I^2 et I^3), mais l'état de conservation de l'extrémité antérieure du crâne est tel que l'on ne peut savoir s'il existait une première incisive. Sur le spécimen Me 31 (également *P. spiegelii*) on ne compte aussi que deux incisives supérieures, mais un espace vide (diastème ?) sépare la plus postérieure de ces incisives de la canine. Dans cet espace, où I^3 devrait être logée, on ne voit que l'os, sans aucune alvéole discernable. A l'intérieur de la même espèce, donc, les observations sont contradictoires. On connaît un troisième spécimen possédant la dentition supérieure et antérieure en place (7069, *P. tupaiondon*), et là, la situation rappelle celle de Me 31 : deux incisives antérieurement placées sont séparées de la canine par ce qui paraît être un diastème; dans ce diastème se loge la canine inférieure. Pas davantage n'observe-t-on une trace d'alvéole dans l'os constituant ce diastème. On est tenté d'interpréter les deux incisives présentes sur Me 31 et 7069 comme I^1 et I^2 , I^3 ayant été perdue. Mais ceci s'écarte de tous les cas connus dans les différentes familles de chiroptères, où c'est I^1 qui manquerait (Miller, 1907). D'après le matériel de Messel il semblerait au contraire que I^3 soit en train de disparaître (d'où son inconstance) et que sur Me 32 (où on la trouve) il y avait probablement aussi une I^1 qui fût perdue pendant ou après la fossilisation.

Revilliod (p. 165), dans sa rubrique sur *Palaeochiropteryx*, décrit deux incisives, mais il ne précisa pas à quelle espèce elles appartenaient. Nous ne savons évidemment pas de quel spécimen il s'agissait. Parmi ceux actuellement désignés comme *P. tupaiondon*, les incisives sont connues sur Me 46 et 7069



FIG. 5. — *Palaeochiropteryx tupaïodon*, 1399 (Me 46). I²-I³ gauches; a : vue labiale; b : vue linguale. X 10.

(mais le dernier fut découvert en 1966). Les deux incisives de l'échantillon Me 46 sont étiquetées I¹ et I²; dans le système de numérotage utilisé ici, cela désigne les dents qui occuperaient les positions I³ et I². Ces dents étant actuellement isolées, on ne peut évidemment pas savoir s'il y avait un diastème entre la canine et l'incisive postérieure. Si, en fait, il y avait un espace (comme cela se produit chez Me 31 et 7069) ces deux dents seraient I² et I¹. Mais puisqu'elles ressemblent à I² et I³ conservées en place sur Me 32, et que ni l'une ni l'autre n'est étendue en forme de lame (comme c'est le cas pour I¹ conservée sur 7069), on peut les considérer comme étant bien probablement I² et I³. Ces deux incisives sont pointues, convexes vers l'avant, et s'ornent à l'arrière d'une crête aigüe; il existe un petit tubercule postérieur à la base de cette crête, et un léger bourrelet court à l'arrière de chaque côté de la dent. Les deux dents sont pratiquement identiques. Au contraire Revilliod note que l'incisive antérieure diffère de la postérieure par la présence, à la base de la crête, d'un tubercule légèrement plus développé, différence qui ne se retrouve guère sur Me 46, où les tubercules sont de développement sub-égal. Sur 7069 (I¹, I²), l'incisive antérieure est étalée d'avant en arrière pour former une lame; le sommet de la couronne est arrondi — et non pointu — et il n'y a pas de tubercule basal. La seconde incisive du même spécimen ressemble, elle, davantage aux dents de Me 46 et possède en particulier un tubercule basal. Chez *P. spiegelii* les deux incisives de Me 31 (I¹, I²) évoquent celles de Me 46; I¹ présente un minuscule tubercule postérieur; celui-ci est un peu plus fort sur I². Sur Me 32 enfin l'incisive antérieure (I²) a perdu environ la moitié de sa couronne, mais la postérieure (bien que fendue en deux verticalement) est plus complète et ressemble aussi (en plus grand) à celles de Me 46. Ce caractère du tubercule postérieur apparaît en conséquence variable.

Canine (Pl. 1, fig. 3, Pl. 4, fig. 1; Fig. 6-7).

Seule la base de la canine supérieure est conservée sur Me 25 (*P. tupaïodon*); son contour horizontal, un peu arrondi à l'avant, forme un angle à l'arrière. Il existe un net bourrelet, antérieur puis lingual, qui se termine à l'arrière en un petit tubercule. Du côté labial le bourrelet est plus léger. La canine isolée, Me 37 (*P. tupaïodon*), est complète; en ce qui concerne sa base, la seule différence avec Me 25 réside dans la plus grande largeur du bourrelet. Le croc est long, étiré et pointu; de chaque côté de la crête verticale et postérieure de la couronne, la surface est légèrement concave. Le sillon qui, selon Revilliod (p. 165), courait le long des 2/3 inférieurs et antérieurs de la dent dépasse ici les 3/4. La canine complète de Me 32 (*P. spiegelii*), de hauteur à peu près égale à celle de la plus petite espèce, *P. tupaïodon*, est donc relativement plus courte et en outre plus large à sa base; son contour horizontal est moins aigu

postérieurement. Le bourrelet est, ici aussi, faible labialement, mais de plus le tubercule postérieur se trouve réduit et en forme de crête. Comme sur Me 37, il existe des concavités sur les deux versants de la crête verticale postérieure. Le sillon de la face antérieure, signalé sur Me 37, n'est pas visible ici sur la canine de Me 32. En revanche on remarque sur cette surface une facette d'usure verticale, vaguement divisée en deux parties par une très légère crête verticale. Sur Me 25 (*P. tupaïodon*) P² surplombe le côté lingual du « talon » de la canine; sur Me 32 (*P. spiegelii*) la couronne de P² entre aussi en contact avec la canine, mais c'est la canine qui cette fois surplombe la surface occlusale de P².

P² (Pl. 1, fig. 3, Pl. 4, fig. 1; Fig. 6-7).

P², la plus petite des trois prémolaires, ne possède qu'une seule racine; elle est complètement entourée d'un bourrelet basal, qui atteint son maximum de largeur du côté lingual. La même dent de l'échantillon Me 32 (*P. spiegelii*) est un peu usée, mais morphologiquement très semblable à la P² de *P. tupaïodon*.

P³ (Pl. 1, fig. 3, Pl. 4, fig. 1; Fig. 6-7).

P³ n'est connue, sur Me 25 (*P. tupaïodon*), que par ses trois racines (Revilliod n'en avait vu que deux). Sur Me 36 (même espèce) cette dent est complète et trois racines sont également visibles. De contour à peu près triangulaire, la base de la couronne est entourée d'un bourrelet complet mais étroit antéro-labial. La seule crête du tubercule principal se dirige vers l'angle postéro-labial de la dent, où elle se termine contre un petit tubercule cingulaire. La même dent de Me 32 (*P. spiegelii*) est aussi triangulaire, avec les angles du triangle encore plus aigus. Le talon est bien plus large lingualemment, ce qui donne au bord postérieur de la dent une direction plus transversale par rapport à la série dentaire que sur Me 36 (où il est oblique antéro-lingualemment). Par ailleurs la morphologie de P³ est très voisine dans les deux espèces. Cette dent est de taille intermédiaire entre P² et P⁴; Revilliod estima que sa hauteur représentait à peu près les 2/3 de celle de P⁴, et cela paraît exact sur le seul échantillon conservant ces deux dents côte à côte (7069).

P⁴ (Pl. 1, fig. 3-4, Pl. 4, fig. 1; Fig. 6-8).

P⁴ présente un contour basal triangulaire (triangle à base postéro-linguale, angle antéro-labial droit) et possède trois racines. Le tubercule central, situé postéro-labialment sur la dent, est élevé et pointu. Son sommet est relié à l'extension postéro-basale de la couronne par une forte crête qui constitue le bord coupant d'une surface tranchante linguale. La face antérieure du tubercule est plate et orientée transversalement. Le bourrelet basal, complet, forme plusieurs tubercules plus ou moins développés et en forme de crête. L'un des deux plus importants se trouve sur le bord antéro-labial de la dent, l'autre sur le côté antérieur du lobe lingual. Une comparaison entre deux P⁴ de *P. tupaïodon* nous montre que le profil basal des trois côtés de la dent est variable; le côté labial est légèrement convexe sur un spécimen (Me 25), concave sur l'autre (Me 26); les bords antérieur et lingual sont plus ou moins profondément

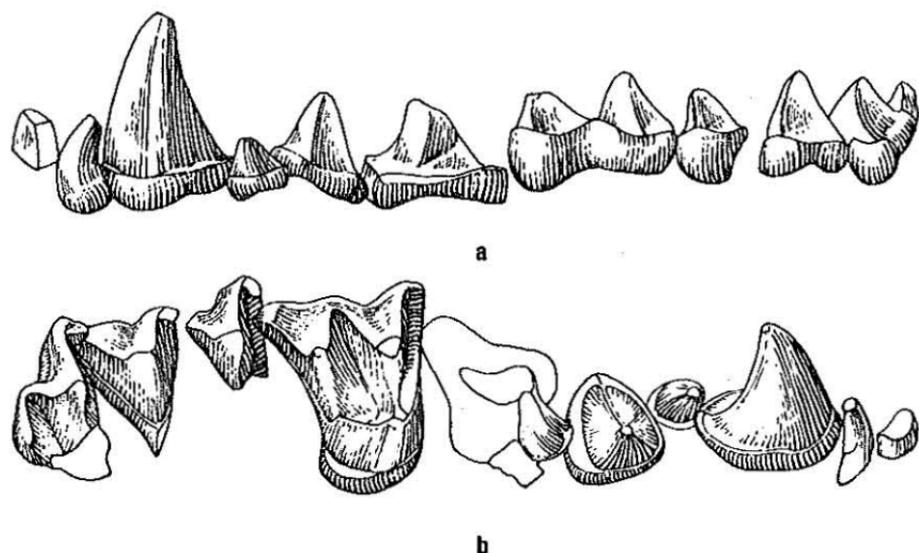


FIG. 6. — *Palaeochiropteryx spiegelii*, 853 (Me 32). Denture supérieure droite, I²-M³;
a : vue labiale; b : vue occlusale. X 10.

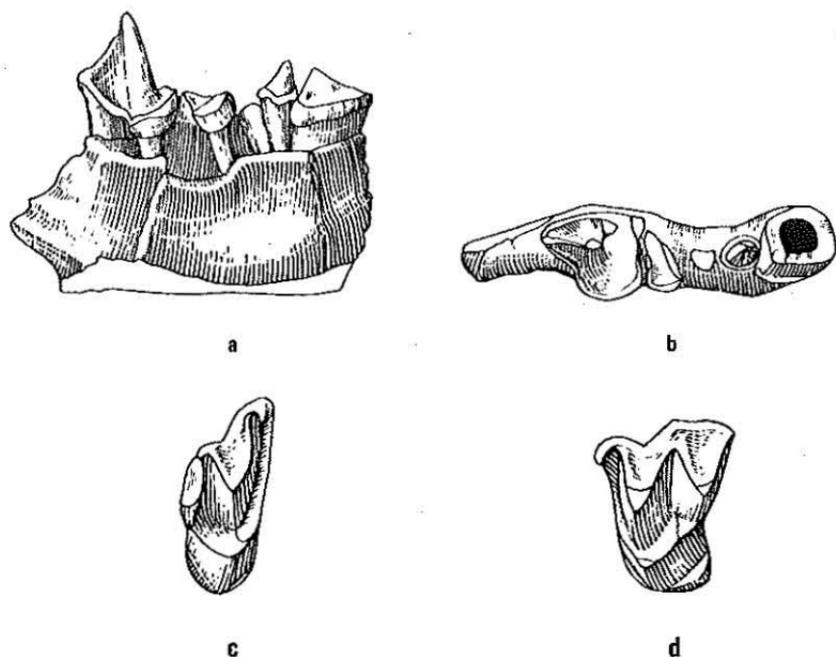


FIG. 7. — *Palaeochiropteryx tupaiodon*, 655 (Me 25). Denture supérieure droite, C-P¹;
a : vue labiale; b : vue occlusale. M²; c : vue occlusale. *Palaeochiropteryx tupaiodon*, 517
(Me 43). M¹ supérieure gauche; d : vue occlusale. X 10.

indentés. Le bourrelet reste à son minimum sur les faces labiale et linguale du tubercule principal, et s'élargit sur les lobes antérieur et lingual.

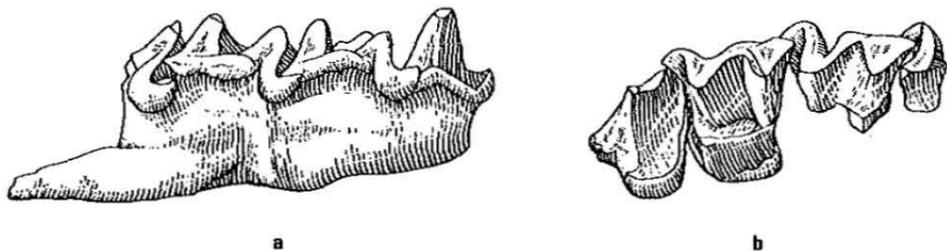


FIG. 8. — *Palaeochiropteryx tupaiodon*, 4271 (Me 26). Denture supérieure gauche, P¹-M³; a : vue labiale, b : vue occlusale. X 10.

Revilliod fit remarquer que cette P¹ était presque aussi haute que la canine; mais sur l'échantillon 7069, où ces deux dents sont conservées en association, la P¹ semble plutôt avoir les 3/4 de la hauteur de la canine.

La P¹ de *P. spiegelii* est en trop mauvais état pour se prêter à une comparaison précise avec celle de *P. tupaiodon*. Cette dent semble de morphologie très voisine dans les deux espèces.

M¹-M² (Pl. 1, fig. 4, Pl. 4, fig. 1; Fig. 6-8).

Les molaires supérieures sont allongées transversalement, c'est-à-dire qu'elles sont notablement plus larges que longues. Un caractère distinctif des M¹-M² est l'absence de concavité du bord labial entre le mésostyle et le métastyle; seule existe une légère indentation. Par contre le mésostyle et le parastyle sont séparés par une entaille profonde; chez *P. spiegelii*, celle-ci est moins profonde. Le parastyle des molaires supérieures fait une forte saillie en crochet. Labialement les paracône et métacône sont concaves, aussi bien dans le sens vertical que dans le sens horizontal; ils restent modérément élevés et sont assez proches du bord labial. Les V formés, en vue occlusale, par ces cuspidés sont de taille sub-égale, le métacône dominant légèrement en volume, le paracône en hauteur (celui-ci est plus grand (transversalement) sur M² que sur M¹). Le protocône atteint la même hauteur que les deux tubercules labiaux; une crête antérieure et une postérieure le relie respectivement à la base du parastyle et à celle du métastyle. Le métaconule, plus ou moins développé, se présente sous forme d'un angle légèrement saillant sur la crête postérieure, mais il n'y a pas de paraconule. Il existe un bourrelet antéro-lingual faible mais bien individualisé, qui s'atténue ou disparaît tout à fait à l'aplomb lingual du protocône. En arrière du protocône et sur l'emplacement d'un hypocône se trouve un lobe modérément développé; l'hypocône vrai, s'il existe, apparaît sous forme d'une crête ou, au plus, d'un minuscule tubercule.

M³ (Pl. 1, fig. 3-4, Pl. 4, fig. 1; Fig. 6-8).

M³ est considérablement réduite et s'incline fortement en direction antéro-labiale; le métastyle en est absent, ainsi que la crête qui, sur les molaires antérieures, réunit le métacône et le métastyle. Les crêtes mésostyle — métacône d'une part, mésostyle — paracône d'autre part sont de longueur sub-égale; mais la crête paracône — parastyle apparaît plus longue. Tandis que le métacône

(réduit) se situe lingualemment, le paracône reste pratiquement aligné avec l'axe paracône — métacône de M^1 - M^2 . Le protocône est de même hauteur que le paracône; le métacône reste légèrement plus bas. Une crête antérieure et une postérieure relie le protocône respectivement à la base du parastyle et à la base du métacône. Il n'y a ni métaconule ni paraconule, bien qu'une crête partant de la base du paracône en direction linguale atteigne presque le bord antérieur, où devait se trouver le paraconule. Une crête semblable existe sur la M^1 de *P. spiegelii*: peut-être s'agit-il d'un caractère variable sur les molaires supérieures. La face antérieure du protocône est ceinturée d'un bourrelet, qui devient indistinct ou même s'annule lingualemment, mais se renforce sur la face postérieure.

3. DIMENSIONS DES DENTS (Tableaux 1 et 2).

TABLEAU I
Mesures des dentures inférieure et supérieure
chez *Palaeochiropteryx tupaiodon*.

n°	denture inférieure										
	longueur (en mm)								longueur hauteur		
	M_3	M_2	M_1	$M_1 - M_3$	P_4	P_3	P_2	$P_2 - P_4$	Canine		$C - M_3$
Me 25	—	—	1,6	4,4	1,2	1,0	0,6	2,6	1,0	1,6	7,6
Me 40	1,6	1,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
861	1,5	1,5	1,5	4,1	1,1	1,0	0,6	2,9	1,0	1,5	7,5
Me 41	—	—	—	—	1,1	0,9	0,6	2,5	—	—	—
Me 36	1,5	1,5	1,5	4,4	1,3	—	—	—	1,2	1,6	7,6
Me 38	—	1,5	1,6	—	1,2	1,0	0,6	2,6	1,0	1,6	—
Me 43	1,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Me 35	—	—	—	—	—	1,0	0,7	—	1,1	1,6	—
Me 37	—	—	—	—	1,3	1,1	—	—	1,1	1,7	—
Me 26	1,5	1,6	1,6	4,3	1,3	1,1	0,6	2,8	1,0	1,8	7,7

n°	denture supérieure										
	longueur (en mm)								longueur hauteur		
	M^3	M^2	M^1	$M^1 - M^3$	P^4	P^3	P^2	$P^2 - P^4$	Canine		$C - M^3$
Me 25	1,5	—	—	—	1,4	1,0	0,6	2,8	1,3	—	—
861	1,3	—	—	—	1,3	1,0	0,5	—	—	—	—
Me 36	—	—	—	—	—	1,0	0,6	—	—	—	—
Me 38	—	—	—	—	1,3	1,0	—	—	—	—	—
Me 43	—	—	1,5	—	—	—	—	—	—	—	—
Me 35	—	—	—	—	1,3	0,9	—	—	—	—	—
Me 26	—	1,5	1,5	3,5	1,4	—	—	—	—	—	—
Me 19	—	—	1,5	—	—	1,0	0,6	3,0	1,3	2,0	7,5

TABLEAU 2

Mesures des dents inférieure et supérieure
chez *Palaeochiropteryx spiegelii*.

n°	denture inférieure										
	longueur (en mm)								longueur hauteur		
	M ₃	M ₂	M ₁	M ₁ - M ₃	P ₄	P ₃	P ₂	P ₂ - P ₄	Canine		P ₂ - M ₃
Me 32	1,6	—	—	—	1,4	1,2	0,9	3,0	—	—	8,2
	1,8	1,8	2,0	5,2	—	—	—	—	—	—	
Me 29	—	2,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
537	—	—	2,0	—	1,5	1,3	1,0	3,2	1,2	1,9	—
Me 30	—	1,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—

n°	denture supérieure										
	longueur (en mm)								longueur hauteur		
	M ³	M ²	M ¹	M ¹ - M ³	P ⁴	P ³	P ²	P ² - P ⁴	Canine		C - M ³
Me 32	1,3	1,9	1,8	4,5	—	1,4	0,7	3,0	1,5	2,3	8,5
Me 31	—	—	—	—	—	—	0,6	—	1,5	—	—
Me 30	—	—	2,0	—	1,8	—	0,7	—	1,5	—	—

II. — SQUELETTE.

1. CRÂNE

Palaeochiropteryx spiegelii (853-Me 32, Revilliod 1917, p. 168, fig. 5) possède un crâne dont la partie faciale, très allongée et relativement aplatie, évoque par sa forme générale celle de nombreux vespertilionidés ou natalidés. Les prémaxillaires se trouvent dans le prolongement des maxillaires et pourraient, comme chez les vespertilionidés, et ainsi que le supposait Revilliod, n'être pas soudés entre eux. Comme cela s'observe aussi dans la dernière famille citée, le bord antérieur de l'orbite vient à l'aplomb de la M¹, et le canal infra-orbitaire, très long, étroit, s'ouvre vers l'avant au niveau du bord distal de P³. Le bord inférieur de l'orbite reste nettement au-dessus du bord alvéolaire du maxillaire.

Chez *P. tupaïodon*, la pièce 7069 (Pl. 3) montre, de même, un rostre assez aplati et très long par rapport à la partie cérébrale, écrasée sur l'échantillon, mais dont on peut suivre les contours antérieurs, et qui semblerait de hauteur modeste. La partie faciale est de hauteur régulièrement décroissante vers l'avant. Les prémaxillaires présentent la même disposition que chez *P. spiegelii*; le bord antérieur de l'orbite vient au même niveau ou légèrement plus en avant que chez cette espèce, et comme chez celle-ci, son bord inférieur se trouve haut placé au-dessus du bord alvéolaire du maxillaire. Le canal infra-orbitaire ap-

paraît également long et étroit. Revilliod avait pu observer un fragment de cochlée de proportions normales, et, sur plusieurs fragments crâniens, les restes d'une crête sagittale bien développée.

2. MANDIBULE

En rapport avec le développement notable du rostre, la mandibule de *P. spiegelii* (853-Me 32) présente un développement relatif important du segment antérieur de la branche horizontale. Celle-ci, assez haute, possède des bords supérieur et inférieur parallèles. La branche montante, dont le bord inférieur se relève progressivement vers l'arrière à partir du niveau de la M_3 , possède une apophyse angulaire plutôt courte, de forme sub-carrée, faisant à son angle postérieur un petit crochet dirigé vers l'arrière. Le condyle ne montre par sa position et sa forme aucun caractère particulier.

Chez *P. tupaïodon*, plusieurs fragments de mandibule présentent une branche horizontale d'aspect semblable à celle rencontrée chez *P. spiegelii*. Sur la pièce 7069, le foramen mentonnier s'ouvre au niveau postérieur de la canine, ce qui constitue une position antérieure par rapport à la plupart des chiroptères. L'apophyse coronoïde conservée sur le même spécimen montre une hauteur moyenne, approximativement égale à la longueur M_1-M_2 ; elle possède un bord antérieur fortement redressé, et un bord postérieur plus doucement oblique. La fosse massétérine, bien dessinée, est limitée à l'avant par un rebord nettement saillant, comme on l'observe par exemple chez de nombreux vesperilionidés.

3. COLONNE VERTÉBRALE ET THORAX.

Le spécimen 7069 permet de compter chez *P. tupaïodon* les empreintes d'au moins six vertèbres cervicales, mais l'atlas n'est peut-être pas distinguable de l'ensemble du crâne postérieur, écrasé, et le nombre classique de sept cervicales pourrait être atteint.

Pour les régions dorsale et lombaire, les diverses plaques ne permettent aucune observation de détail concluante.

Sacrum (Pl. 2, fig. 1; Fig. 9, 14).

La région sacrée est mieux connue grâce à l'exemplaire 4049-Me 17, qui avait permis à Revilliod (l.c., p. 170, fig. 6 et 7) de relever chez *P. tupaïodon* un caractère très particulier, unique dans l'ordre des chiroptères et très rare chez les mammifères : la présence d'une seule vertèbre sacrée. Revilliod voyait là une structure primitive, ce qui n'est sans doute pas vraisemblable d'après ce que l'on sait à ce sujet des reptiles mammaliens.

La figure donnée par cet auteur, assez schématique, ne rend pas suffisamment compte de la complexité du document utilisé. Une nouvelle figuration de la même pièce est donnée ici (Fig. 9).

Les trois vertèbres lombaires conservées sur l'échantillon montrent en vue dorsale la morphologie rencontrée chez les chiroptères actuels (hipposidéridés

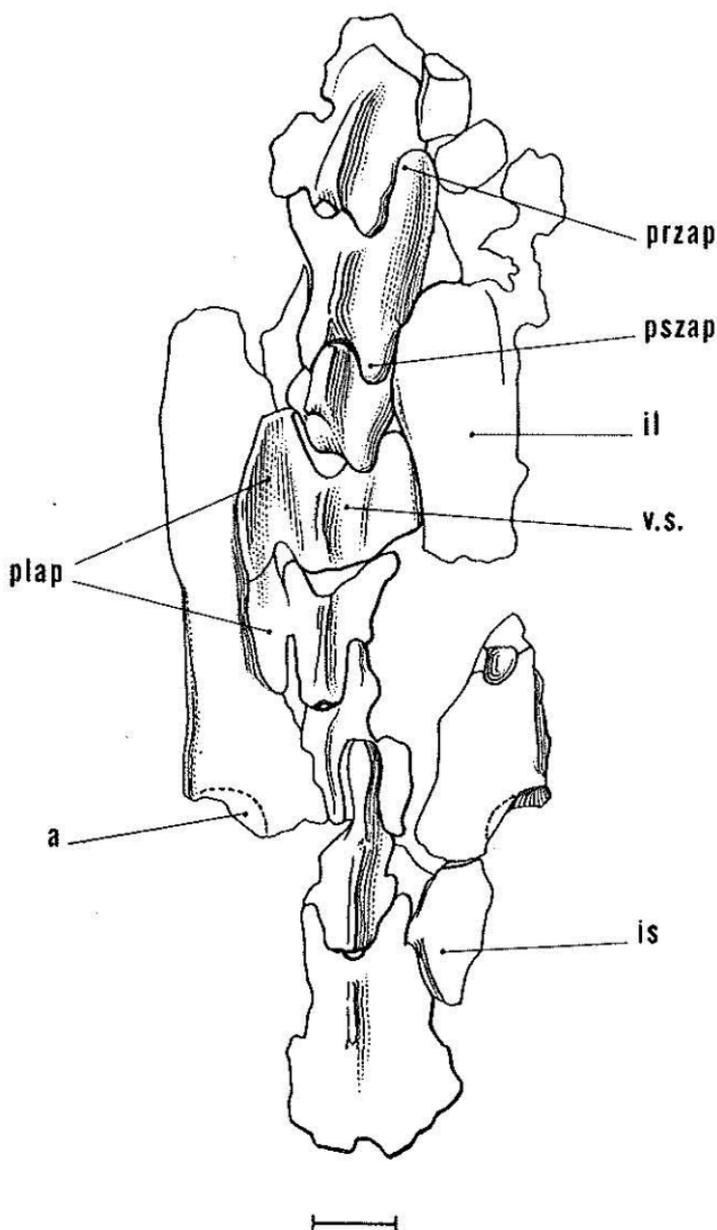


FIG. 9. — *Palaeocniproteryx tupaiodon*, 4049 (Mc 17). Fragment de colonne vertébrale comportant la région sacrée, et fragments des os coxaux droit et gauche. X 9. Vue dorsale. (a : acetabulum, il : ilion, is : ischion, plap : pleurapophyse, przap : prézygapophyse, pszap : postzygapophyse, v. s. : vertèbre sacrée).

ou rhinolophidés par exemple), avec des apophyses articulaires crânielles et caudales développées. Comme dans les familles récentes citées, la dernière lombaire apparaît de taille nettement plus petite que les précédentes. Ces vertèbres montrent une apophyse épineuse allongée, épaisse, particulièrement développée sur la dernière.

La vertèbre sacrée, à épine plus discrète, possède des apophyses transverses laminaires, minces, développées depuis le niveau supérieur des apophyses articulaires crâiales (prézygapophyses). Ces apophyses transverses (pleurapophyses) rejoignent le bord interne de la lame iliaque, et devaient être soudées à celle-ci, mais une ligne de fracture longitudinale sépare maintenant les deux régions sur l'échantillon, fracture accompagnée d'un léger déplacement en direction dorsale du bord externe de la pleurapophyse, par rapport au bord iliaque interne. Cette vertèbre sacrée ne montre pas de post-zygapophyses saillantes vers le bas, mais il en existait peut-être, qui auraient été détruites. La vertèbre qui fait suite, plus haute et plus grêle, possède des prézygapophyses élancées, et un net intervalle sépare le bord supérieur de sa lame du bord inférieur de la lame de la vertèbre précédente. Il semble donc bien, comme l'avait observé Revilliod, que les deux vertèbres n'étaient pas fusionnées et restaient articulées. La principale difficulté vient cependant du fait que la 2^e vertèbre paraît posséder également une pleurapophyse soudée vers l'extérieur au bord interne de l'ilion. Même si les pleurapophyses des deux vertèbres sont séparées suivant une ligne légèrement oblique vers le bas et l'extérieur, cette structure semble en contradiction avec l'articulation des vertèbres entre elles. On peut toutefois imaginer que la pleurapophyse soudée à l'ilion appartient tout entière à la 1^e sacrée, et que l'apparente séparation visible sur la pleurapophyse serait une simple ligne de fracture, alors que la région unissant la pleurapophyse à la 1^e post-sacrée pourrait être un artefact résultant des déformations subies par le sacrum au cours de la fossilisation. Revilliod, bien que sa reconstitution laisse ce problème de côté, semble adopter cette interprétation, puisqu'il écrit qu'une seule vertèbre sacrée est soudée à l'ilion. Son dessin (l.c., p. 170, fig. 7) reproduit dans le *Traité de Paléontologie*, T. 6, Fasc. 2, p. 927, fig. 11. N.B. : le dessin est inversé) devrait donc montrer les pleurapophyses de la vertèbre sacrée descendant très bas, jusqu'au niveau inférieur de la vertèbre suivante.

La 1^e post-sacrée ne montre, pas plus que la sacrée, de post-zygapophyses. L'élément qui lui fait suite est particulièrement endommagé. De plus faible taille que la précédente, pourvue d'une épine réduite, cette vertèbre présente du côté droit une prézygapophyse grêle, mais nette, qui recouvre notablement le bord extéro-postérieur de la 1^e post-sacrée. Ni la 2^e post-sacrée ni les deux vertèbres suivantes ne possèdent de post-zygapophyses développées, mais leurs prézygapophyses sont longues, surtout pour la 3^e post-sacrée, et nettement recouvrantes sur l'élément précédent du rachis.

La dernière vertèbre visible sur l'échantillon apparaît nettement plus large que les autres post-sacrées. L'arc neural est encore présent, mais très aminé, sous une épine assez faible.

Le net développement des pleurapophyses que l'on observe sur les vertèbres caudales antérieures des chiroptères actuels paraît se retrouver ici seulement au niveau du dernier élément visible sur l'échantillon, dont l'élargissement transversal, surtout postérieur, résulte de ce développement. Cette vertèbre possède cependant des prézygapophyses, alors que les rapports des caudales antérieures sont en général plus simples chez les chiroptères (où les corps vertébraux, élargis par les pleurapophyses, apparaissent contigus, d'une vertèbre à la suivante, par

leurs bords inférieur et supérieur sub-rectilignes). Il semble même que, chez *P. tupaïodon*, la 5^e post-sacrée devait également posséder des apophyses articulaires supérieures, qui venaient recouvrir une partie du côté inférieur dorsal de la 4^e. En effet le bord inférieur de celle-ci, non rectiligne, développe de part et d'autre d'une encoche médiane des post-zygapophyses très rudimentaires.

Queue.

Plusieurs plaques montrent l'empreinte plus ou moins nette de la queue. Suivant les spécimens, on peut compter de cinq (7069) à sept vertèbres : l'exemplaire 655-Me 25 montre d'une façon assez nette sept vertèbres caudales. La longueur totale de la queue est de l'ordre indiqué par Revilliod (24,2 mm sur n° 7069), soit approximativement la longueur du corps, ce qui constitue une queue relativement longue pour un chiroptère. Les vertèbres caudales apparaissent grêles, renflées aux extrémités.

Thorax.

Les restes écrasés et indistincts du thorax s'observent sur plusieurs plaques; certains échantillons montrent avec plus de netteté quelques parties de cette région. Sur les pièces 7069 et 836-Me 42 (*P. tupaïodon*), on peut reconnaître l'empreinte d'un présternum petit, peu développé latéralement, apparemment distinct des autres os, et par conséquent non fusionné latéralement et ventralement aux premières paires de côtes. Le sternum lui-même, sur ces exemplaires, serait relativement large et plus épais, d'une morphologie rappelant celle de certains vespertilionidés (*Myotis* par exemple). La taille d'ensemble du thorax peut être appréciée sur l'exemplaire 7069 (longueur totale d'environ 15,10 mm; largeur maximum 16,20 mm). Les premières paires de côtes ne paraissent pas présenter de fusion ventrale comme on en connaît chez certains chiroptères actuels (hipposidéridés). Les trois dernières paires semblent avoir été libres (7069, 836-Me 42); les côtes de la dernière paire sont très réduites.

4. MEMBRE ANTÉRIEUR.

Ceinture scapulaire.

La clavicule est visible sur quelques spécimens. Elle présente des proportions très habituelles chez les chiroptères. Chez *P. tupaïodon* (7069), elle apparaît large à sa partie antérieure, plus étroite à son extrémité postérieure. La courbure diaphysaire est progressive et normale; la face inférieure du corps montre une assez large gouttière d'insertion pour le muscle sous-clavier. L'articulation avec le manubrium apparaît normale sur ce même exemplaire. Chez *P. spiegelii*, la pièce Me 32 montre en vue dorsale la partie distale de la clavicule droite, très proche de l'épiphyse proximale de l'humérus, et en contact avec la base endommagée de l'apophyse coracoïde de la scapula. Il n'y a pas de raisons de croire que des particularités affectaient les rapports de ces éléments.

L'empreinte de la scapula se voit sur plusieurs échantillons, et des fragments de la partie supérieure de l'os sont parfois conservés. Chez *P. tupaïo-*

don (7069), la scapula semble relativement longue et étroite, et la lame paraît se terminer par un distum anguleux. Le bord spinal, relativement rectiligne, s'opposerait au bord axillaire, nettement convexe. Sur le même échantillon, on peut interpréter un fragment osseux mince et courbe, accolé au bord spinal supérieur de la lame scapulaire, comme la partie allongée de l'apophyse coracoïde. Il faut cependant imaginer que cet élément a été cassé à sa partie basale et renversé dans une position anormale, car sa concavité se trouve tournée du côté interne. Ceci mis à part, cette apophyse, grêle, relativement longue, ressemblerait à celle que l'on rencontre sur la scapula des chiroptères actuels. Sur la même pièce, la partie basale de l'apophyse coracoïde apparaît haute et étroite.

Sur un autre spécimen (Me 23), la face ventrale de la lame porte une convexité médiane assez douce séparant deux fosses longitudinales, qui correspondent à la crête principale observée chez les chiroptères actuels. La cavité glénoïde se trouve haut placée (Me 17) sur le bord axillaire de la partie basale de l'apophyse coracoïde. Le bord postérieur de cette cavité, nettement et régulièrement épaissi, ne porte aucune surface articulaire qui indiquerait chez *Palaeochiropteryx* l'existence d'une double articulation huméro-scapulaire, comme il en existe chez de nombreux chiroptères. Plusieurs plaques (Me 39, Me 23, Me 42, 7069) montrent que l'articulation de l'épaule se trouvait placée très nettement au-dessus du niveau supérieur du thorax. Sur Me 23 par exemple, la scapula dépasse des 2/3 de sa longueur l'empreinte du thorax. Cette situation n'a d'ailleurs rien de surprenant chez un microchiroptère.

Humérus (Fig. 10-11).

Son empreinte est souvent conservée et cela permet de prendre de nombreuses mesures, qui restent d'ailleurs assez approximatives (cf. Dimensions). Sur la pièce 7069 (*P. tupaiodon*), l'humérus montre une diaphyse plutôt rectiligne, ce qui est peut-être imputable à une orientation particulière ou à une déformation. Sur 689-Me 152 (*P. indet.*), les deux humérus apparaissent normalement courbes, formant une sinuosité à concavité distale tournée vers l'extérieur.

Les épiphyses proximale et distale sont rarement conservées. Un fragment, détaché de la plaque 836-Me 42 (Revilliod, p. 172, fig. 8; Fig. 10) montre une partie seulement de l'épiphyse proximale. La tête, peu saillante par rapport

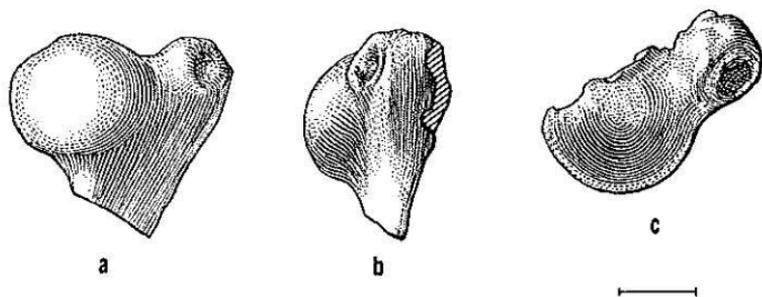


FIG. 10. — *Palaeochiropteryx tupaiodon*, 836 (Me 42). Fragment d'épiphyse proximale d'humérus droit. X 9. a : vue interne; b : vue postérieure; c : vue proximale.

à la diaphyse, possède un bord inférieur en léger relief. Elle est hémisphérique et de diamètre sans doute assez grand par rapport à la taille générale de l'os. Le col reste peu différencié.

Une des tubérosités est conservée sur le même spécimen, séparée de la tête par une dépression assez douce et large, et en position assez interne par rapport à elle. Cet élément, conservé presque complet, atteint ou dépasse très faiblement la hauteur de la tête humérale, et apparaît légèrement incliné vers l'intérieur, et relativement étroit transversalement. Une fossette arrondie, creusée sur la face postéro-interne de cette tubérosité, permet de reconnaître celle-ci comme le tuberculum majus (trochiter). Cette fossette se retrouve en effet, en position plus postérieure, chez de très nombreux chiroptères, et correspond classiquement à l'insertion du muscle sous-épineux. A sa partie basale, le trochiter n'est pas très individualisé, et le bord postérieur de l'os, rectiligne, rejoint obliquement le corps diaphysaire.

Toute la partie antérieure et externe de l'épiphyse manque sur l'exemplaire 836-Me 42. L'échantillon 7069 permet de distinguer la crête deltoïde, moyennement développée et relativement courte.

Revilliod souligne avec justesse l'allure primitive de cette épiphyse, rappelant celle du genre actuel *Rhinopoma*. Chez de nombreux chiroptères, le trochiter est en effet nettement plus développé, plus haut en tout cas, et assure souvent une articulation supplémentaire avec la scapula.

Un autre fragment isolé d'épiphyse proximale d'humérus de *P. tupaïodon* (Me 23) montre les mêmes éléments et la même morphologie que 836-Me 42 avec peut-être un trochiter plus rapproché de la tête articulaire. Sur la plaque Me 22 b, un humérus montre une épiphyse assez écrasée où l'on peut reconnaître, en avant, le tuberculum majus relativement petit, avec sa fossette d'insertion, et par delà la région de la tête, une zone assez allongée et transversalement étroite, basse par rapport à la tête, et développée dans une direction légèrement oblique vers l'avant et l'intérieur, et qui serait le tuberculum minus (trochin).

Chez *P. spiegelii*, une épiphyse proximale d'humérus (sur la plaque 853-Me 32) montre en vue postérieure une crête deltoïde de développement moyen, du même ordre que chez *P. tupaïodon*.

L'épiphyse distale de l'humérus, région particulièrement intéressante chez les chiroptères, a été décrite par Revilliod chez *P. spiegelii* à partir d'un fragment détaché de l'exemplaire 853-Me 32 (l.c., p. 173, fig. 9; Fig. 11). Cette pièce n'a pu être retrouvée dans les collections, et l'épiphyse distale n'est nettement visible sur aucun des spécimens actuellement connus. D'après l'exemplaire figuré par Revilliod, cette région montre quelques caractères remarquables :

Le condyle, développé antéro-postérieurement en un élément arrondi globuleux (le capitellum), se termine du côté postérieur par une courte région épicondylienne cylindrique. La crête sus-épicondylienne paraît caractérisée par une obliquité à composante verticale faible, accentuant l'aspect fortement saillant de tout le condyle par rapport à l'axe diaphysaire. La structure subsphérique de la surface articulaire condylienne rappelle celle observée chez les

hipposidéridés et les mégadermatidés. Un spécimen de *P. tupaiodon* (1232-Me 35) qui comporte une épiphyse distale d'humérus très incomplète, où manque toute l'épitrôchlée, montre cependant sur le capitellum une très légère carène longitudinale médiane.

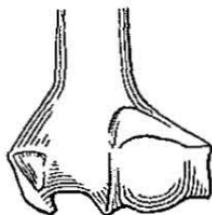


FIG. 11. — *Palaeochiropteryx spiegelii*, 853 (Me 32). Epiphyse distale d'humérus gauche. X 5. Vue externe. D'après Revilliod.

La fossette condylienne apparaît normalement creusée, mais très nettement déportée du côté postérieur de la face externe de l'épiphyse. La trochlée proprement dite est peu profonde, limitée antérieurement par une carène modérément saillante, à versant oblique en direction postéro-distale, et sans obliquité apparente par rapport à l'axe diaphysaire longitudinal.

L'épitrôchlée, très développée antéro-postérieurement, atteint à elle seule la demi-longueur de la palette humérale. Elle est en même temps massive, et montre une crête sus-épitrôchléenne assez forte, dont le bord antérieur, rectiligne, rejoint obliquement la diaphyse. La face externe de l'extrémité épitrôchléenne porte une large fossette triangulaire d'insertion pour les muscles épitrôchléens (fléchisseurs et pronateurs). L'apophyse styloïde, nette, ne dépasse vers le bas ni le capitellum, ni le bord antérieur de la trochlée, dont elle est séparée par une dépression relativement peu profonde, mais très longue.

Le fort développement de l'épitrôchlée correspondrait peut-être à une grande importance des muscles fléchisseurs de la main, mais également au fort développement du muscle pronateur de l'avant-bras.

Si la partie condylienne de cette épiphyse distale évoque une structure assez répandue chez les chiroptères actuels, le développement considérable de l'épitrôchlée semble au contraire exceptionnel. Parmi les microchiroptères, les rhinopomatidés ressemblent au ptéropidés (mégachiroptères) par la possession d'une épitrôchlée relativement importante, mais qui reste loin d'atteindre, comme chez *Palaeochiropteryx*, la demi-longueur de l'épiphyse. Les deux familles citées sont connues pour leur médiocre adaptation au vol.

Avant-bras.

— Radius (Fig. 12).

Le radius de *P. tupaiodon* est relativement court par rapport à l'humérus, mais pas davantage que chez certaines formes récentes. Chez cette espèce la

valeur moyenne de l'indice $L \text{ Humérus} \times 100 / L \text{ Radius}$, sur 21 couples de mesures, approche 67,5 (pour un minimum de 61,5 et un maximum de 72,8). Chez *P. spiegelii*, deux indices calculés donnent 64 et 67,5. Chez les chiroptères actuels, ce rapport varie entre 51,8 et 70,4. Les valeurs extrêmes se rencontrent au sein même de certaines familles comme les molossidés ou les vespertilionidés (cf. Anthony et Vallois, 1914).

Quelques fragments permettent d'observer la diaphyse. L'échantillon 7069 montre que le corps, relativement droit dans sa partie distale, est comme chez les chiroptères actuels affecté dans son tiers proximal d'une courbure concave vers l'extérieur — l'avant-bras fléchi. Dans cette même région (861 I, 830-Me 32, *P. tupaiodon*), la section du corps est en gros biconvexe, avec un léger aplatissement transversal. Une crête externe antérieure oblique, issue du plateau articulaire proximal, s'atténue rapidement. Une crête interne-antérieure sous-épiphysaire se prolonge en une arête diaphysaire plus sensible. Un fragment médian (853-Me 32, *P. spiegelii*) montre que la section de l'os, par la présence d'arêtes longitudinales légères, mais plus nombreuses, tend à devenir plutôt prismatique en direction distale. Le point de réunion du cubitus avec le corps du radius se trouve proche du milieu de celui-ci.

L'épiphyse proximale d'un radius de *P. tupaiodon*, bien qu'abîmée (830-Me 23, Fig. 12), montre la disposition classique du plateau articulaire,

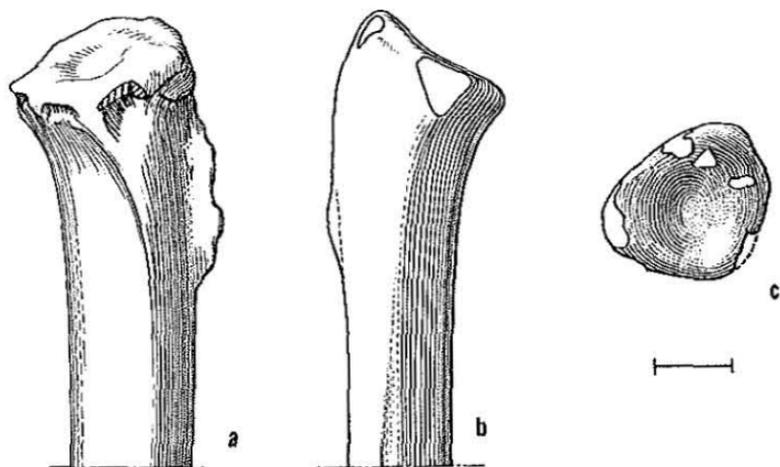


FIG. 12. — *Palaeochiropteryx tupaiodon*, 830 (Me 23). Epiphyse proximale de radius droit. X 9. a : vue externe-antérieure; b : vue postérieure; c : vue proximale.

incliné du dedans vers le dehors — l'avant-bras en extension — par rapport à l'axe diaphysaire. Cette inclinaison ne paraît pas aussi forte que chez certains chiroptères actuels (hipposidéridés par exemple). La surface du plateau constitue un plan d'ensemble légèrement concave, creusé en son milieu d'une dépression peu profonde, en ovale à grand axe transversal. La forme de cette cavité articulaire, sans cannelure d'orientation strictement définie, correspond à celle de l'élément huméral sub-sphérique (capitellum) qui s'y appliquait. Le

bord externe de l'épiphyse est légèrement saillant sur la diaphyse, mais cette saillie peut se trouver plus prononcée chez les chiroptères. De même, le bord interne (externe pendant la flexion), régulièrement arrondi, ne constitue pas comme chez de nombreuses chauves-souris une sorte de bec redressé s'appliquant dans l'articulation contre la face interne et distale de la trochlée. Les rebords antérieur et postérieur du plateau radial montrent un développement relativement faible. A la lèvre antérieure de la trochlée, assez étroite, répond le bord antérieur du plateau, également étroit dans le sens antéro-postérieur, mais d'un développement transversal assez grand, et incliné vers l'avant. Ce rebord n'est que faiblement saillant sur la diaphyse, à l'inverse de ce qui se voit chez de nombreux chiroptères actuels. Le rebord postérieur, plus individualisé, plus court transversalement, a perdu son extrémité sur le spécimen considéré. Il devait former pour le plateau radial une extrémité triangulaire, avançant en saillie sur la diaphyse, et cette petite surface s'appliquait contre la partie postérieure, cylindrique, du condyle huméral.

L'extension relative des rebords antérieur et postérieur du plateau radial contraste nettement avec ce que l'on observe chez de nombreux chiroptères, où la région antérieure se trouve transversalement limitée, et où la région postérieure se développe sur toute la largeur de l'épiphyse.

Sous le plateau radial, la face antérieure de l'épiphyse apparaît comme une surface allongée longitudinalement et se rétrécissant en direction distale. La partie interne forme une gouttière plus resserrée vers le bas, et la partie externe passe à un plan antéro-externe légèrement bombé. Cette face de l'épiphyse est limitée à sa partie supérieure par la saillie du rebord antérieur du plateau, du côté externe par une crête assez vive et courbe, issue du bord externe du plateau articulaire, et se dirigeant vers le côté antérieur du corps diaphysaire, enfin du côté interne par une crête longitudinale, endommagée sur le spécimen considéré, mais montrant une épaisseur inégale, et forte jusqu'à son extrémité. La fosse délimitée par ces trois éléments paraît beaucoup moins profonde chez *Palaeochiropteryx* que chez de nombreux chiroptères. Cette région, lieu d'insertion du tendon terminal du biceps, constitue en effet chez certaines formes (*Rhinolophus*, *Hipposideros*), une profonde anfractuosité, sans cependant que le développement de la crête longitudinale interne soit toujours aussi important que chez le fossile de Messel. De même, la crête externe peut n'être pas aussi marquée chez les actuels; elle montre un développement très semblable chez certains hipposidéridés actuels ou fossiles (*Hipposideros*).

La face postéro-interne de l'épiphyse, large, faiblement convexe, ne montre pas l'aspérité que l'on observe dans la même région, plus ou moins éloignée du plateau articulaire, chez certaines formes actuelles (hipposidéridés par exemple).

L'épiphyse distale du radius n'est pas connue de façon satisfaisante. Quelques pièces (7069, 655-Me 25 : *P. tupaïodon*) montrent que sa morphologie est dans l'ensemble identique à celle des actuels. L'extrémité de l'os, assez simplement renflée, comporte sur sa face de flexion — tournée vers l'avant et le bas pendant l'extension — la cavité articulaire recevant la région proximale du carpe. Cette large cavité paraît se développer sur la moitié au moins du diamètre épiphysaire, s'ouvrant à la fois en direction distale et en

direction antéro-inférieure. Sur l'échantillon 655-Me 25, où il semble que l'on ait une vue postérieure de l'épiphyse, la face d'extension présente comme chez les actuels de petites crêtes allongées distalement, séparant les gouttières pour les tendons des muscles extenseurs des doigts.

— Cubitus (Fig. 13).

Comme chez les chiroptères en général, cet élément n'est distinct du radius que dans la région proximale. Un certain nombre d'échantillons permettent, chez *P. tupaïodon*, de mesurer la partie libre du cubitus et de la rapporter à la longueur du radius. Sur sept couples de mesures, l'indice $L \text{ Cubitus} \times 100/L \text{ Radius}$ a pour valeurs extrêmes 46,7 et 68,8 et pour moyenne 54,6. Il semble ainsi que cet os soit en général légèrement plus long que la demi-longueur du radius. Certaines familles de chiroptères, comme les hipposidériés, semblent posséder un cubitus relativement long, dépassant très largement la demi-longueur de l'avant-bras; dans d'autres cas (vespertilionidés), l'ulna peut se rapprocher du tiers de la longueur de l'avant-bras.

Le corps diaphysaire du cubitus est réduit à un filament osseux.

L'épiphyse proximale, connue chez *P. spiegelii* par un tout petit fragment détaché de l'individu 853-Me 32 (Fig. 13), constitue une petite masse, assez

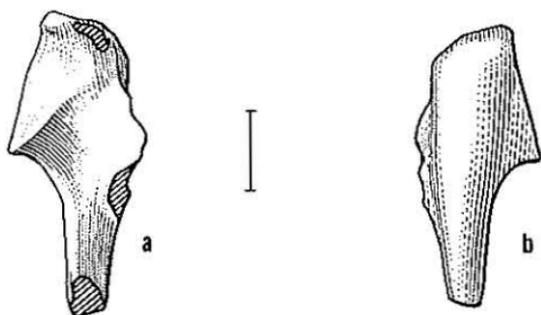


FIG. 13. — *Palaeochiropteryx spiegelii*, 853 (Me 32). Epiphyse proximale de cubitus gauche. X 9. a : vue externe; b : vue interne.

importante par rapport à la faible section diaphysaire. Chez tous les chiroptères, cette épiphyse dépasse très nettement l'extrémité du radius en direction proximale; la disposition des surfaces articulaires visibles sur le cubitus de *P. spiegelii* indique qu'il en allait de même chez le fossile de Messel.

En position d'extension de l'avant-bras, l'épiphyse présente une face externe élargie, où se trouvent des facettes articulaires très semblables à celles observées chez de nombreux chiroptères. Dans la région inférieure se voit en effet une facette assez large, faiblement concave longitudinalement et transversalement, élargie par un rebord mince et fortement saillant vers l'arrière, endommagé sur le spécimen. Dans l'articulation du coude, cette facette s'appuyait contre le rebord interne, arrondi, de l'épiphyse radiale. Son net élargissement indique la possibilité de déplacements latéraux relatifs des deux os de l'avant-bras, comme cela paraît exister aussi chez les hipposi-

déridés. Cette disposition semble naturellement corrélative, chez ces formes, de la plus grande longueur diaphysaire du cubitus. Située proximale et antérieurement par rapport à cette facette se reconnaît une autre surface articulaire, plus concave longitudinalement et transversalement que la précédente, beaucoup plus étroite, en forme d'ovale allongé, à grand axe légèrement incliné du haut et l'arrière vers le bas et l'avant. Cette surface se termine distalement par un bec fortement saillant vers le dehors et vers l'avant, et, à sa partie supérieure, par un rebord aminci et saillant vers l'extérieur. Cette facette venait normalement au contact de la lèvre antérieure de la trochlée, sur la face distale de celle-ci pendant la flexion, sur la face interne pendant l'extension.

La face postérieure de l'épiphyse, simple, apparaît fortement convexe transversalement, et s'élargit progressivement en direction proximale. Du côté antérieur se reconnaît la forte saillie distale de la facette articulaire supérieure, et, du côté postérieur, la saillie du rebord latéral de la facette articulaire inférieure.

La partie supérieure de l'épiphyse, simplement convexe, est dans son ensemble inclinée vers l'intérieur et l'arrière. Sur elle pouvait s'attacher une éventuelle rotule olécranienne comme on en observe très généralement chez les chiroptères. Aucun spécimen n'a cependant permis de reconnaître distinctement cet os en place dans l'articulation du coude. Sur la plaque 525-Me 36 b (*P. tupaiodon*), une petite pièce lamellaire, plaquée sur la facette articulaire inférieure de l'épiphyse du cubitus, pourrait être interprétée comme cette rotule, déplacée au cours des processus de fossilisation.

Remarques sur l'articulation du coude.

La connaissance que l'on a, pour *Palaeochiropteryx*, des éléments osseux qui interviennent dans l'articulation du coude, permet, par référence à des observations antérieures (Sigé, 1966), quelques interprétations intéressantes. Sur les points importants en effet, la morphologie des surfaces articulaires des épiphyses de l'humérus, du radius, et du cubitus, apparaît très semblable à ce que l'on observe dans certains groupes (hipposidéridés par exemple) : sur ses faces distale et externe, le condyle huméral se développe en une surface subsphérique qui porte le nom de capitellum; la trochlée, faiblement creusée, est limitée à l'avant par une carène peu aiguë et sans obliquité d'orientation par rapport à l'axe diaphysaire. A la sphéricité du condyle répond le creusement faible de la cupule centrale du plateau articulaire radial.

Il paraît raisonnable d'admettre que les mouvements du bras s'effectuaient chez *Palaeochiropteryx* avec les particularités que l'on note pour ces mêmes mouvements chez un *Hipposideros* actuel ou fossile : au cours du mouvement d'extension, le plateau radial pivote légèrement sur l'axe diaphysaire de l'humérus. Cette rotation s'effectue sur la surface externe et distale du capitellum; grâce à la courbure diaphysaire du radius, elle permet à l'extrémité distale de l'avant-bras de venir dans un plan frontal nettement plus antérieur, par rapport au plan du coude, que celui qui aurait été normalement atteint sans qu'une rotation intervienne.

Pendant que le radius pivote légèrement sur son axe au cours des mouvements, le cubitus reste par contre dans le même plan par rapport à l'humérus, sa facette proximale glissant longitudinalement dans la trochlée, sur la face interne ou distale de celle-ci. Il s'ensuit que le bord interne du plateau du radius, lors de la rotation de cet os, glisse latéralement sur la facette distale de l'épiphyse du cubitus. Les chiroptères qui présentent cette disposition sont par ailleurs ceux chez qui la baguette du cubitus est relativement la moins réduite, une plus grande longueur permettant une plus grande souplesse. Cette possibilité de déplacement relatif des deux os de l'avant-bras au cours des mouvements d'extension — flexion paraît interprétable comme un reliquat des mouvements de pronation — supination de l'avant-bras mammalien.

L'ensemble des particularités que l'on vient de souligner pour l'articulation du coude, communes à *Palaeochiropteryx* et à plusieurs formes fossiles ou actuelles, semble représenter un caractère plutôt primitif du membre, mais pas forcément un caractère désavantageux (1).

Carpe.

Le carpe n'est pas réduit autant que pourrait le laisser croire la reconstitution du squelette de *Palaeochiropteryx* par Revilliod (l.c., p. 178, fig. 11). Quelques plaques (*P. tupaïodon* : Me 40 a, Me 18, Me 25, Me 36, 861 II, Me 37 a, 7069; *P. spiegelii* : Me 29) montrent en effet un poignet aussi relativement volumineux que chez les formes récentes (largeur transversale : Me 37 : 3,15 mm; Me 18 : 3,70; Me 40 a : 4,10; Me 29 : 6,45).

La structure de cette région n'apparaît cependant pas de façon nette sur les échantillons mentionnés. Le carpe se trouve quelquefois (Me 18) enrobé dans une masse arrondie de gangue qui ressemble à la masse de tissus ligamentaire et tendineux enveloppant chez le vivant la partie osseuse du poignet.

Quelques pièces seulement permettent des observations de détail : il semble que la rangée proximale soit représentée comme chez les chiroptères actuels par un gros élément, arrondi, en position assez antérieure, visible en particulier sur les plaques Me 25, Me 37, 7069; par sa position et sa taille relative, il correspond au carpien désigné dans la littérature comme le « scapho-semilunaire ». Il n'est pas possible de contrôler la présence, à côté de cet os, du petit élément proximal ulnaire qui l'accompagne très généralement chez les chiroptères.

La rangée distale est composée de plusieurs os dont trois au moins sont visibles (Me 37 a), plus petits que l'élément proximal. Il est particulièrement difficile de reconnaître parmi eux tel ou tel élément particulier. En général (37 a, 7069), ils semblent assez épais, légèrement aplatis dans un sens vertical et transversal, mais ne paraissent pas présenter une morphologie aussi lamellaire que chez certains chiroptères actuels. Ceci serait particulièrement vrai pour le grand os (Me 25, Me 36).

(1) Le genre *Hipposideros* paraît en effet particulièrement apte à pratiquer un vol irrégulier, papillonnant, apparemment malhabile, mais très adapté en fait au milieu forestier dense (Brosset A., *in verb.*).

Aucun exemplaire ne permet de reconnaître l'os pisiforme (« transverse » de Maisonneuve, 1878), dont la disposition chez les chiroptères, dans le creux palmaire du carpe, est très particulière.

Les rapports des métacarpiens et des carpiens ne semblent pas (Me 25, 7069) s'accompagner d'une très forte pénétration des épiphyses métacarpiennes entre les différents carpiens distaux, comme c'est typiquement le cas chez les hipposidéridés ou les rhinolophidés. Cependant, l'observation est incertaine : en effet, sur les pièces considérées, l'attitude de flexion des métacarpiens sur le radius fait en sorte que l'interpénétration éventuelle des éléments du basipode et du métapode serait de toute façon amoindrie.

Doigts.

La formule phalangienne paraît bien être celle indiquée par Revilliod : 2-1-2-2-2. S'il n'est guère possible d'analyser les particularités morphologiques des différents éléments qui composent les rayons digités, de nombreuses plaques permettent de vérifier les observations de Revilliod relatives aux proportions des doigts et de leurs différents éléments. Quelques nouvelles mesures complètent d'ailleurs les observations originales (cf. Tableau 3).

Ainsi, pour *P. tupaïodon*, l'ensemble des moyennes obtenues permet de représenter sur un schéma simple (Fig. 27) les proportions des doigts et de leurs éléments par rapport à la longueur du radius (ramenée à une valeur arbitraire pour les comparaisons avec d'autres formes).

— Le 1^{er} doigt ressemble à celui des chiroptères actuels; il est court et comporte deux phalanges, dont la seconde sert de support à une griffe.

— Le 2^e doigt compte une seule phalange, courte, et ne possède pas de phalange unguéale, à la différence d'*Icaronycteris index* JEPSEN. Son métacarpien, le plus court parmi ceux des doigts 2, 3, 4 et 5, possède un corps diaphysaire épaissi dans la région proximale.

— Doigts 3, 4 et 5.

Chacun possède deux phalanges. Le doigt 3 est le plus long, son métacarpien et ses phalanges étant plus longs que les éléments correspondants des doigts 4 et 5. Sur le doigt 3 seulement, la 2^e phalange dépasse en longueur la 1^{re} : dans ce caractère réside, comme chez beaucoup de chiroptères actuels, le facteur prépondérant de la plus grande longueur totale du doigt 3. Les métacarpiens et phalanges du doigt 4 sont plus longs que les éléments correspondants du doigt 5.

La conformation du plan de l'aile chez les chiroptères en général a été particulièrement étudiée par Revilliod (1916). Cet auteur distingue deux types morphologiques nettement opposés : les formes à aile allongée et étroite, « perfectionnée », dont le vol serait en général rapide, assuré, agile, et les formes à aile courte et large, « peu évoluée », dont le vol serait lent et lourd, irrégulier et accidenté. Entre ces deux types existe toute une série de structures intermédiaires. La forme de l'aile dépend de la longueur relative des doigts 3, 4 et 5 qui soutiennent le patagium (le doigt 2 s'écarte peu du doigt 3 et le renforce en avant du patagium). Une méthode imparfaite, mais simple, pour

comparer les différents modèles, consiste à rapporter les longueurs totales des doigts à celle du radius ramenée à 100, et à calculer la différence entre le doigt antérieur (3^e) et le doigt postérieur (5^e). Cette différence représente ce que Revilliod (l.c.) a appelé « l'indice de largeur » de l'aile. A un indice faible correspond une aile de type large. Revilliod a ainsi montré que certaines formes primitives (rhinopomatidés) présentent des indices très faibles, de l'ordre de 15, d'autres formes au contraire des indices très élevés, de l'ordre de 100 ou davantage (molossidés). Des différences importantes sont enregistrées à l'intérieur de certaines familles (vespertilionidés par exemple) correspondant à l'existence de groupes plus ou moins évolués de ce point de vue.

Chez *P. tupaïodon*, quelques spécimens permettent d'évaluer cet indice de largeur. Il est très faible et voisin pour trois individus déjà considérés sous ce rapport par Revilliod (Me 43 : 29; Me 25 : 25; Me 41 : 26); il paraît plus élevé sur un échantillon récemment recueilli à Messel (7069 : 46,2). Cependant, cet écart pourrait être imputable à une erreur d'interprétation des différents doigts sur la plaque. Si toutefois l'écart est réel, il pourrait inciter à assortir d'un certain doute l'attribution de l'individu 7069, de dimensions plutôt grandes, à l'espèce *tupaïodon*. Des indices de l'ordre de 25 se rencontrant (cf. Revilliod, l.c.) au sein de plusieurs familles : rhinolophidés, hipposidéridés, phyllostomatidés, vespertilionidés. Des indices de l'ordre de 45 se trouvent également chez les hipposidéridés, phyllostomatidés, vespertilionidés, mais aussi chez les mégadermatidés et les emballonuridés.

Il semble donc, en définitive, que *Palaeochiropteryx* ait possédé une aile de type relativement large, d'une conformation en tout cas très semblable à celle de nombreux chiroptères de la nature actuelle.

5. MEMBRE POSTÉRIEUR.

Ceinture pelvienne (Pl. 2, fig. 1; Fig. 9-14).

Des fragments de cette ceinture sont visibles, pour *P. tupaïodon*, sur les plaques Me 17, Me 23, Me 42. Tous indiquent une étroitesse d'ensemble et une forte hauteur relative du bassin, principalement dues à la structure allongée et resserrée de l'os coxal, et particulièrement de la région iliaque.

La pièce Me 17 consiste, pour la région concernée, en un ensemble d'éléments osseux détaché de la plaque de lignite et maintenu par de la paraffine sur une plaquette de carton. Cette même pièce a précédemment permis l'étude du sacrum (cf. p. 100). Elle donne une vue dorsale de toute la partie pré-acétabulaire du coxal.

Les lames iliaques, étroites transversalement, présentent une grande longueur : elles se prolongent en effet assez nettement au-dessus de la région de la symphyse avec le sacrum, soit jusqu'au niveau de la 2^e vertèbre lombaire visible sur l'échantillon. Les petits éclats osseux qui, du côté droit, paraissent prolonger l'ilion vers le haut jusqu'à la hauteur de la première lombaire de l'échantillon, ne paraissent pas impliquer que l'ilion lui-même se développait jusqu'à ce niveau. La partie supérieure de la baguette iliaque apparaît plus

large transversalement et plus mince dorso-ventralement que la partie inférieure de la région de la symphyse. Ici en effet, au niveau de la 1^{re} post-sacrée, l'os iliaque, de section ovale, présente un bord externe arrondi et non laminaire. A la hauteur de la 2^e post-sacrée, l'os coxal conserve son bord externe arrondi, mais s'élargit transversalement par un développement laminaire interne, et s'épaissit et s'arrondit en même temps du côté ventral; sa section devient alors triangulaire.

Un examen de la pièce en vue très oblique, à l'endroit où les coxaux sont brisés distalement, permet de reconnaître l'acétabulum, s'ouvrant vers la face ventrale et légèrement vers l'extérieur. Du côté droit comme du côté gauche, la cassure à cet endroit précis semble correspondre à un amincissement de l'os, résultat de la présence de la cavité articulaire. A ce niveau d'autre part, ne paraît pas avoir existé, du côté interne par rapport à la cavité articulaire, de développement ventral de l'ischion en un épaississement longitudinal fortement saillant, comme c'est le cas par exemple chez les rhinolophidés. La position de l'acétabulum en « transparence », est indiquée par un pointillé sur la Figure 9. Cette cavité articulaire, mieux conservée du côté gauche, apparaît largement ouverte, de contour arrondi, et peu profonde. Par sa position ventrale, elle pouvait n'affecter le bord externe du coxal que d'une échancrure discrète, bien qu'il ne soit pas possible d'en juger exactement.

Il ne semble pas que la fusion du pubis à la face ventrale du coxal se soit faite dans une position légèrement pré-acétabulaire, comme chez de nombreux chiroptères, mais plutôt à la hauteur de la partie inférieure de l'acétabulum.

Il n'y a pas d'apparence que la cavité articulaire ait été bordée à sa partie supérieure d'une saillie ventrale de l'ilion. Et l'on ne peut savoir si une saillie inférieure ou partiellement latérale et externe limitait l'acétabulum dans la région ischiatique, trop endommagée sur l'échantillon. Ces structures se rencontrent chez les chiroptères où la cavité cotyloïde n'est pas très profonde (hipposidéridés, rhinolophidés par exemple).

Du côté droit, un fragment plutôt interne de l'ischion, conservé, se trouve dans le prolongement caudal de l'ilion, et atteint le niveau de la 4^e vertèbre post-sacrée.

Dans un nouvel essai de reconstitution en vue dorsale de toute cette région (Fig. 14), on ne peut préjuger de l'importance dans la région ventrale du trou obturé, ni de la présence d'une éventuelle symphyse pelvienne osseuse. Les microchiroptères actuels possèdent dans d'assez nombreux cas ce type de symphyse, dont sont par contre dépourvues certaines formes, notamment *Pteropus* parmi les megachiroptères. Il n'est pas non plus possible de statuer sur l'existence chez *Palaeochiropteryx* d'une apophyse pectinée du pubis élément quelquefois bien développé chez les chiroptères. Le développement normal de la queue chez *Palaeochiropteryx* rend enfin très improbable la présence d'un contact dorsal des ischions, structure qui s'observe surtout chez des formes actuelles à queue réduite.

Pour l'essentiel, les caractères originaux du coxal de *Palaeochiropteryx* semblent résider dans sa grande longueur, particulièrement due à celle de la baguette iliaque, et à la position ventrale de la cavité cotyloïde.

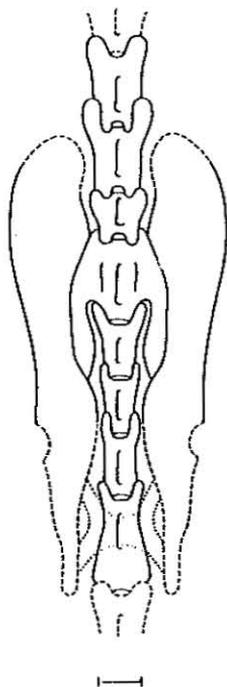


FIG. 14. — *Palaeochiropteryx tupaiodon*. Essai de reconstitution du bassin, d'après 4049 (Me 17). env. X 5. Vue postérieure.

Remarque.

La position surtout ventrale de l'acétabulum est en contradiction apparente avec la structure plutôt classique de l'épiphyse proximale du fémur. Il est en effet nécessaire, chez les chiroptères, que la cuisse puisse venir, en position de demi-flexion, dans le plan frontal du patagium, qu'elle contribue à tendre pendant le vol. Pour un fémur de type classique, le développement normal des trochanters ne rend ceci possible qu'avec un acétabulum tourné vers l'extérieur. Une cavité articulaire nettement ouverte vers l'avant impliquerait que le fémur fléchi se trouve dans un plan intermédiaire entre le plan sagittal et le plan frontal, position difficilement compatible avec la présence d'un uropatagium. Quelques pièces (Me 39 par exemple) montrent en effet quelques empreintes laissées par les replis de la membrane interfémorale. Il paraît donc vraisemblable que l'orientation actuelle du coxal sur l'exemplaire étudié ne correspond pas exactement à son orientation chez le vivant. Les processus de fossilisation et d'écrasement, ou bien la préparation du fossile, ont peut-être contribué à amener la lame iliaque dans un plan dorso-ventral. Si la face actuellement dorsale du coxal se trouvait primitivement dans un plan plutôt oblique, frontal externe — ventral interne, la cavité cotyloïde actuelle-

ment ventrale et externe pouvait se trouver orientée surtout vers l'extérieur, et permettre au fémur et à la jambe de se mouvoir de façon comparable à ce qui s'observe chez les autres chiroptères.

Fémur (Fig. 15).

Plusieurs plaques montrent l'empreinte de cet os ou des parties de sa diaphyse, mais peu d'échantillons permettent de l'étudier de façon précise.

L'étude de l'indice $L \text{ Fémur} \times 100 / L \text{ Humérus}$ permet d'apprécier les proportions relatives du membre postérieur. Sur 8 couples de mesures chez *P. tupaiodon*, la moyenne est 54,4 pour un minimum de 49 et un maximum de 60,3. Un indice chez *P. spiegelii* (537) atteint 63,5.

La diaphyse, épaisse par rapport à la longueur totale, et de section cylindrique, semble droite comme chez la plupart des chauves-souris (Me 17). Sur la pièce 7069 cependant (côté droit), elle apparaît légèrement coudée immédiatement en arrière de l'épiphyse proximale, ce qui pourrait être accidentel.

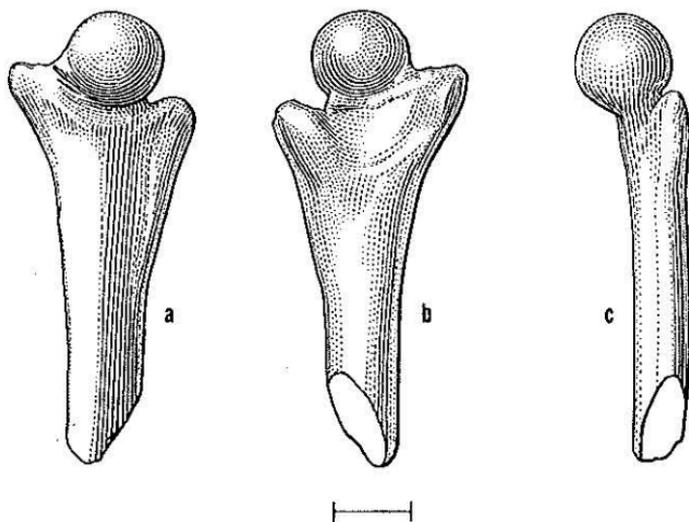


FIG. 15. — *Palaeochiropteryx tupaiodon*, 4049 (Me 17). Epiphyse proximale de fémur droit. X 9. a : vue supérieure; b : vue inférieure; c : vue antérieure.

L'épiphyse proximale est connue par le spécimen 4049-Me 17, déjà figuré par Revilliod (l.c., p. 176, fig. 10), qui n'avait rapproché cette épiphyse d'aucun type observé chez les chauves-souris récentes. Le spécimen considéré évoque en fait le fémur de nombreux vespertilionidés actuels (*Myotis*, par exemple), et montre de nettes différences avec le type de structure rencontré chez les rhinolophoïdes.

L'orientation particulière du fémur chez la chauve-souris implique que l'on qualifie de supérieure la face classiquement antérieure chez les mammifères, d'antérieure la face interne, etc.

La tête, nettement détachée du reste de l'épiphyse, a la forme d'une sphère assez régulière, dont le centre se situe dans un plan nettement supérieur par rapport à l'axe diaphysaire. Le trochanter mineur n'est pas tout à fait aussi long que le trochanter majeur, et à la différence de celui-ci, se trouve séparé de la tête par une échancrure étroite et assez profonde. Le développement des tubérosités correspond à un élargissement antéro-postérieur de l'os. La face supérieure de l'épiphyse, distalement par rapport à la tête, apparaît dans son ensemble légèrement convexe. Une crête longitudinale très fine et courte s'observe sur cette face au-dessous du petit trochanter, correspondant par sa situation à la crête du muscle pectiné. Les bords latéraux des trochanters, arrondis, ne présentent pas de petites aspérités ou rugosités comme on en voit chez certains actuels (*Myotis*). L'épaisseur des tubérosités est surtout sensible sur la face inférieure de l'épiphyse. Le trochanter mineur, légèrement plus étroit dans le sens supéro-inférieur que dans le sens antéro-postérieur, s'oppose somme toute assez nettement au trochanter majeur, légèrement aplati dans le sens antéro-postérieur et davantage saillant en direction inférieure.

La face inférieure de l'épiphyse porte entre les deux trochanters et distalement par rapport à la tête une dépression large, assez profonde, régulière, à contour arrondi convexe en direction distale.

Aucun exemplaire n'a permis d'étudier l'épiphyse distale. L'épiphyse proximale du tibia n'est pas suffisamment connue pour permettre d'apprécier le degré d'écartement des condyles articulaires du fémur.

Jambe.

— Tibia.

Le tibia de *Palaeochiropteryx tupaiodon* est assez nettement plus long que le fémur. L'indice $L \text{ Fémur} \times 100 / L \text{ Tibia}$, pour 9 échantillons, varie entre 79,7 et 96,8 et sa valeur moyenne approche 86. La diaphyse, très robuste relativement à la longueur de l'os, et de section cylindrique dans la région médiane, ne s'amincit que très faiblement en direction distale, et présente une discrète courbure d'ensemble (Me 41, 7069). La convexité vers l'intérieur de la courbure diaphysaire sur le spécimen 7069 semble assez anormale, la généralité des cas montrant chez les chiroptères une courbure convexe vers l'extérieur. Sur la pièce Me 21 b (Pl. 2, fig. 2; Fig. 16), une petite partie conservée de l'épiphyse proximale autorise seulement à penser que la surface du plateau tibial pouvait ne pas avoir un grand développement, et ne pas former comme chez certains actuels une nette saillie vers le dehors par rapport à la diaphyse (la pièce ne permettant cependant pas d'évaluer l'importance des saillies antérieure et postérieure de l'épiphyse).

La région de l'épiphyse distale est conservée sur la même plaque, mais l'écrasement apparent de l'os ne permet de distinguer aucune structure caractéristique.

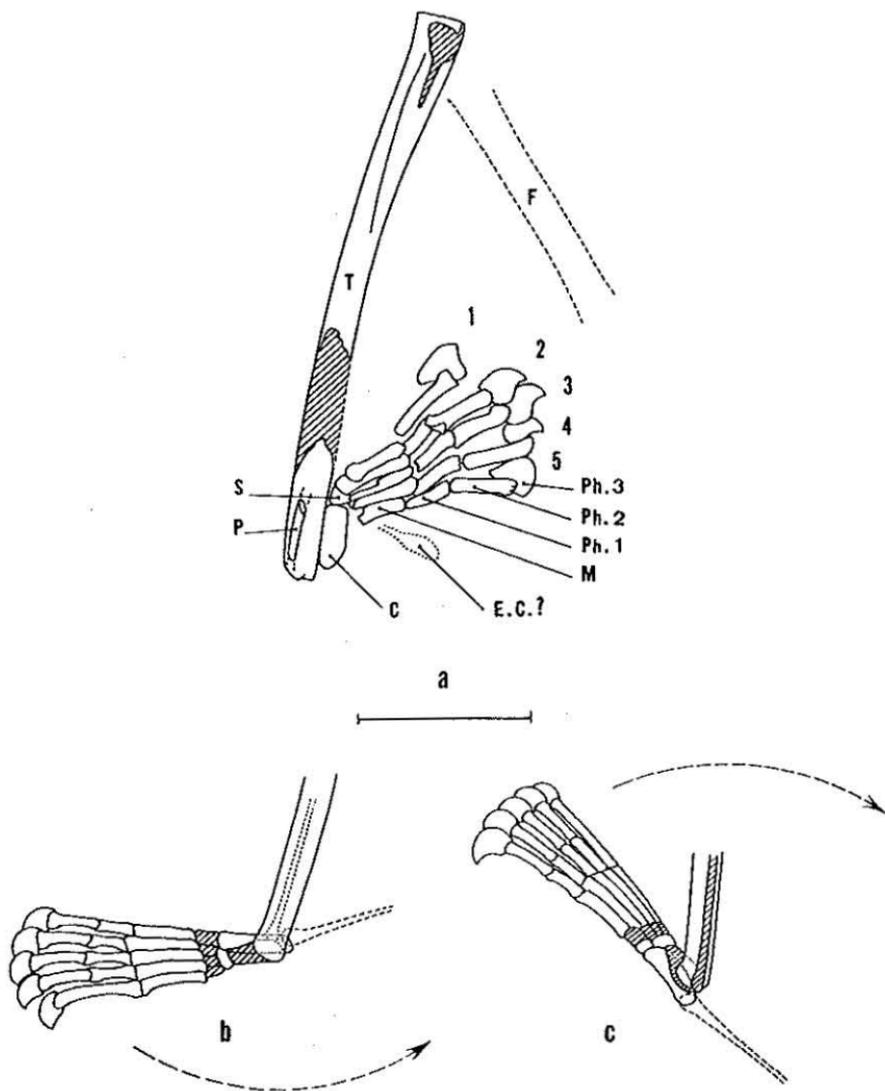


FIG. 16 — *Palaeochiropteryx tupaiodon*, 1334 (Me 21 b). Tibia et pied droits (?). X 22.
a : vue ventrale (?), b et c : reconstitutions (cf. note 2).

(C : calcaneum; E.C. : ἔπερον calcanéen; F : fémur; M : métacarpien; P : péroné;
Ph. : phalange; S : scaphoïde; T : tibia).

— Péroné.

Cet os est nettement visible sur plusieurs plaques (7069, Me 39, Me 41).
La pièce 7069 montre que *Palaeochiropteryx* possédait un péroné complet, aussi

long que le tibia, développé en direction proximale jusqu'à la région du genou. Sur le même spécimen, la diaphyse est fine par rapport à celle du tibia. Sur la plaque Me 41, le diamètre diaphysaire semble plus important, et atteint près de la moitié de celui du tibia. On sait que le péroné peut se trouver fortement réduit chez les chiroptères actuels, où il est souvent incomplet ou cartilagineux dans la région proximale, ou même manque complètement. La moindre réduction du péroné observée chez *Palaeochiropteryx* ne constitue cependant pas un caractère primitif remarquable, puisqu'elle se rencontre aussi chez de nombreuses formes actuelles, certaines chauves-souris possédant même un péroné très normalement développé (les genres *Desmodus* ou *Molossus* par exemple).

Aux fortes différences constatées au sein de l'ordre des chiroptères dans l'importance relative des os de la jambe, correspondent des différences aussi importantes dans les modalités de l'articulation du tarse et de la jambe. Suivant de Fénis (1919), ces différences traduisent une gradation entre le pied de type encore marcheur de certains chiroptères et le pied parfaitement adapté à la suspension de nombreuses formes. Bien qu'aucune pièce ne permette d'étudier l'épiphyse distale du péroné, encore moins de saisir ses relations articulaires avec le tibia et avec les tarsiens, le degré relativement faible de réduction de cet os chez *Palaeochiropteryx* incite à penser qu'il pouvait prendre part à l'articulation avec le tarse d'une façon plus importante que chez la majorité des microchiroptères actuels, où le péroné n'a de rapport qu'avec l'astragale.

Pied (Pl. 2, fig. 2; Fig. 16).

L'extrémité du membre postérieur est assez bien visible sur plusieurs échantillons (*P. tupaïodon*: Me 21a, Me 21b, Me 25, Me 36, Me 42; *P. spiegelii*: Me 32). Dans l'ensemble, le tarse apparaît petit et massif, et les doigts sont accolés. L'échantillon 21 b (Pl. 2, fig. 2; Fig. 16) autorise une étude plus détaillée (2).

(2) Sur cette pièce, le pied de l'animal est fléchi sur le bord interne de la jambe dans une position anormale. On sait en effet qu'en dehors des périodes de fixation, en particulier pendant la locomotion quadrupède, le pied des chiroptères est partiellement fléchi sur le bord tibial (externe) de la jambe, les orteils disposés dans une direction transversale par rapport au plan sagittal du corps, et souvent même, dans plusieurs groupes, nettement vers l'arrière.

Deux interprétations sont possibles pour l'exemplaire 21b. Dans les deux cas, l'orteil le plus proche du tibia est reconnu comme le premier :

1. — Le pied se présente en vue dorsale après avoir subi post-mortem une rotation autour de l'extrémité distale du tibia, depuis la position reconstituée en b sur la Figure 16. Dans ce cas, il s'agit du pied droit, et l'individu est vu par la face ventrale.

2. — Le pied se présente en vue ventrale après avoir été rabattu vers l'intérieur de la jambe depuis la position reconstituée en c sur la Figure 16. Dans ce cas, il s'agit d'un pied gauche, et l'individu est vu par la face dorsale.

Le fait que l'astragale ne soit pas visible pourrait inciter à retenir la 2^e hypothèse, où le calcaneum seul apparaîtrait sur la face palmaire du tarse. De même, si elle était normale, la situation du fragment d'os interprétable comme une partie distale du péroné pourrait désigner le côté postéro-externe de la jambe, ce qui s'accorderait avec la 2^e hypothèse. Cependant, la façon dont les extrémités distales des métatarsiens recouvrent les épiphyses proximales des 1^{re} phalanges donne plutôt l'impression, par

— Tarse.

Le seul os bien visible semble, en raison de ses grandes dimensions, devoir être identifié comme le calcaneum. Son contour apparaît grossièrement rectangulaire. La moitié antérieure de la face dorsale ne présente aucune facette articulaire nette, mais se partage longitudinalement en deux plans à très faible inclinaison : l'interne et le plus étroit pourrait correspondre à la partie externe de la région d'articulation avec l'astragale. L'externe présente médialement une concavité à allongement antéro-postérieur, plus marquée vers l'avant. Vers l'extrémité antérieure, la face dorsale se renfle légèrement, et se termine en un petit plan incliné vers l'avant. Un bord assez vif sépare la face dorsale de la face externe du calcaneum. Celle-ci paraît s'inscrire dans un plan incliné sur celui de la face dorsale sous un angle inférieur à 90° . La saillie de l'os en dehors de la gangue, à cet endroit, permet d'apprécier l'épaisseur du calcaneum, à peine inférieure à sa largeur.

La partie postérieure du calcaneum (talon) pouvait se trouver partiellement saillante vers l'intérieur par rapport à la région d'articulation du pied et de la jambe (Me 42). Cette partie du calcaneum apparaît comme une région massive et bombée, dont la surface grossièrement elliptique, à grand axe postéro-interne - antéro-externe, se développe sur les faces dorsale, externe et postérieure de l'os. Il serait possible d'interpréter cette éminence comme la région d'attache et d'articulation de l'éventuel éperon calcanéen. Selon Reviliod, cet élément du tarse, commun chez les chiroptères, aurait existé, bien développé, chez *Palaeochiropteryx*. En fait, les plaques 21a, 28, 36, 39, 42, susceptibles de montrer cette structure, ne laissent rien observer qui serait interprétable comme tel. La plaque Me 41 laisse voir, à côté de chaque pied, une empreinte petite et peu nette. De même la plaque 25, montre du côté droit et en arrière de l'emplacement du pied (lui-même absent) une empreinte dirigée vers l'intérieur. Sur la pièce 21b, une trace assez courte, à l'extérieur du 5^e orteil, et d'orientation un peu transversale par rapport à celui-ci pourrait être reconnue comme un reste de l'éperon, éventuellement sa partie proximale, fortement déplacée. Mais cela reste conjectural. Ces éléments ne suffisent donc pas pour confirmer la présence d'un éperon calcanéen osseux bien développé chez

comparaison avec cette région chez les actuels, d'une présentation du pied en vue dorsale. Des déformations artificielles de ces articulations semblent cependant s'être produites. Dans la 1^e hypothèse, il faudrait imaginer le calcaneum en vue dorsale, et l'astragale pourrait avoir disparu. Sur le reste du squelette du même individu, un autre fait s'accorde avec la 1^e interprétation : au niveau d'une région carpienne (la gauche dans cette hypothèse), on voit la partie proximale des métacarpiens fléchis situés dans un plan antérieur par rapport à la partie distale de l'avant-bras; ceci correspond normalement chez les chiroptères à la position du métapode, pendant la flexion, pour une vue ventrale de l'animal.

Ces arguments contradictoires ne permettent pas de trancher. Pour la facilité de l'exposé en ce qui concerne l'orientation des os, c'est la 1^e interprétation qui est retenue dans la description donnée.

Palaeochiropteryx. Il est toutefois possible que cette structure ait existé, de nature cartilagineuse ou ne s'ossifiant qu'en partie, chez les individus âgés.

Dans le prolongement antérieur du calcaneum, engagée sous les extrémités déplacées des quatre premiers métatarsiens, se trouve une petite masse osseuse semblant représenter un seul élément. Par sa position sur le bord interne du tarse, cet os serait reconnaissable comme le scaphoïde, relativement développé, alors qu'il est en général petit par rapport aux tarsiens de la 1^e rangée chez les chiroptères récents. La face dorsale apparente forme un plan incliné vers l'intérieur. Son bord interne prolonge vers l'avant le bord interne du calcaneum, jusqu'à une région qui n'est pas distinctement observable, au-dessous des épiphyses des métatarsiens 1 et 2. Le bord postéro-externe de l'os fait avec le bord interne un angle de 60° environ; il est en contact à son extrémité interne seulement avec le calcaneum, et recouvert à sa partie la plus externe et antérieure par les épiphyses des métatarsiens 3 et 4. Le même bord postéro-externe, en relief par rapport à la gangue, laisse apprécier l'épaisseur de l'os, de l'ordre de 3 ou 4 dixièmes de millimètre. Il se pourrait cependant que les contraintes reçues par le squelette lors de la fossilisation aient nettement déplacé le scaphoïde, et que ce que l'on voit actuellement en vue dorsale soit la face antérieure. La vraie face dorsale serait alors celle — étroite — que l'on distingue dans un plan perpendiculaire à celui de la précédente, et possédant en commun avec celle-ci l'actuel bord postéro-externe. Dans cette hypothèse les proportions du scaphoïde, correspondant à une face dorsale courte et une face antérieure assez large, apparaîtraient plus proches de ce qu'elles sont chez les chiroptères récents.

Le cuboïde et les cunéiformes sont cachés par les métatarsiens. Sous l'épiphyse du métatarsien 4 se discerne toutefois une minuscule région osseuse, arrondie, qui pourrait correspondre, par sa position externe, à une petite partie du cuboïde.

— Métatarsiens.

Sur le spécimen considéré (Me 21 b) les 5 métatarsiens sont accolés. Avec le déplacement qui les a fait venir recouvrir la partie distale du tarse, ces éléments semblent avoir subi une pression qui les a fait tourner vers le haut leur face latérale interne. Le métatarsien 1, plus court que le 2^e, montre une épiphyse proximale étroite transversalement, dont la face interne se présenterait en vue dorsale, faiblement déprimée en son centre et développant des saillies aux angles dorsal et palmaire. Le métatarsien 2 possède une épiphyse effilée, développée dorso-ventralement, légèrement oblique vers l'intérieur, et dont la face dorsale constitue un plan étroit transversalement, incliné en direction postérieure et palmaire. Cette épiphyse dépasse nettement l'épiphyse du 1^e métatarsien, et devait s'engager assez profondément entre les tarsiens distaux (éventuellement entre les cunéiformes 2 et 3). Les métatarsiens 3 et 4 possédaient certainement des épiphyses proximales très effilées transversalement. Le métatarsien 5, paraît avoir eu comme chez les actuels, une épiphyse proximale élargie transversalement par une apophyse externe. Ce 5^e élément du métapode, comme le 1^e, se trouve plus court que les trois os médians :

par rapport à eux, son épiphyse distale se situe plus proximale sur la longueur totale de l'orteil.

La diaphyse des métatarsiens n'est pas affectée par une étroitesse transversale comme cela se voit chez de nombreux chiroptères, actuels et fossiles (hipposidéridés par exemple). Le corps diaphysaire est cylindrique, et relativement épais par rapport à la longueur.

Les épiphyses distales, accolées les unes aux autres, ne sont pas bien observables : celles des métatarsiens 1 et 5 sont endommagées, celles des os médians apparaissent légèrement renflées, transversalement, et un peu saillantes sur la face dorsale. L'épaississement épiphysaire distal se montre relativement long par rapport à la longueur totale du métatarsien.

— Phalanges.

Chez *Palaeochiropteryx*, la formule phalangienne du membre postérieur est 2.3.3.3.3. L'orteil 1 ne montre en effet qu'une phalange pré-unguéale, qui pourrait résulter de la synostose des deux premières. Ce caractère du 1^{er} orteil se retrouve chez les chiroptères actuels, et s'étend même à tous les orteils chez les hipposidéridés et certains vespertilionoïdés. A la différence des hipposidéridés cependant, aucune trace de la fusion ne peut être observée chez *P. tupaiodon*. Sur les spécimens étudiés, la phalange pré-unguéale du 1^{er} orteil atteint approximativement la longueur des deux premières phalanges réunies des autres orteils. Elle montre une légère courbure d'ensemble convexe vers le haut, ce qui s'accorde avec une vue dorsale du pied par comparaison aux actuels. La 1^e phalange des autres orteils apparaît nettement plus courte que la 2^e, alors que chez de nombreuses chauves-souris la 1^e est la plus longue, ou égale à la 2^e. Aucune des épiphyses proximales et distales des premières phalanges n'est bien conservée.

La 2^e phalange, plus longue donc que la précédente, possède également une diaphyse plus épaisse. Sur la pièce étudiée, certaines phalanges semblent avoir subi une rotation qui les fait se présenter en vue partiellement latérale. Ainsi l'épiphyse proximale de la 2^e phalange du 2^e orteil montrerait sa face latérale interne, de même que l'épiphyse distale de la 2^e phalange du 3^e orteil. Ces épiphyses sont surtout développées du côté palmaire, comme chez les actuels. Les épiphyses proximale et distale de la 2^e phalange du 5^e orteil montrent en vue dorsale un discret épaississement transversal.

Les phalanges qui portaient les griffes sont constituées comme chez les chiroptères actuels, très étroites transversalement, développées du côté palmaire par une forte apophyse d'insertion des muscles fléchisseurs : l'ensemble de la phalange présente un aspect crochu à convexité dorsale et concavité palmaire. Cet aspect reste cependant relativement discret, de même que la longueur de la phalange unguéale par rapport aux autres éléments des orteils. Sur l'échantillon étudié, la phalangette du 1^{er} orteil paraît retournée vers l'intérieur, les autres, sensiblement plus petites, semblent vues par la face externe. A en juger par l'épiphyse distale de la 2^e phalange du 5^e orteil, qui montre une légère gorge sagittale médiane, l'articulation de la phalange unguéale avec la phalange précédente paraît identique à celle des chauves-souris actuelles.

Dimensions relevées sur l'échantillon 21 b (3) :

Tibia : L = 15,68 mm; calcaneum : L = 1,57; I = 0,75; tarse : L = (2,30).

	1 ^{er} orteil	2 ^{ème} orteil	3 ^{ème} orteil	4 ^{ème} orteil	5 ^{ème} orteil
L métatarsien	(1,72)	2,11	1,86	(1,89)	(1,50)
L 1 ^{ère} phalange	(2,42)	(1,16)	(1,57)	(1,24)	(1,28)
L 2 ^{ème} phalange		1,94	(1,68)	(1,53)	(1,74)
L 3 ^{ème} phalange		(1,06)	(1,15)	(1,05)	(1,05)
	(5,59)	(6,27)	(6,26)	(5,71)	(5,57)

Ces dimensions permettent de se faire une idée très approximative de la longueur du pied : L tarse (2,30) + L du plus long orteil (6,27) = (8,57). Cette valeur donne elle-même l'ordre de grandeur du rapport L Pied \times 100/L Tibia : 54,2. Cet indice atteint des valeurs moindres sur quatre autres spécimens de *P. tupaïodon* : 41,7 (Me 41), 43,7 (Me 28) et 47,1 (Me 42 et 719). Les valeurs rencontrées apparaissent dans l'ensemble plutôt faibles par comparaison avec celles relevées chez certains chiroptères actuels (cf. Anthony et Vallois, 1914).

Restriction faite des erreurs de mesure, l'ordre de longueur des orteils serait chez *P. tupaïodon* : 2-3-4-1-5. La grande majorité des cas connus chez les chiroptères actuels est : 4-3-2-5-1 (De Fenis, 1919). Dans tous les cas, il n'est pas surprenant de constater la plus grande longueur des trois orteils médians.

En définitive, l'allure du pied de *P. tupaïodon* est celle d'un pied de chiroptère normalement adapté à la suspension dite aciculée. Il présente en effet plusieurs caractères (brèveté par rapport à la jambe, étroitesse, sub-égalité, similitude, et accollement des orteils, développement et recourbement des griffes), qui correspondent à ceux des chiroptères bien adaptés de ce point de vue (phyllostomatidés, hipposidéridés). L'hallux comporte seulement deux phalanges comme chez les actuels. Aucune raison apparente, sinon la plus grande longueur de sa phalange unguéale, ne permet de penser que cet orteil, disposé comme les quatre autres et accolé à eux, pouvait être opposable.

(3) Les valeurs exprimées entre parenthèses indiquent une nette imprécision des mesures, due au mauvais état du fossile.

6. DIMENSIONS DU SQUELETTE (Tableau 3).

ESPÈCES DÉCRITES.

Palaeochiropteryx tupaiodon REVILLIOD, 1917, p. 179, *Emend.*

SPÉCIMEN-TYPE (lectotype) : Me 25 (655); individu conservant une partie des rangées dentaires (détail voir Catalogue). Pl. 1, fig. 1, 3; Fig. 3, 7.

AUTRES ÉCHANTILLONS : voir Catalogue.

DIAGNOSE : taille plus petite que celle de *Palaeochiropteryx spiegelii*. P_3 relativement plus longue et étroite; protoconide haut et aigu; tubercules des molaires inférieures plus hauts et plus aigus; trigonide de M_1 plus comprimé antéro-postérieurement; talonide de M_3 plus large et plus haut relativement au trigonide. Canine supérieure relativement plus haute, plus étroite et plus pointue postérieurement à sa base; talon de P^3 plus étroit lingualement, avec son bord postérieur oblique antéro-lingualement; sur M^1 - M^2 , entaille entre mésostyle et parastyle plus profonde.

Palaeochiropteryx spiegelii REVILLIOD, 1917, p. 180. *Emend.*

SPÉCIMEN-TYPE (lectotype) : Me 32 (853); individu conservant les rangées dentaires supérieure et inférieure (détail voir Catalogue). Pl. 4, fig. 1-2; Fig. 2, 6.

AUTRES ÉCHANTILLONS : voir Catalogue.

DIAGNOSE : taille plus grande que celle de *Palaeochiropteryx tupaiodon*. P_3 relativement plus large et plus courte; protoconide plus bas; tubercules des molaires inférieures moins hauts et moins aigus; trigonide de M_1 formant un triangle plus équilatéral; talonide de M_3 notablement étroit, et plus bas relativement au trigonide. Canine supérieure relativement plus courte et plus large à sa base que celle de *P. tupaiodon*; son contour horizontal est moins aigu postérieurement; talon de P^3 plus large lingualement, avec son bord postérieur plus transversal par rapport à la série dentaire; sur M^1 - M^2 , entaille entre mésostyle et parastyle moins profonde.

II

ARCHAEONYCTERIS

Genre **ARCHAEONYCTERIS** REVILLIOD, 1917, p. 191

DIAGNOSE AMENDÉE.

Formule dentaire : I 3²/3 C 1/1 P 3/3 M 3/3.

Molaires inférieures à six tubercules coniques, bien individualisés; entoconide et hypoconide sub-égaux mais plus petits que chez *Palaeochiropteryx*; hypoconulide à peine plus petit et plus bas que l'entoconide. Tubercules moins aigus que chez *Palaeochiropteryx*; talonide de M_3 étroit. M^1 - M^3 dépourvue de mésostyle (4); métaconule absent; paraconule petit; bourrelet basal faible mais complet lingualement (sauf sur M^3); hypocône absent, mais large lobe à son emplacement. A la mâchoire inférieure, prémolaire antérieure la plus petite des trois; P_4 à métaconide présent ou absent.

DP_1 et DP_3 non réduites, par opposition à tous les chiroptères connus; DP_1 molariforme, DP_3 unituberculée, biradiculée.

Humérus à crête deltoïde bien développée et tête articulaire sphérique; tubercule major très bas, relié à la tête par une crête émoussée. Epiphyse distale large et pourvue d'un gros capitellum sphérique. Radius très court relativement à l'humérus. Doigts 2, 3, 4, 5 courts relativement au radius. Patagium large. Fémur à diaphyse forte et rectiligne, et à condyles largement séparés. Tibia robuste, à épiphyse distale de dimensions relativement grandes.

DISCUSSION.

Le genre *Archaeonycteris* se révèle plus complexe que *Palaeochiropteryx*; pourtant jusqu'ici on n'en connaissait qu'une seule espèce certaine. *Archaeonycteris trigonodon*, espèce-type du genre, fut fondée sur les échantillons Me 33 (1398) et 918. Ce dernier (consistant en une mâchoire inférieure droite avec « DP_3 , DP_4 , M_1 et M_2 », ainsi qu'en de nombreux éléments du squelette en mauvais état) n'a pu être retrouvé; d'ailleurs, bien que Revilliod ait décrit ces éléments, il semble avoir utilisé aussi les os attribués à *A. sp.* pour déterminer les caractères squelettiques du genre. Winge (1923) considère les deux premières dents de cet échantillon 918 (DP_3 et DP_4 de Revilliod) comme des pré-molaires définitives, ce qui ne concorde pas avec les données fournies par les autres échantillons de cette espèce. L'un d'eux, Me 33, une mâchoire inférieure

(4) d'après le moule visible sur Me 149.

droite, fut décrit comme portant P_3-M_1 , mais cette dernière dent est maintenant elle aussi perdue; seule l'empreinte en persiste sur la gangue; encore la région du talonide y est-elle endommagée. Il est possible que quelques-unes des dents de cet échantillon (Me 33) aient été mal identifiées; de toutes façons la prémolaire antérieure (uniradiculée) ressemble (sur la figure où elle est dénommée P_3) à la P_2 de Me 16 (voir plus bas), et la seconde dent (biradiculée) à la P_3 du même Me 16; si cette dent (la seconde) est bien, comme l'écrivit Revilliod, une P_1 , alors elle possède un tubercule central moins élevé que la P_4 de Me 16 et, en plus, évoque l'aspect général d'une P_3 . On peut enfin se demander si la dent qui, sur Me 33, suivait la seconde prémolaire était bien en place, auquel cas il s'agirait d'une M_1 ou même peut-être d'une DP_4 molariforme endommagée.

Un individu numéroté Me 16 (4294), non mentionné par Revilliod, est étiqueté *A. trigonodon*. En ce qui concerne sa denture, nous possédons une mâchoire inférieure droite presque complète (avec I_1 ou I_2 , - M_3); de la denture gauche il persiste, sur la plaque de lignite, une autre incisive, la canine, et P_3 ; la M_3 est conservée séparément sur le fragment postérieur de mâchoire gauche détaché du lignite. La pointe d'une canine supérieure est également visible sur la plaque, et M^1 (ou M^2) et M^3 sont conservées à part.

Le fait que Revilliod n'ait pas inclus ce bel échantillon dans son travail sur les chauve-souris de Messel est étrange, car celui-ci porte un numéro qui doit indiquer qu'il se trouvait dans la collection au moment où Revilliod l'étudiait. L'identification du spécimen en tant qu'*A. trigonodon* aurait donc, apparemment, été faite par quelqu'un d'autre que lui. En fait, quand on compare côte à côte Me 16 avec le type Me 33, on aperçoit immédiatement une grande différence de taille, Me 16 étant le plus petit. Ceci, combiné à des différences morphologiques, nous conduit à nous demander s'il appartient bien au genre *Archaeonycteris*. Mais une comparaison plus précise permet de l'y maintenir. En effet, la canine inférieure, telle qu'elle est conservée sur *A. trigonodon* (Me 15), ne montre presque pas de différence avec celle de Me 16. Pourtant la P_2 de Me 16 est, elle, bien plus courte que celle de Me 33 où le talonide est mieux développé; le tubercule principal est situé presque au milieu de la dent, tandis que chez Me 33 il se trouve sur la partie antérieure; le bourrelet est bien plus large sur cette dent de Me 16. Pour P_3 le même déplacement du tubercule principal se retrouve chez Me 33, par comparaison avec ce qu'il est sur Me 16; le talonide est un peu plus court et le bourrelet lingual un peu plus large sur la P_3 de Me 16. En ce qui concerne la P_4 , nous considérons qu'elle a été perdue accidentellement chez Me 33. Comparée à la P_4 d'*A. sp.* (Me 14), celle de Me 16 est assez semblable, sauf qu'elle manque complètement de métaconide, alors que la base d'un fort métaconide persiste sur la P_4 de Me 14. Nous avons vu déjà, cependant, que le développement d'un métaconide sur cette dent est très variable chez *Palaeochiropteryx*. Pour les molaires inférieures, seul les trigonides de M_1 peuvent être comparés dans l'une et l'autre forme; là les tubercules de Me 16 sont plus pointus, moins renflés, ce qui rappelle le contraste signalé entre les tubercules des molaires de *P. tupaïodon* et ceux de *P. spiegelii*. Le bourrelet antérieur est plus faible sur la M_1 de Me 16, et le paraconide se situe plus lingualemment que chez Me 33.

Par maints caractères la denture inférieure de Me 16 ressemble à celle de *P. spiegelii*. Des différences existent cependant qui, ajoutées à celles des molaires supérieures, appuient la distinction générique. La comparaison entre les molaires supérieures de Me 16 et celles de Me 33 livre d'ailleurs bien des traits révélateurs d'une proche parenté. D'après les indications laissées sur l'ectolophe endommagé de M¹ (ou M²) de Me 16, la forme du bord labial serait celle du même bord de la molaire supérieure (également M¹ ou M²) chez Me 33, c'est-à-dire que le mésostyle devait manquer et le lobe du métastyle être arrondi et orienté obliquement par rapport à l'axe antéro-postérieur; une entaille en V assez symétrique unit labialement le métastyle et le parastyle (on se souvient que chez *Palaeochiropteryx* le mésostyle se joint au métastyle pour former un bord quasi-parallèle à l'axe antéro-postérieur de la dent). En ce qui concerne la partie linguale de M¹ ou M², le spécimen de Me 16 correspond assez bien à Me 33: le cingulum est continu antéro-linguo-postérieurement sans former l'hypocône; le lobe de l'hypocône se dirige fortement vers l'arrière du palais, et la pente postérieure du protocône, entre son sommet et le bourrelet, rappelle davantage celle de Me 33 que, par exemple, celle des molaires supérieures de *Palaeochiropteryx*.

On peut admettre qu'une connaissance plus approfondie de la denture supérieure de cette forme révélerait un ensemble de caractères suffisamment distincts de ceux d'*A. trigonodon* pour qu'elle mérite un statut générique. Mais en attendant, nous pensons préférable de ne pas créer un taxon mal définissable et nous proposons de l'inclure dans le genre *Archaeonycteris* sous la dénomination *A. revilliodi* (voir Diagnose, p. 154).

En ce qui concerne la troisième forme du genre *Archaeonycteris*, désignée *A. sp.* par Revilliod, nous possédons peu de chose de la denture. Parmi les échantillons groupés dans cette rubrique par Revilliod, seul Me 14 (4080) conserve plusieurs dents (une incisive supérieure, une incisive inférieure, la canine inférieure, P₂, une partie de P₃, P₄, et le trigonide de M₁); toutes sont dissociées les unes des autres sauf la canine, P₂ et le fragment de P₃. Un autre spécimen, Me 149, apparemment trouvé ultérieurement au travail de cet auteur sur Messel, mais étiqueté *A. sp.*, ne nous fournit guère de renseignements précis sur les dents, puisque ne reste en place que la P₃ inférieure. Mais son grand intérêt réside dans le fait que, dans la gangue, sont conservés les moules de la plupart des autres dents. Ainsi, la forme du bord labial des trois molaires supérieures, et le nombre de celles-ci, ont pu être vérifiées; la présence de trois prémolaires supérieures, de trois incisives inférieures, et en toute probabilité de trois prémolaires inférieures est fortement suggérée. Ces faits corroborent ceux observés sur l'échantillon Me 16 et soutiennent l'interprétation donnée par nous du spécimen-type d'*A. trigonodon*, Me 33.

Nous avons pensé devoir reconnaître dans cet *A. sp.* Revilliod une espèce nouvelle, fondée en plus grande partie sur sa taille, plus grande que celle d'*A. trigonodon*. Mais les mesures des dents dont nous disposons (presque toutes isolées) ne nous offrent pas de renseignements facilement utilisables; l'unique dent (P₂) directement comparable chez les deux formes est de longueur presque identique dans l'une et l'autre, ou très légèrement supérieure chez *A. sp.* La P₃ et la P₄ ne sont présentes, la première que chez *A. trigonodon*, la seconde que

chez *A. sp.* On peut tout de même se référer à *A. revilliodi*, où les prémolaires sont mieux conservées. Cette dernière espèce est, il faut le rappeler, assez différente des deux formes plus grandes, *A. sp.* et *A. trigonodon*, tout en montrant avec celles-ci une ressemblance bien plus grande que ne le font entre elles les espèces de *Palaeochiropteryx*. Or la P_3 , droite et gauche, d'*A. revilliodi* semble être de taille égale ou légèrement supérieure à celle de la P_4 ; en se basant donc sur la longueur relative de ces prémolaires on peut extrapoler les dimensions suivantes pour la P_4 d'*A. trigonodon* et la P_3 d'*A. sp.* :

		P_2		P_3		P_4
<i>A. revilliodi</i>	(Me 16) ..	0,9	1,4? - 1,6?	1,4 mm
<i>A. trigonodon</i>	(Me 33) ..	1,5	1,7	1,6 - 1,7
<i>A. sp.</i>	(Me 14) ..	1,55	1,9 - 2,0	1,9

Si l'on additionne ces longueurs (en ne tenant pas compte du recouvrement naturel (5) des dents on arrive à des séries prémolaires ($P_2 - P_4$) :

<i>A. revilliodi</i>	—	3,7 à 3,9 mm
<i>A. trigonodon</i>	—	3,8 à 4,9
<i>A. sp.</i>	—	5,35 à 5,45

On peut objecter que la différence dans la dimension des dents entre *A. sp.* et *A. trigonodon* pourrait s'expliquer en grande partie, sinon entièrement, par la variation individuelle (6). Les indications que l'on possède (P_2 et le trigonide de M_1 qui, chez *A. sp.* et *A. trigonodon* sont de taille quasi-identique) montrent la possibilité d'un certain chevauchement dans la taille des dents de ces deux formes. Il reste à préciser l'ampleur de ce chevauchement, et à prouver qu'il ne correspond pas simplement à une variabilité individuelle plus importante chez *Archaeonycteris* que chez *Palaeochiropteryx*.

Bien qu'on admette donc que la denture était plus grande chez *A. sp.* que chez *A. trigonodon* (tout en ignorant dans quelle mesure précise), la morphologie de ces dents n'offre pas de distinction frappante entre l'une et l'autre forme. Les dents d'*A. sp.* (échantillons Me 14 et Me 149), intéressantes à cet égard, consistent en la canine inférieure, la P_2 et le trigonide de M_1 , auxquels on peut ajouter le contour, très important systématiquement, du bord

(5) Il est très difficile de calculer la longueur de la série dentaire à partir de dents isolées, en raison du recouvrement naturel des dents observé sur d'autres échantillons, recouvrement d'importance d'ailleurs assez variable. Un exemple de ce recouvrement des dents sur la rangée dentaire est fourni par la comparaison des mâchoires inférieures Me 16 (Fig. 19), d'*Archaeonycteris revilliodi*, et Me 32, de *Palaeochiropteryx spiegelii* : la longueur de chaque dent de Me 16 prise isolément est presque identique à celle de la même dent de Me 32, mais la longueur totale de la série (P_3-M_2) chez *A. revilliodi* se révèle supérieure d'un mm à la mesure correspondante de *P. spiegelii*, soit un écart de 1/9 environ.

(6) Mais il semble que celle-ci soit restée, chez ces formes anciennes, assez limitée; une indication en est fournie par la comparaison de quatre échantillons de *Palaeochiropteryx iupalodon*; la longueur de la série C- M_3 n'y varie que de 7,5 à 7,7 mm, ce qui représente un peu moins de 1/40^e de la longueur totale.

labial des molaires supérieures. Comparées à leurs homologues d'*A. trigonodon* (Me 33 et Me 15), ces dents montrent de fortes ressemblances et par conséquent une parenté incontestable. En fait, seules la forme du paraconide de M_1 et la largeur du bourrelet lingual de la canine étaient la différence de taille en tant que caractère spécifique; et même, la largeur du bourrelet lingual au moins est susceptible d'une grande variabilité individuelle.

Nous croyons finalement qu'il s'agit là d'une espèce bien distincte, mais dans les caractères dentaires actuellement connus il n'est rien qui permette de distinguer adéquatement cette espèce d'*A. trigonodon*. Nous estimons en conséquence que les échantillons Me 14 et Me 149 doivent rester sous l'appellation *A. sp.*, tout en gardant à l'esprit leur ressemblance étroite avec ceux d'*A. trigonodon*.

DESCRIPTION.

I. — DENTURE.

1. DENTURE INFÉRIEURE.

La description de la denture inférieure est essentiellement fondée sur les échantillons suivants :

- A. trigonodon* : 1398 (Me 33) LECTOTYPE - Canine brisée, P_2 , P_3 ; rangée droite.
 M_1 et M_2 brisées; rangée gauche.
 4330 (Me 15) - Canine brisée; rangée droite.
- A. revilliodi* n. sp. : 4294 (Me 16) TYPE - Incisive, canine, P_2 , P_3 brisée, P_4 , M_1 , M_2 brisée, M_3 ; rangée droite.
 Incisive, canine, P_3 , M_3 ; rangée gauche.
- A. sp.* : 4080 (Me 14) - Incisive, canine, P_2 , fragment de P_3 , P_4 , M_1 brisée; rangée droite.
 Me 149 - P_3 ; moules d' I_1 - I_3 , canine, P_2 , ? P_4 , M_1 - M_3 ; rangée droite.

Incisives (Fig. 18-19).

Les alvéoles des trois incisives sont visibles sur la mandibule droite de Me 149; sur Me 14 persistent les alvéoles d' I_2 et I_3 . Les incisives conservées isolément ne peuvent être situées avec certitude sur la rangée dentaire. Comme chez *Palaeochiropteryx tupaiodon* elles sont convexes antérieurement, légèrement concaves postérieurement et supportent trois petits tubercules sub-égaux.

Canine (Pl. 5, Pl. 6, fig. 1, 2, 5; Fig. 17, 19).

Seule une faible partie de la canine (sa région postéro-linguale) est visible sur Me 33 (*A. trigonodon*) et elle-même est endommagée. De la même dent de Me 15 (même espèce) le talonide manque mais le reste de la couronne est complet; cette dernière paraît très semblable à celle de Me 33. Chez l'individu Me 16 (*A. revilliodi*, n. sp.) les deux canines inférieures diffèrent quelque peu l'une de l'autre. Toutes deux ont un large bourrelet antéro-lingual et le talonide y est bien développé. Sur la canine gauche le talonide est plus aigu à l'arrière, où il porte une crête hérissée de deux petits tubercules; sur la droite au contraire manque le plus lingual de ces tubercules. D'autre part un léger bourrelet entoure cette dent droite du côté labial; la région correspondante de la canine gauche est masquée. Le tubercule principal présente une crête antéro-linguale verticale aiguë qui se continue par le bourrelet lingual. Une autre crête plus douce court à l'angle postéro-labial où elle forme l'un des bords de la face postérieure presque plane du tubercule principal. Une troisième crête verticale, postéro-linguale, est encore plus arrondie. Les canines d'*A. revilliodi* diffèrent principalement de celles d'*A. trigonodon* en ce que la crête postéro-linguale y est moins tranchante tandis que la crête postéro-labiale l'est davantage. Sur la canine de Me 14 (*A. sp.*) le bourrelet lingual est plus faible que sur celles de Me 15 (*A. trigonodon*) et Me 16 (*A. revilliodi*) et le talonide (absent sur la canine de Me 15) y est plus court que sur Me 16. Comme dans ce dernier cas, pourtant, la P_2 chevauche le talonide de la canine, mais plus lingualemment.

P_2 (Pl. 5, Pl. 6, fig. 1, 5; Fig. 17-19).

P_2 est une dent simple et basse, portée par une seule racine. Peu de détails sont communs aux trois espèces. On peut citer, pourtant, l'existence d'une crête verticale antérieure, et, lingualemment par rapport à celle-ci, un petit tubercule accessoire qui se forme sur le bourrelet; à l'arrière un tubercule similaire pointe à l'extrémité de la dent. Par maints autres caractères la P_2 d'*A. revilliodi* diffère considérablement de la même dent d'*A. trigonodon* et *A. sp.*, d'ailleurs très semblables l'une à l'autre. Dans cette dernière forme le tubercule principal est situé à l'avant de la couronne, qui est allongée antéro-postérieurement et comporte un léger talonide transversal; chez *A. revilliodi* le tubercule principal est placé bien plus près du milieu de la couronne, qui est ici courte et dépourvue de talonide. Sur la P_2 d'*A. trigonodon* et *A. sp.* une crête verticale atteint le bourrelet à l'angle postéro-lingual de la dent; chez *A. revilliodi* cette même crête divise la surface postérieure du tubercule principal et atteint le bourrelet à l'extrémité de la dent. Celle-ci est, chez *A. trigonodon* et *A. sp.*, entourée d'un léger bourrelet; chez *A. revilliodi* celui-ci disparaît presque sur le côté labial, tandis qu'il est relativement plus large lingualemment que dans les deux autres formes.

P_3 (Pl. 5, Pl. 6, fig. 5; Fig. 17-19).

En ce qui concerne P_3 nous connaissons celle d'*A. trigonodon* (Me 33); chez *A. sp.* (Me 149) cette dent existe en place mais sa couronne est enfoncée dans la gangue et, par conséquent, inobservable; la P_3 droite d'*A. revilliodi* (Me 16) est réduite à sa moitié postérieure, de plus le tubercule central est en

grande partie détruit; la P_3 gauche de cette espèce est masquée labialement par le support ligniteux, et sa moitié antérieure et basale a été fissurée et déplacée. D'après ce matériel limité, on peut dire que P_3 ressemble, en plus grand, à P_2 , si ce n'est qu'elle possède deux racines. Le tubercule principal est relativement moins haut sur la couronne d'*A. trigonodon* que sur la P_3 d'*A. revilliodi* et, comme pour la P_2 des deux espèces, ce tubercule se situe plus

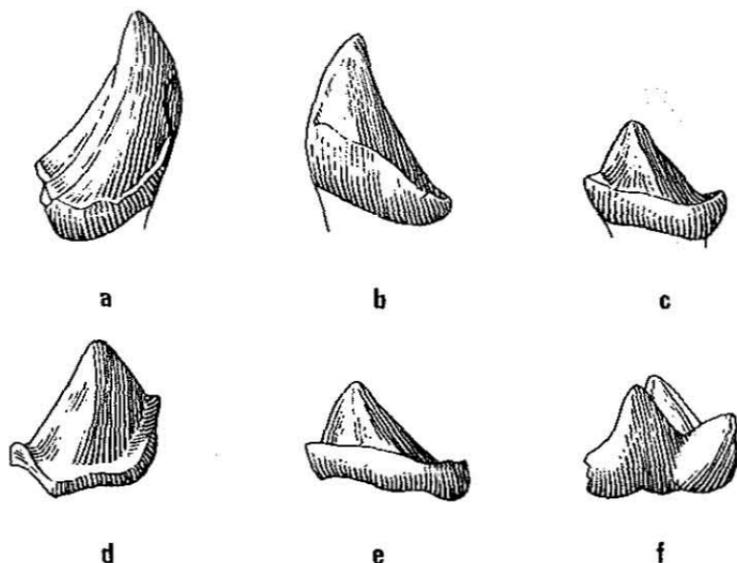


FIG. 17. — *Archaeonycteris trigonodon*, 4330 (Me 15). Canine inférieure droite; a : vue labiale; b : vue linguale. *Archaeonycteris trigonodon*, 1398 (Me 33). P_2 inférieure droite; c : vue linguale. P_3 inférieure droite; d : vue labiale; e : vue linguale. Trigonide de M_1 inférieure gauche; f : vue linguale. X 10.

antérieurement chez *A. trigonodon* que chez *A. revilliodi*. La dent est carénée dans les deux formes, avec la crête postérieure placée du côté lingual; le talonide est assez bien développé, mais chez *A. trigonodon* il est plus étroit transversalement que sur la P_2 de la même espèce. Il est en outre moins pointu (vers l'arrière) que le talonide de P_3 chez *A. revilliodi*. Il existe dans les deux espèces un petit tubercule à l'angle postérieur de la dent. Un bourrelet encercle la couronne, mais il s'affaiblit labialement.

P_4 (Pl. 6, fig. 15; Fig. 18-19).

Nous n'avons comme P_4 que celle d'*A. sp.* (Me 14) et celle d'*A. revilliodi* (Me 16). Cette dernière est assez particulière; elle consiste en un seul tubercule (plus élevé que le protoconide des molaires) sur lequel n'existe aucune trace de métaconide, et le paraconide rudimentaire n'est guère plus qu'un élargissement du bourrelet. La P_4 d'*A. sp.* présente un aspect plus familier en ce que la couronne (bien que cassée à son sommet) porte l'indication d'un métaconide assez fort, et le paraconide, de taille relativement modeste est cependant bien plus grand que celui d'*A. revilliodi*. La P_4 d'*A. sp.* serait dépourvue de

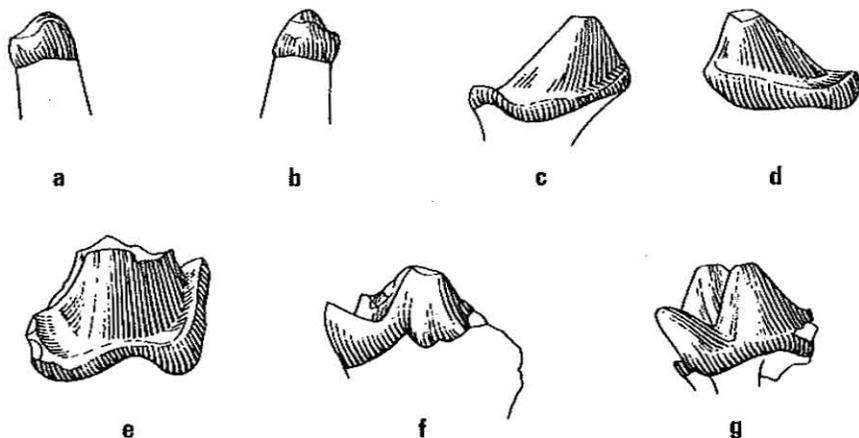


FIG. 18. — *Archaeonycteris* sp., 4080 (Me 14). Rangée inférieure droite. Incisive; a : vue labiale; b : vue linguale. P₂; c : vue labiale; d : vue linguale. P₄; e : vue labiale; f : vue linguale. Trigonide de M₁; g : vue linguale. X 10.

crête à l'avant du protoconide; il en existe une chez *A. revilliodi* qui rejoint le côté labial du paraconide. A l'arrière du protoconide une autre crête verticale s'étend, très lingualement, sur la couronne; elle interrompt le bourrelet bien en avant de l'extrémité postérieure du talonide. Autant qu'on puisse en juger, une telle crête n'existe pas sur la P₄ d'*A. sp.* en arrière du protoconide, mais il en persiste une, légère, sur la pente postérieure du métaconide. Le contact de cette dernière crête avec le bourrelet n'a pu être discerné en raison des dommages qu'a subis l'extrémité postérieure de la dent. Dans les deux espèces la talonide est bien excavé et allongé transversalement; sur la P₄ d'*A. revilliodi* il n'y a pas de tubercule postérieur (cette région, on s'en souvient, manque sur la P₄ d'*A. sp.*). Sur cette dent d'*A. revilliodi* le bourrelet est modérément développé, faible labialement mais complet, sauf à l'avant où il s'interrompt au-dessous du paraconide. Ce bourrelet est plus distinct labialement sur la P₄ d'*A. sp.*, surtout à l'avant où il forme un large méplat continu avec la surface postérieure du paraconide; il n'y a pas, cependant, de bourrelet du côté lingual.

M₁-M₂ (Pl. 5, Pl. 6, fig. 1, 3, 5; Fig. 17-19).

De deux molaires il n'existe que des fragments : chez *A. trigonodon* (Me 33) les deux trigonides, et une petite partie (avec l'entoconide) du talonide de M₁. Pour *A. sp.* nous avons seulement le trigonide de M₁. Chez *A. revilliodi* persiste l'extrémité postérieure du talonide de M₂, alors que M₁, bien que fissurée longitudinalement (depuis le sommet du paraconide jusqu'à l'hypoconulide, ainsi qu'en deux endroits du talonide) est complète. Revilliod, dans sa description d'*Archaeonycteris*, disposait de l'échantillon (actuellement perdu) 918 (*A. trigonodon*), avec M₁ et M₂ en place et assez bien conservées. Par conséquent ses remarques portent parfois sur des détails que nous ne pouvons pas observer, notamment les caractères de l'hypoconide, de l'hypoconulide et leurs rapports avec l'entoconide.

Le trigonide de M_1 , seule partie de ces deux dents actuellement connue chez les trois espèces, apparaît très semblable chez *A. trigonodon* et *A. sp.*, si ce n'est que le paraconide est, en vue linguale, plus tubulaire dans cette dernière forme, tandis qu'il est étalé antéro-postérieurement chez *A. trigonodon*. Chez celui-ci le bourrelet de la face antérieure fait une forte saillie en-dessous du paraconide, mais l'absence apparente, sur le trigonide d'*A. sp.*, de ce large bourrelet, provient au moins en partie de l'usure qu'il a subie. Les tubercules qui composent le trigonide chez *A. revilliodi* se présentent sous un aspect assez différent. Tout d'abord l'ensemble est plus comprimé antéro-postérieurement (le paraconide étant moins projeté vers l'avant, l'angle labial du protoconide plus aigu); la forme du paraconide ressemble davantage à celle

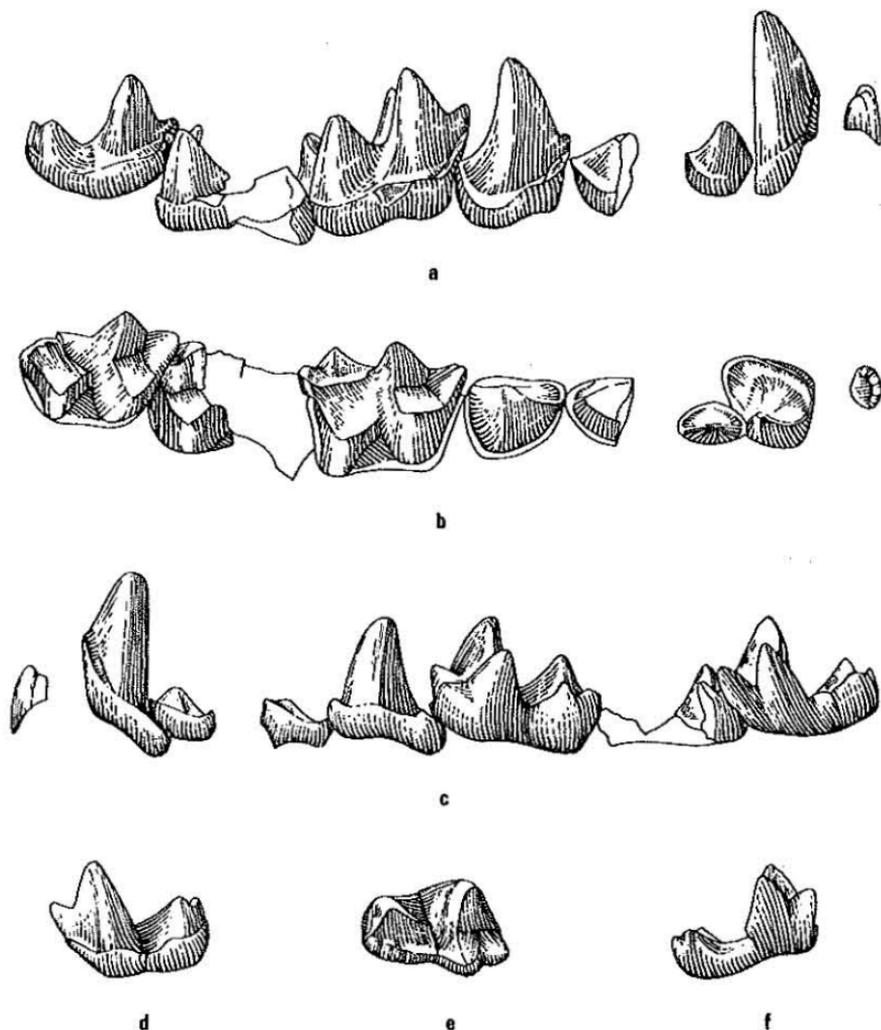


FIG. 19. — *Archaeonycteris revilliodi*, 4294 (Me 16). Mâchoire inférieure droite, I- M_3 ; a : vue labiale; b : vue occlusale; c : vue linguale. M_3 inférieure gauche; d : vue labiale; e : vue occlusale; f : vue linguale. X 7,7.

d'*A. sp.* qu'à celle d'*A. trigonodon* (où la base en est plus large antéro-postérieurement), mais le métaconide reste bien particulier. L'angle formé entre celui-ci et le protoconide est bien plus ouvert, de sorte que le métaconide penche même du côté lingual; chez *A. trigonodon* et *A. sp.* le métaconide est vertical et l'angle qu'il forme avec le protoconide est plus fermé. D'autre part le métaconide d'*A. revilliodi* est plus élevé, atteignant presque la hauteur du protoconide, tandis que ce tubercule de M_1 est nettement plus bas dans les deux autres formes. Bien qu'*A. trigonodon* et *A. sp.* soient, pour la taille générale, notablement plus grands qu'*A. revilliodi*, il est curieux de constater que le trigonide (sur M_1) ne diffère pas beaucoup par ses dimensions d'une espèce à l'autre.

Sur les talonides d'*A. revilliodi*, les seuls actuellement disponibles pour ce genre, on ne décèle aucune indication de métastylide; la crête oblique issue de l'hypoconide atteint la surface postérieure du trigonide en-dessous du centre de l'incisure qui sépare les protoconide et métaconide; ce point de contact se trouve situé légèrement plus labialement sur les trigonides d'*A. trigonodon* et *A. sp.* L'hypoconide et l'entoconide présentent une hauteur sub-égale; d'après le fragment de talonide conservé sur l'échantillon Me 33 (*A. trigonodon*) l'entoconide y serait plus bas et moins pointu que chez *A. revilliodi*. L'hypoconulide, en forme de crête, est assez bien développé et séparé de l'entoconide par une profonde incisure. Etant donné la taille relativement grande de ce tubercule, Revilliod le considéra comme d'importance équivalente à celle des cinq autres, et qualifia les molaires de sextituberculées. Il écrit aussi (p. 182) que cet hypoconulide dépasse légèrement, en hauteur, l'entoconide; chez *A. revilliodi* c'est en fait l'inverse qu'on observe. On peut supposer, cependant, que ce caractère est réel chez *A. trigonodon* et peut-être aussi, chez *A. sp.* Le bourrelet basal existe sur M_1 et M_2 d'*A. revilliodi* à l'avant, labialement et à l'arrière, mais manque du côté lingual.

M_3 (Pl. 6, fig. 5; Fig. 19).

Cette dernière molaire n'est connue que sur l'échantillon Me 16 (*A. revilliodi*). Plus petite que les molaires précédentes, elle se distingue en outre par la brièveté antéro-postérieure du trigonide, l'angle labial du protoconide y étant plus aigu; son talonide est très étroit et l'hypoconide et l'entoconide apparaissent plus petits que sur M_1 et M_2 . L'hypoconulide montre une hauteur voisine de celle de l'entoconide, mais se trouve lui aussi moins bien développé qu'aux molaires antérieures.

2. DENTURE SUPÉRIEURE.

La description de la denture supérieure est essentiellement fondée sur les échantillons suivants :

A. trigonodon : 1398 (Me 33) LECTOTYPE - Incisive, canine brisée, P^2 , fragment de P^4 , ? M^1 brisée; rangée droite. M^1 brisée; rangée gauche.

4330 (Me 15) - I^1 ; rangée gauche. I^2 (ou I^3), P^2 ; rangée droite.

A. revilliodi n. sp. : 4294 (Me 16) TYPE - M¹ (ou M²) brisée, M³ brisée; rangée gauche.

A. sp. :

4080 (Me 14) - Incisive; rangée droite.

Me 149-Moules de la canine et de P², P³, P⁴, M¹, M², M³; rangée droite. Moules d'I³, de la canine, de P², P³, P⁴, M¹ et M²; rangée gauche.

Incisives (Pl. 5, Pl. 6, fig. 4; Fig. 20).

Comme incisives supérieures, nous disposons d'un élément pour *A. sp.* (Me 14), et de trois éléments pour *A. trigonodon* : l'un partiellement caché, sur la plaque Me 33, et deux autres sur l'échantillon Me 15. Pour aucune de ces incisives, nous ne connaissons la situation originale dans la série dentaire. Enfin, on ne connaît pas d'incisive supérieure pour *A. revilliodi*.

Les deux incisives de l'échantillon Me 15 (*A. trigonodon*) se distinguent nettement l'une et l'autre par la taille; la plus grande, supposée être l'incisive antérieure, est assez étalée antéro-postérieurement; une crête tranchante court sur le côté postérieur de la dent. Lingualement une autre crête, beaucoup moins développée, joint, en décrivant une courbe, le sommet de la couronne (légèrement en crochet) au faible bourrelet basal. Ce bourrelet présente un maximum de largeur entre les deux crêtes, c'est-à-dire linguo-postérieurement; il est faible labialement et disparaît à l'avant de la dent. Le talon est brisé sur cet échantillon. Autant qu'on puisse en juger sur la partie visible de l'incisive de Me 33, cette dent ressemble à la grande incisive de Me 15, tant par sa taille que par sa morphologie. L'autre incisive de Me 15 est notablement plus petite. Sa couronne n'est pas élargie dans le sens antéro-postérieur mais

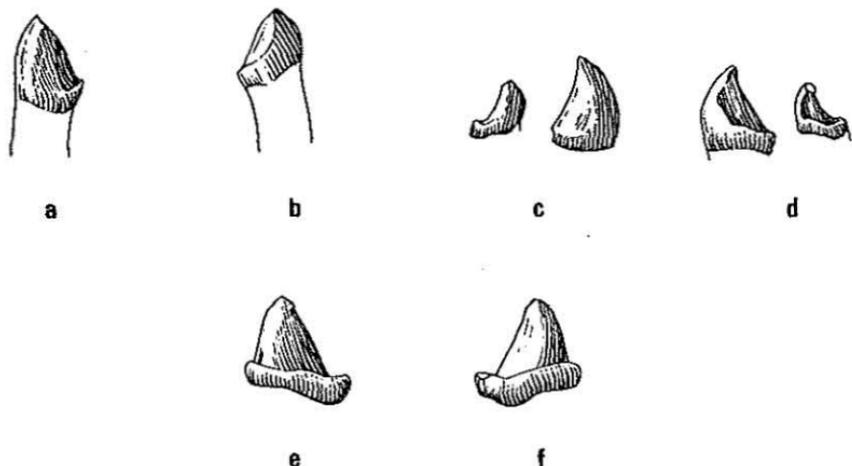


FIG. 20. — *Archaeonycteris* sp., 4080 (Me 14). Incisive supérieure droite; a : vue labiale; b : vue linguale. *Archaeonycteris trigonodon*, 4330 (Me 15). I¹ supérieure gauche, I³ supérieure droite (inversée); c : vue labiale, d : vue linguale. P² supérieure droite; e : vue labiale; f : vue linguale. X 10.

reste plutôt tubulaire, et la courbure porte sur toute sa hauteur. La crête verticale postérieure n'est qu'esquissée et la crête linguale l'est plus faiblement encore. Le talon est bien développé et concave. Le bourrelet manque du côté labial et antérieur.

La seule incisive connue d'*A. sp.* est de taille inférieure à celle de la grande incisive d'*A. trigonodon*, mais bien supérieure à celle de la petite. Sa morphologie correspond davantage à celle de la grande, ce qui laisse supposer qu'elle occupait, soit la même position que la grande d'*A. trigonodon* (mais avec de légères différences morphologiques), soit une position intermédiaire entre la grande et la petite. Puisque l'espèce *A. sp.* est plus grande en valeur absolue qu'*A. trigonodon*, cette dernière hypothèse est la plus probable, si l'on admet l'existence de trois incisives supérieures chez *Archaeonycteris*, comme cela semble probable pour *Palaeochiropteryx*; les deux dents d'*A. trigonodon* (Me 15) seraient alors I¹ et I³. En ce qui concerne les particularités morphologiques de l'incisive d'*A. sp.* (Me 14) disons que la crête verticale postérieure y est moins tranchante que sur la grande incisive d'*A. trigonodon*, et l'autre crête, postéro-linguale, plus faible. Il n'y a pas de talon; cependant le bourrelet est continu postérieurement. Le sommet de la dent est absent par suite d'usure, mais d'après l'incurvation de la crête linguale il devait être aussi en forme de crochet.

Canine (Pl. 5).

Le matériel disponible est trop incomplet pour pouvoir être décrit. On ne peut guère faire plus que constater l'existence de cette dent.

P² (Pl. 6, fig. 4; Fig. 20, 22).

La P² nous est connue par les échantillons Me 33 et Me 15, tous les deux appartenant à *A. trigonodon*. Une certaine variabilité se laisse observer sur ces deux spécimens; la P² de Me 33 paraît plus large que celle de Me 15 et son talon est plus court. Chaque dent est encerclée d'un bourrelet large et distinct (bien que ceci ne soit que probable sur la dent de Me 33, où le bord antérieur est endommagé); les talons sont divisés par une légère crête qui prolonge la crête traversant la surface postérieure du tubercule principal. Celui-ci se situe à l'avant au-dessous de l'unique racine, et son sommet se courbe légèrement vers l'arrière.

P³.

P³ n'est conservée sur aucun échantillon; sa trace persiste, cependant, sous forme d'une empreinte sur Me 149, sans qu'on puisse dire grand chose de sa morphologie.

P⁴ (Pl. 5).

Cette dent échappe aussi essentiellement à notre connaissance; sur Me 33 il n'en persiste qu'un petit fragment, qui pourrait en être l'angle postérieur, et, sur Me 149, seule une empreinte témoigne de sa présence.

M¹-M² (Pl. 5, Pl. 6, fig. 6; Fig. 21-22).

Les molaires supérieures ne sont pas, non plus, bien représentées sur les échantillons du genre *Archaeonycteris*. Sur Me 33 (*A. trigonodon*) nous pouvons être certains de l'identification des fragments linguaux de M¹ et M², puisqu'ils étaient encore en occlusion avec la M₂ inférieure. Sur cette même plaque (Me 33) l'ectolophe d'une molaire supérieure a pu être dégagé, mais, en raison du manque de matériel de comparaison, son identification en tant que M¹, bien que probable, reste incertaine. Le bord labial de cette dent est bilobé, le lobe du métastyle étant le plus grand. Le profil de l'entaille qui sépare le métastyle du parastyle n'est pas déformé par la saillie d'un mésostyle. Le bourrelet labial, très large sur le métastyle, devient plutôt étroit en passant au parastyle, où il rejoint un large bourrelet antérieur. Vers le bas du bras antérieur de l'entaille, le bord de la dent se relève et se poursuit en une crête jusqu'à l'extrémité du métastyle, où cette crête a apparemment disparu par usure; elle est en outre interrompue à plusieurs reprises par de petites dépressions, les plus profondes étant situées vers le bas du bras posté-

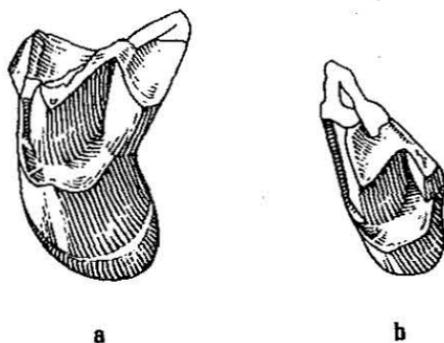


FIG. 21. — *Archaeonycteris revilliodi*, 4294 (Me 16). M¹-M² supérieure gauche; a : vue occlusale. M³ supérieure gauche; b : vue occlusale. X 10.

rieur du V; ceci, en isolant une partie de la crête labiale, donne l'illusion de l'existence d'un petit tubercule, à l'endroit précisément où l'on attendrait un mésostyle. Le métacône et le paracône dessinent nettement un W, le bras postérieur du métacône étant le plus long, le bras postérieur du paracône le plus court. Le métacône et le paracône, convexes labialement tant dans le sens horizontal que vertical, sont de hauteur sub-égale. De la partie interne de la dent ne reste qu'un fragment postéro-lingual du protocône et la région de l'hypocône; un bourrelet bien développé entoure ce fragment, mais il n'y a pas d'hypocône.

Une autre molaire supérieure, M¹ ou M², nous est connue sur l'échantillon Me 16 (*A. revilliodi*). Cette dent est incomplète puisque son bord labial est endommagé, ce qui a entraîné la perte du parastyle et de la plus grande part du métastyle. La dent est particulièrement développée transversalement; la hauteur du protocône égale ou dépasse celle des paracône et métacône. Tandis qu'une

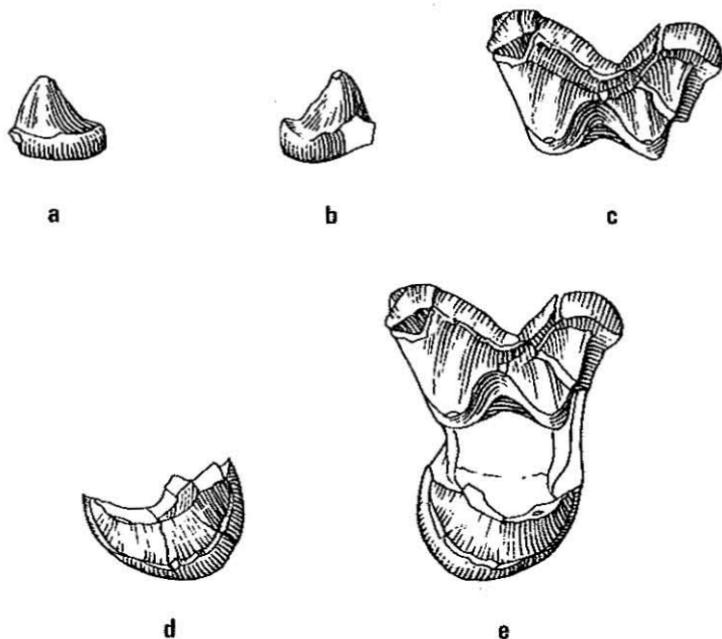


FIG. 22. — *Archaeonycteris trigonodon*, 1398 (Me 33). P² supérieure droite; a : vue labiale; b : vue linguale. Partie labiale de M¹ ou M² supérieure droite; c : vue occlusale. Partie linguale de M¹ supérieure gauche; d : vue occlusale. Reconstitution d'une M¹ ou M² supérieure droite; e : vue occlusale. X 10.

fine crête unit à l'avant le protocône au parastyle, à l'arrière la crête issue du protocône n'atteint que la base linguale du métacône et ne se poursuit pas en direction du métastyle. Il n'y a aucune indication d'un métaconule; une légère crête unissant la crête antérieure du protocône à la base linguale du paracône représente le paraconule. Le bourrelet basal débute à l'avant du protocône, s'atténue lingualement, puis s'élargit postérieurement autour du lobe, fortement développé, de l'hypocône. Il n'y a pas de tubercule sur ce lobe.

M³ (Pl. 6, fig. 7; Fig. 21).

La seule M³ supérieure connue (*A. revilliodi*, Me 16) serait complète si ne manquait le parastyle. Cette dent, considérablement plus petite que les molaires décrites ci-dessus, s'incline fortement du côté labial, car le métacône est très réduit et il n'y a pas, ici non plus, de développement mésostylique. Il persiste cependant, au voisinage du sommet du métacône, un vestige de la crête qui unit habituellement le métacône et le métastyle. Des autres crêtes qui dessinent le W, la plus courte se situe à l'avant du métacône, la plus longue étant la crête paracône-parastyle. Par rapport à la base de la couronne, les protocône et paracône sont de hauteur sub-égale, le métacône restant nettement plus bas. La configuration des crêtes antérieures et postérieure du protocône est la même que pour la M¹ ou M² décrites plus haut : la première unit ce

tubercule au parastyle, tandis que la seconde ne s'étend que jusqu'à la base du métacône. On remarque une légère indication de paraconule; le métaconule est absent. Il n'y a pas, enfin, de bourrelet basal.

3. DIMENSIONS DES DENTS (Tableau 4).

TABLEAU 4

Mesures des dents inférieure et supérieure
chez *Archaeonycteris revilliodi*, *A. trigonodon*, et *A. sp.*

Archaeonycteris revilliodi

n°	denture inférieure										
	longueur (en mm)							longueur hauteur			
	M ₃	M ₂	M ₁	M ₁ - M ₃	P ₄	P ₃	P ₂	P ₂ - P ₄	Canine		P ₂ - M ₃
Me 16	1,8	2,0	2,1	5,5	1,4	1,5	0,9	3,7	1,4	2,4	9,1

Archaeonycteris trigonodon

n°	denture inférieure										
	longueur (en mm)							longueur hauteur			
	M ₃	M ₂	M ₁	M ₁ - M ₃	P ₄	P ₃	P ₂	P ₂ - P ₄	Canine		P ₂ - M ₃
Me 33	-	-	2,0	-	-	1,7	1,5	-	-	-	10,3 env.
	denture supérieure										
Me 33	M ¹ - 2,3 mm				P ² - 1,0 mm						
Me 15					P ² - 1,0 mm						

Archaeonycteris sp.

Me 14	denture inférieure										
	P ₄ - 1,9 mm P ₂ - 1,6 mm										

II. — SQUELETTE.

En comparaison de *Palaeochiropteryx*, peu d'éléments ostéologiques sont utilisables pour ce genre.

1. CRÂNE.

La région crânienne du squelette est visible sur les plaques Me 13 II, Me 14, Me 15b, 149, 918, mais l'écrasement trop intense et la fusion des fragments ne permettent pas d'observations concluantes.

La relative longueur de la mandibule indique que le crâne comportait un rostre développé. Sur la pièce 149 (*A. sp.*), une structure de la région squamosale semble correspondre à l'arc zygomatique droit, fin et élevé.

2. MANDIBULE.

La partie antérieure de la mandibule présente un développement relatif important, mais légèrement moindre semble-t-il que chez *Palaeochiropteryx*. Sur la mandibule détachée de la plaque Me 16b (*A. revilliodi* n. sp., Pl. 4, fig. 7) la région antémolaire et la région portant M_1 - M^3 montrent des longueurs sub-égales. Ce caractère, et l'allongement corrélatif du massif facial, se rencontrent chez d'assez nombreuses chauves-souris, soit frugivores, parmi les mégachiroptères (*Pteropus*) et les microchiroptères (phyllostomidés), soit insectivores (natalidés, furiptéridés, thyroptéridés, quelques vespertilionidés). Le fossile nord-américain *Icaronycteris index* JEPSEN posséderait également une mandibule longue.

La branche horizontale montre une hauteur et une épaisseur assez constantes, une faible incurvation générale à concavité supérieure, de même qu'une légère courbure d'ensemble convexe vers l'extérieur. Il n'y a pas de foramen mentonnier visible au niveau de P_4 et P_3 . Plus en avant, au niveau de P_2 et de C, la partie corticale de la mandibule manque sur la pièce considérée, et il est possible, sinon probable, que le trou mentonnier se soit trouvé à ce niveau, de même que chez *Palaeochiropteryx*. Le bord inférieur se relève progressivement vers l'arrière à partir du niveau de M_3 . La région osseuse qui délimite la partie conservée (antéro-inférieure) de la fosse massétérine fait nettement saillie vers le dehors, de même que chez *Palaeochiropteryx* et chez les vespertilionidés actuels comme *Myotis*.

3. COLONNE VERTÉBRALE ET THORAX.

Les spécimens ne permettent pas d'observations valables de la colonne vertébrale et de la région thoracique. Sur la plaque 918, actuellement égarée (Revilliod, l.c., Pl., fig. 2), les proportions du rachis et de la région thoracique ne montrent pas de caractères particuliers. La queue n'atteint peut-être pas la longueur du corps, à la différence de ce que notait Revilliod, et d'après le Tableau 5 de cet auteur, compterait plutôt sept vertèbres (Me 33; 918) alors que le texte (p. 186) en signale huit.

On ne dispose d'aucune pièce pour étudier la région sacrée, et la comparer à celle, si particulière, du genre *Palaeochiropteryx*.

4. MEMBRE ANTÉRIEUR.

Ceinture scapulaire.

Pour cette région, on ne peut guère apprécier que les proportions de la scapula sur la pièce Me 15a (*A. trigonodon*). Seule y est assez nette la partie

moyenne des bords spinal et axillaire. Ceux-ci paraissent arrondis et convexes en dehors. La longueur présumée (15 mm) paraît assez forte relativement à la plus grande largeur (6,40 mm).

Humérus (Fig. 23-24).

Quelques plaques (*A. trigonodon*: Me 15, Me 33b, 918; *A. sp.*: 149) permettent d'évaluer la longueur de cet élément. Les documents utilisables pour en étudier l'anatomie sont les mêmes que ceux décrits par Revilliod.

Un fragment détaché de la plaque Me 14 (*A. sp.*) consiste en une partie de l'épiphyse proximale (Revilliod, l.c., p. 187, fig. 16; Fig. 23).

La tête, région hémisphérique légèrement aplatie, montre un assez grand diamètre par rapport à la taille générale de l'épiphyse. Elle fait davantage saillie sur la diaphyse que dans le genre *Palaeochiropteryx*, mais nettement moins cependant que chez les formes actuelles. La région du col reste donc peu différenciée. Le *tuberculum majus* (trochiter), seule tubérosité conservée sur le spécimen étudié, ne présente pas la même morphologie que chez *Palaeochiropteryx*. Relativement plus épais, légèrement moins élevé, il n'est pas séparé de la tête par une dépression, mais relié à elle par une région régulièrement et faiblement oblique vers l'intérieur. La face supérieure du trochiter apparaît d'autre part beaucoup moins convexe, chez *Archaeonycteris*, dans le sens antéro-interne postéro-externe. Elle porte à son extrémité postérieure, dans un plan faiblement incliné de l'extérieur et l'avant vers l'intérieur et l'arrière, une fossette ovale, assez bien circonscrite, correspondant à la fois d'après Revilliod, à l'insertion des muscles sous-épineux et sus-épineux. La position de cette fossette est très différente de celle observée sur la face postéro-interne du trochiter de *Palaeochiropteryx*. Ces insertions pourraient en fait ne pas être homologues et ne pas avoir la même signification fonctionnelle chez l'un et l'autre genre. Chez plusieurs formes actuelles en effet (*Myotis*, *Rhinolophus*, *Hipposideros*), deux fossettes existent simultanément.

Le bord supérieur du trochiter fait une légère saillie sur la face postéro-interne de ce dernier, régulièrement plane et se prolongeant insensiblement vers la région diaphysaire. Du côté postéro-externe, le bord supérieur du trochiter est anguleux. Une crête longitudinale assez vive à sa partie supérieure, s'atténuant rapidement en direction distale sépare la face postéro-interne de la face postéro-externe, faiblement bombée et élargie par la présence de la crête deltoïde, dont le sommet seulement est conservé sur le spécimen. Le trochiter présente également une face antéro-interne, inclinée vers l'extrémité proximale de la crête deltoïde, et séparée de la face postéro-externe par une courte crête adoucie.

Chez *Archaeonycteris*, la dépression présente entre la tête et les deux tubérosités devait être relativement vaste, nettement plus ouverte du côté externe que chez des formes comme *Rhinolophus* ou *Myotis*. Chez le fossile en effet, les deux tubérosités ne se rejoignaient pas extérieurement à cette fosse. Il n'est pas possible, sur ce point, de faire la comparaison avec *Palaeochiropteryx*.

Un méplat assez court sépare la base externe du trochiter du sommet (point le plus saillant vers l'extérieur) de la crête deltoïde. Ce méplat peut

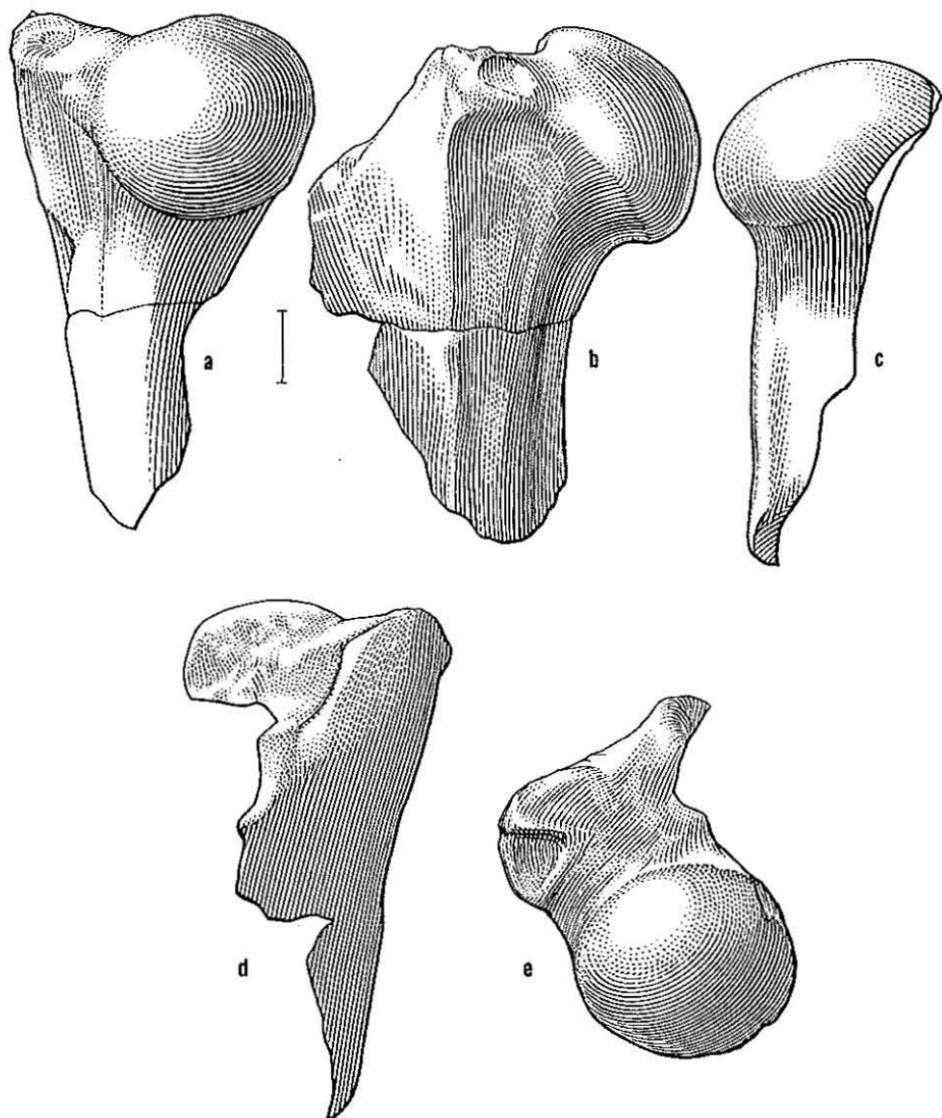


FIG. 23. — *Archaeonycteris* sp., 4080 (Me 14). Fragment d'épiphyse proximale d'humérus gauche. X 9. a : vue interne; b : vue postérieure; c : vue antérieure; d : vue externe; e : vue proximale.

être beaucoup plus long chez *Rhinolophus* ou *Hipposideros*. La crête elle-même montre à son sommet une sinuosité brève mais accusée, convexe vers l'arrière.

Un fragment détaché de l'échantillon Me 34 (Revilliod, l.c., p. 189, fig. 18; Fig. 24) a permis l'étude de l'épiphyse distale de l'humérus. Le reste du

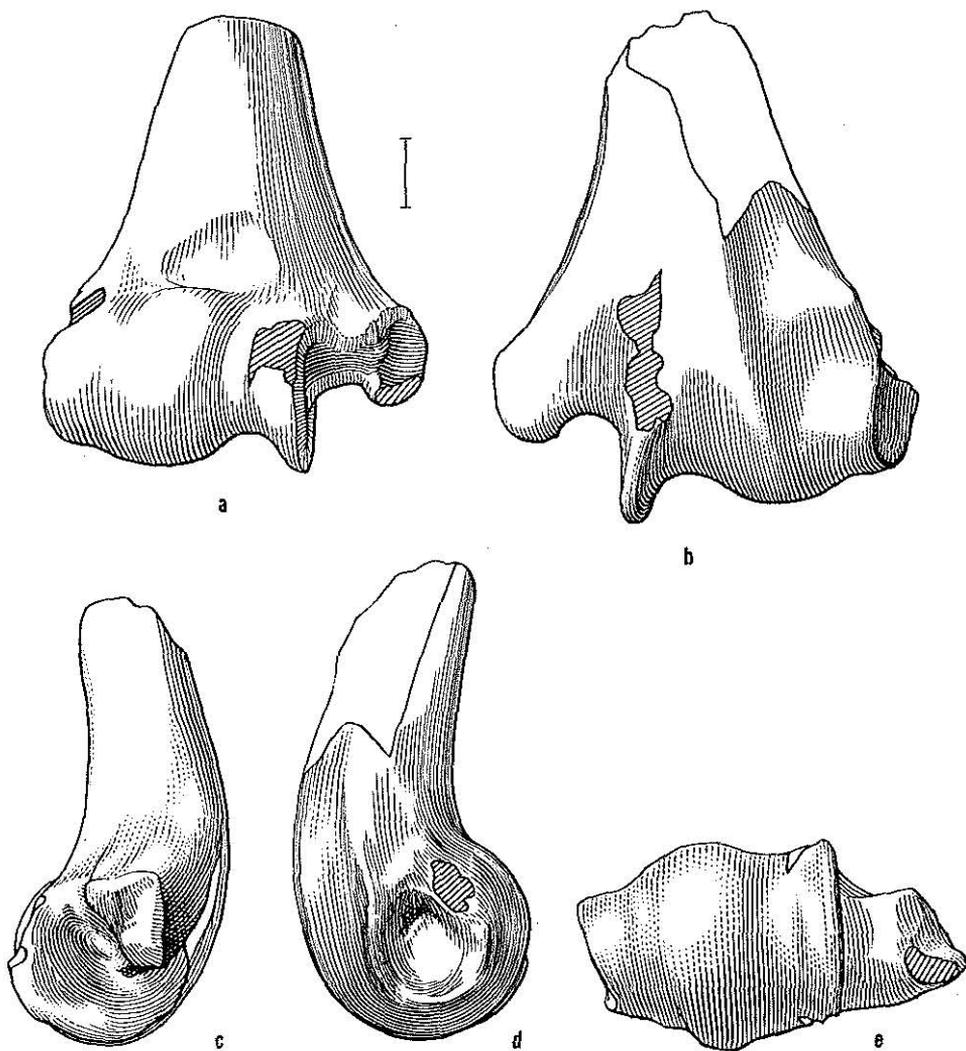


FIG. 24. — *Archaeonycteris* indet., 605 (Me 34). Epiphyse distale d'humérus droit. X 9.
 a : vue externe; b : vue interne; c : vue antérieure; d : vue postérieure; e : vue distale.

squelette de Me 34 ne permet pas de se prononcer sur l'appartenance spécifique de cet individu, primitivement déterminé *A. sp.* par Revilliod.

Toute l'épiphyse est projetée vers l'extérieur par rapport à l'axe longitudinal de la diaphyse.

Les proportions apparaissent d'emblée tout à fait différentes de celles observées chez *Palaeochiropteryx*.

Le condyle, allongé antéro-postérieurement, présente un renflement médian globuleux (capitellum), non caréné, sinon, faiblement, sur sa face interne. La région épicondylienne diffère de celle observée chez *Paleochiropteryx* par sa forme en tronc de cône. La face postérieure de l'épiphyse, région d'insertion des muscles épicondyliens (extenseurs des doigts et supinateur de l'avant-bras) et du ligament latéral « externe », est creusée d'une profonde et large dépression circulaire, partiellement échancrée vers le haut. La crête sus-épicondylienne correspond à une région osseuse assez épaissie, n'est pas soulignée, et apparaît nettement plus redressée que chez *Palaeochiropteryx*. La fossette condylienne occupe une position assez centrale par rapport à l'axe diaphysaire.

La trochlée diffère de celle de *Palaeochiropteryx* par son évasement. Elle se poursuit jusque sur la face interne de l'épiphyse. Une surface relativement plane, à verticalité accusée, la limite antérieurement.

La région épitrochléenne est nettement plus réduite que dans le genre *Palaeochiropteryx*, et montre un moindre développement en direction distale. Le fossé séparant la trochlée de l'extrémité épitrochléenne apparaît de la sorte nettement plus profond chez *Archaeonycteris*. Cette extrémité, à face interne légèrement convexe, forme une saillie vers l'extérieur, et porte en avant de celle-ci une assez large fossette d'insertion pour les muscles épitrochléens, plus ouverte en direction antérieure que chez *Palaeochiropteryx*. La crête sus-épitrochléenne, simple, rejoint le bord diaphysaire par une inflexion assez douce. Un examen attentif montre que l'extrémité épitrochléenne se prolongeait par une apophyse styloïde, dont on reconnaît la base sectionnée sur une vue distale ou externe de l'échantillon Me 34. S'il n'est pas possible de statuer sur la longueur de la partie manquante, il faut cependant relever l'existence d'une apophyse styloïde nette chez *Archaeonycteris*, contrairement à ce que notait Revilliod (l.c., p. 189).

Avant-bras.

— Radius (Fig. 25).

Chez *Archaeonycteris*, quelques mensurations permettent d'évaluer la grandeur relative de l'élément principal de l'avant-bras. L'indice $L \text{ Humérus} \times 100 / L \text{ Radius}$, sur trois spécimens rapportés à l'espèce *A. trigonodon*, montre des valeurs proches : 73,3 (Me 33), 75 (Me 15), 77,25 (918), exprimant une forte brièveté relative du radius, caractère remarquable, extrême semble-t-il chez les chiroptères (cf. *Palaeochiropteryx*, p. 106). Sur deux spécimens déterminés *A. sp.*, le même indice atteint 54,4 (149) et 69,4 (Me 14). La deuxième de ces valeurs paraît proche des précédentes. Mais la première s'en écarte nettement et, même si elle s'apparente à des indices rencontrés chez les chiroptères actuels, pourrait s'expliquer, soit par le caractère aléatoire des mensurations, soit par une différence d'ordre systématique.

Un long fragment détaché de l'échantillon Me 14 (*A. sp.*), maintenu sur une plaquette, comporte la plus grande partie de la diaphyse. Celle-ci est cassée dans la région proximale, et la partie comportant l'épiphyse semble recollée à l'ensemble dans une position légèrement incorrecte. L'échantillon 149 (*A. sp.*) montre une grande partie du radius gauche (?), en vue postéro-interne.

Le corps présente une nette courbure d'ensemble, dont la concavité est tournée vers l'avant et l'intérieur (l'avant-bras en extension). A la différence de *Palaeochiropteryx*, la courbure diaphysaire paraît affecter d'emblée la région proximale. Le corps possède dans son ensemble, et plus nettement dans la région médiane et distale, une section légèrement aplatie dans un plan antéro-externe - postéro-interne. Il porte des crêtes longitudinales. Deux sont bien marquées sur Me 14. L'une, issue de l'angle antéro-interne du plateau proximal, a une direction légèrement oblique vers la face antérieure, où elle s'atténue rapidement. La cassure de la diaphyse sur l'échantillon ne permet pas de savoir si c'est bien la même crête qui se suit au delà, avec une légère inflexion, sur la face externe, pour s'effacer au niveau du premier quart proximal de l'os. La structure rencontrée chez certains actuels (hipposidéridés) permet de le supposer, car une crête diaphysaire du radius, plus nette et plus développée en direction distale, présente la même origine et une telle inflexion proximale.

L'autre crête longitudinale occupe une position antéro-externe et se suit, depuis le 2^e cinquième proximal de l'os, sur toute la longueur observable de la diaphyse. Sur l'échantillon 149, une crête longitudinale, développée depuis une faible saillie arrondie de la région sous-épiphysaire, affecte le bord postéro-interne de la diaphyse. Dans la partie moyenne et distale du corps, cette crête limite postérieurement une plage diaphysaire assez large et plane.

L'épiphysse proximale est conservée sur le spécimen Me 14, mais en mauvais état (Fig. 25). Le plateau articulaire présente la même inclinaison générale que dans le genre *Palaeochiropteryx*. La cuvette articulaire centrale apparaît aussi peu creusée que dans ce genre, ou même légèrement moins. Les rebords

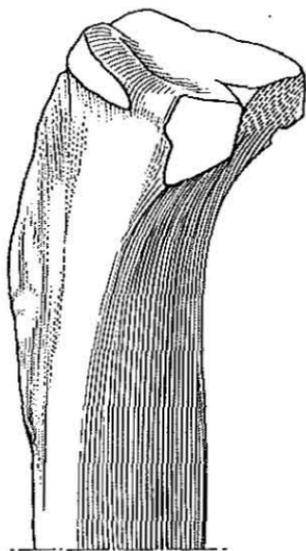


FIG. 25. — *Archaeonycteris* sp., 4080 (Me 14). Epiphysse proximale de radius gauche. X 9. Vue externe-antérieure.

externe, postérieur et interne sont endommagés. Le premier paraît avoir formé une nette saillie sur la diaphyse, particulièrement à l'angle antérieur. Le rebord antérieur, à peine mieux conservé, formait également une saillie dont le relief ne semble pas avoir été aussi accusé que chez *Palaeochiropteryx*. De la facette antérieure de la surface articulaire ne subsiste qu'une partie. Son étroitesse antéro-postérieure et sa faible inclinaison vers l'avant s'accordent avec les proportions et l'évasement de la trochlée humérale observés chez *Archaeonycteris*. La facette postérieure n'est pas étudiable.

La face antérieure de l'épiphyse, région d'insertion du tendon terminal du biceps, présente une nette ressemblance avec celle décrite chez *Palaeochiropteryx*. La convexité antéro-externe apparaît toutefois plus accusée dans la région inférieure chez *Archaeonycteris*. La crête longitudinale sous-épiphysaire antéro-interne, qui limite cette face, semble épaisse et irrégulière comme chez *Palaeochiropteryx*, mais sa partie supérieure manque sur l'échantillon étudié. L'examen de la section suggère un épaississement proximal de cette crête au niveau du rebord interne du plateau articulaire.

La face postéro-interne de l'épiphyse, large, régulièrement convexe, ressemble à celle observée chez *Palaeochiropteryx*. Cette région est mieux visible sur l'échantillon 149. Les rebords postérieur et interne de l'épiphyse, bien qu'épaissis, ne forment pas de saillie sur la diaphyse. La face postéro-interne est identique à celle de Me 14. Elle porte à sa partie inférieure un petit relief arrondi, à partir duquel se développe la crête diaphysaire postéro-interne.

Aucune épiphyse distale de radius n'est étudiable sur le matériel disponible.

— Cubitus (Fig. 26).

Trois échantillons permettent de calculer l'indice $L \text{ Cubitus} \times 100 / L \text{ Radius}$. Les valeurs obtenues, 64,5 (918, *A. trigonodon*), 61,3 (Me 14, *A. sp.*) et 48,2 (149, *A. sp.*) montrent que la longueur relative du cubitus paraît de même ordre que dans le genre *Palaeochiropteryx*, dépassant en moyenne la demi-longueur du radius.

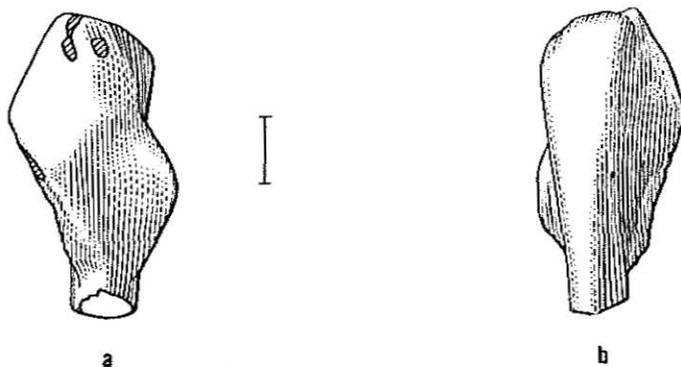


FIG. 26. — *Archaeonycteris* sp., 4080 (Me 14). Epiphyse proximale de cubitus gauche. X 9. a : vue externe; b : vue interne.

Le corps diaphysaire, comme chez tous les chiroptères, se trouve réduit à un filament osseux.

Une épiphyse proximale faisait partie du fragment d'avant-bras détaché de la pièce Me 14, et se trouve actuellement isolée. Par sa structure, cette épiphyse est semblable à celle décrite chez *Palaeochiropteryx*, avec, sur la face externe, quelques différences nettes, mais secondaires, apparemment dépourvues de forte signification fonctionnelle. D'une façon générale, l'épiphyse présente chez *Archaeonycteris* des contours moins anguleux. La facette articulaire supérieure est relativement plus large, et nettement moins concave longitudinalement que chez *Palaeochiropteryx*. Son extrémité distale manque sur le spécimen étudié, mais constituait vraisemblablement une légère saillie vers l'avant et l'extérieur. Le rebord proximal de la facette n'est pas aminci ni saillant vers l'extérieur comme chez *Palaeochiropteryx*. A la différence de ce genre, la limite commune des facettes articulaires supérieure et inférieure n'est pas marquée par une crête vive. Chez *Archaeonycteris* comme chez *Palaeochiropteryx*, la facette inférieure fait saillie vers l'arrière par un rebord aminci, mais dans le premier genre, apparaît plane longitudinalement et transversalement, alors que le second genre montre une facette nettement concave.

La face proximale de l'épiphyse, semblable à celle décrite chez *Palaeochiropteryx*, pouvait servir de point d'attache pour une éventuelle rotule olécranienne.

Articulation du coude.

Si l'on considère cette région dans son ensemble, les documents utilisables dans le genre *Archaeonycteris* permettent l'observation de quelques différences entre celui-ci et *Palaeochiropteryx*. Les plus sensibles se situent au niveau de l'épiphyse distale de l'humérus, et apparaissent comme des différences de proportions entre les principales régions de la palette humérale.

Cette observation n'empêche cependant pas de constater, d'une forme à l'autre, la ressemblance générale des pièces osseuses de l'articulation, qui atteste l'appartenance des deux genres, pour la région considérée, au même grand type morphologique et fonctionnel. Celui-ci se caractérise notamment par le développement d'un capitellum sub-sphérique, indiquant la possibilité de rotation du radius sur l'axe diaphysaire huméral au cours des mouvements du membre antérieur.

Au sein de ce type, *Palaeochiropteryx* paraît s'éloigner d'*Archaeonycteris* par une morphologie relativement plus évoluée, se signalant par l'excentricité du condyle et de la trochlée, et par le grand développement de la région épitrochléenne. Celle-ci est le lieu d'insertion des divers muscles épitrochléens, dont l'un assure les mouvements de rotation de l'avant-bras (cf. Maisonneuve, 1878). La différence enregistrée indique, peut-être, le plus grand développement chez *Palaeochiropteryx* de cette faculté particulière.

Région carpienne.

Seule la pièce Me 34 b (*A. indet.*) permet l'observation très superficielle d'une région carpienne, développée comme chez les chiroptères en un ensemble ramassé, grossièrement arrondi. A la surface de cette région fait légèrement

saillie un élément lamellaire, interprétable, d'après sa position par rapport aux métacarpiens, comme le grand os. Son aplatissement transversal apparaît relativement faible. La même pièce permet de faire, pour l'articulation carpo-métacarpienne, la même remarque que celle faite à propos de *Palaeochiropteryx*.

Doigts (Fig. 27).

Très peu d'éléments sont utilisables pour l'étude de la main.

La formule phalangienne d'*Archaeonycteris* semble identique à celle de *Palaeochiropteryx* (2.1.2.2.2).

De rares détails morphologiques peuvent être notés : sur la plaque Me 34 b (*A. indet.*) apparaît avec quelque netteté l'épiphyse proximale de l'élément interprétable comme le 3^e métacarpien. Cette épiphyse, en proportion de l'os carpien (grand os) mentionné plus haut, avec lequel elle vient en connexion, semble avoir des dimensions relativement faibles. Elle ne montre pas la

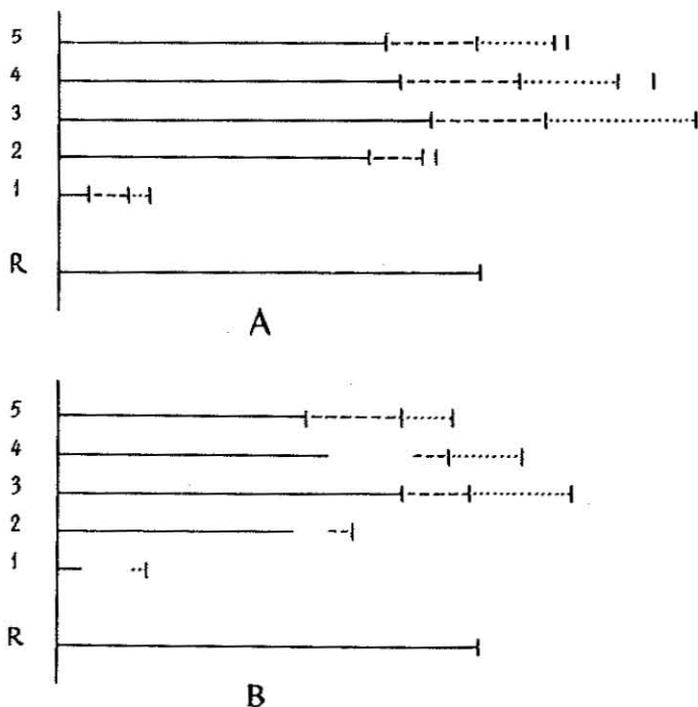


FIG. 27. — Longueurs relatives des doigts et de leurs différents éléments chez *Palaeochiropteryx tupaiodon* (A) et *Archaeonycteris* (B), la longueur du radius étant ramenée à une valeur arbitraire (50 mm). (R : radius, 1 : 1^e doigt, 2 : 2^e doigt, etc.; trait plein : métacarpien, pointillé épais : 1^e phalange, pointillé léger : 2^e phalange).

N. B. : Pour *Palaeochiropteryx tupaiodon*, les valeurs utilisées sont les moyennes des mensurations (cf. Tableau 3). Pour un même doigt, la longueur totale moyenne peut différer de la somme des longueurs moyennes de ses éléments. Pour *Archaeonycteris*, les valeurs sont celles obtenues sur les spécimens 149 (doigts 2, 3, 4, 5) et Me 33 (doigt 1).

forme caractéristique de palette, à fort aplatissement transversal, habituellement rencontrée chez les chiroptères. La plaque Me 34a, pour le même individu, permet d'observer l'épiphyse distale d'un métacarpien. La forme générale est celle d'un plateau épaissi, de section grossièrement carrée. La position de la surface articulaire, proximale, plane, perpendiculaire à l'axe diaphysaire, suggère une possibilité relativement faible des mouvements de flexion de la phalange proximale sur le métacarpien. Il en va de même chez de nombreux chiroptères actuels, où la faculté des mouvements de flexion est plus développée au niveau de l'articulation interphalangienne.

L'étude de la pièce 149 (*A. sp.*), non mentionnée par Revilliod, permet d'apprécier les proportions des doigts et de leurs différents éléments (avec quelques lacunes dans le détail et une légère marge d'incertitude dans l'interprétation). Cette pièce constitue de ce fait un terme de comparaison. Avec les valeurs obtenues, et en utilisant le procédé expliqué précédemment (cf. *Palaeochiropteryx*, Doigts), il est possible de représenter de façon schématique la main d'*Archaeonycteris* (Fig. 27). La pièce Me 33 (*A. trigonodon*) apporte au schéma une information complémentaire relative au premier doigt.

Une différence assez nette apparaît entre les deux genres de Messel : les doigts du patagium (2, 3, 4 et 5) sont chez *Archaeonycteris* plus courts relativement au radius.

Le premier doigt (Me 33) ressemble à celui des chiroptères actuels. Sa longueur totale relative paraît très comparable à celle rencontrée chez *Palaeochiropteryx* : La phalange unguéale, partiellement conservée, semble courte.

Les autres doigts montrent entr'eux des rapports de taille semblables à ceux de *Palaeochiropteryx*. Le 3^e est le plus long, sa 2^e phalange dépasse en longueur la 1^e. Le 4^e doigt dépasse à son tour le 5^e. La phalange proximale de ce dernier dépasse en longueur la phalange distale, et dépasse aussi la phalange proximale du 3^e doigt. *Archaeonycteris* accuse une plus forte différence de longueur entre les métacarpiens 3 et 5 que *Palaeochiropteryx*.

Le même spécimen 149 permet également d'évaluer « l'indice de largeur » de l'aile (cf. *Palaeochiropteryx*), différence de longueur relative entre les 3^e et 5^e doigts. Cet indice atteint 29, valeur très proche de celles obtenues chez l'autre genre de Messel, et courante chez les chiroptères actuels. Cet indice faible correspond à une aile de type large.

Le genre *Archaeonycteris* paraît donc se différencier essentiellement, au niveau de la main, par la faible longueur des doigts du patagium relativement au radius. Il s'agit là, vraisemblablement, d'un caractère primitif du membre antérieur.

5. MEMBRE POSTÉRIEUR,

Ceinture pelvienne.

La pièce 918 (*A. trigonodon*), figurée par Revilliod (*l.c.*, pl., fig. 2), actuellement égarée, présente l'empreinte du bassin. Celui-ci, comme chez *Palaeochiropteryx*, montre une grande hauteur, due au développement vers l'avant des baguettes iliaques. D'après ce spécimen, la largeur d'ensemble du bassin paraît avoir été relativement plus importante que chez *Palaeochiropteryx*.

Fémur (Fig.28).

L'indice $L \text{ Fémur} \times 100/L \text{ Humérus}$, calculé sur trois individus, atteint des valeurs assez proches : 60,7 (918) et 65,2 (Me 33) chez *A. trigonodon*, 61,7 (Me 14) chez *A. sp.*, semblant faire apparaître dans ce genre une taille relative du membre postérieur plus grande que chez *Palaeochiropteryx*.

La même pièce 918 comporte l'empreinte complète des deux fémurs; leur diaphyse apparaît robuste et rectiligne.

Aucune épiphyse proximale n'est étudiable sur le matériel disponible.

De la plaque Me 14 (*A. sp.*) provient un assez long fragment de fémur, comportant l'épiphyse distale et une partie de la diaphyse. Celle-ci est droite, relativement plus forte, semble-t-il que chez les chiroptères actuels. Sa section a la forme d'un ovale léger à grand axe dorso-ventral. L'épiphyse de cet échantillon, partiellement endommagée, a été figurée de façon assez schématique par Revilliod (l.c., p. 188, fig. 17). Elle diffère nettement du type habituellement rencontré chez les vespertilionidés, et se rapproche davantage du type moins spécialisé observé chez les rhinolophoïdes. Dans la région diaphysaire précédant immédiatement l'épiphyse, la largeur antéro-postérieure s'accroît chez *Archaeonycteris* de façon assez progressive, comme chez les rhinolophoïdes. Chez un *Myotis* actuel au contraire, l'épiphyse fait plus nettement saillie vers l'avant et vers l'arrière. En ce qui concerne les proportions, la largeur

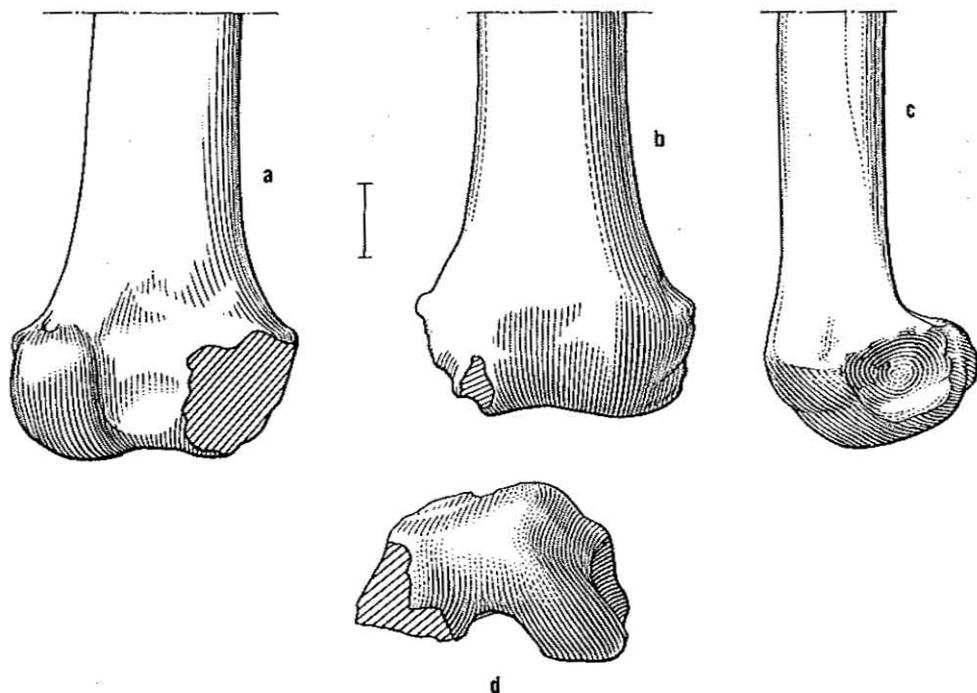


FIG. 28. — *Archaeonycteris* sp., 4080 (Me 14). Epiphyse distale de fémur droit. X 9.
a : vue inférieure; b : vue supérieure; c : vue antérieure; d : vue distale.

est relativement forte chez *Archaeonycteris*, ainsi que chez les rhinolophoïdes, et la hauteur longitudinale, comme chez ces derniers, reste faible. L'épaisseur dorso-ventrale, essentiellement due à la saillie des condyles sur la face ventrale, apparaît moindre chez *Archaeonycteris* que chez un vespertilionidé actuel comme *Myotis*; elle dépasse cependant celle observée chez un *Hipposideros* ou un *Rhinolophus*.

Un des condyles de l'échantillon est cassé; sa section, assez large et haute, indique que la partie absente devait être plus volumineuse que le condyle conservé; son orientation paraît avoir été plus oblique par rapport à l'axe diaphysaire que ne l'est celle du condyle conservé. Celui-ci, d'après la légère dissymétrie de l'épiphyse très généralement observée chez les chiroptères, apparaît donc comme le condyle antérieur. Et le fragment considéré appartient bien au fémur droit, ce qui s'accorde à l'identification de Revilliod. Chez *Archaeonycteris* comme chez un *Hipposideros* actuel, la surface articulaire du condyle se développe suivant un demi-cylindre, d'axe antéro-postérieur. Chez un *Myotis*, la surface articulaire, plus importante, se développe approximativement sur les 3/4 d'un cylindre, la saillie des condyles vers l'intérieur étant beaucoup plus considérable.

En rapport avec la forme et l'importance des condyles, la région intercondylienne se montre chez *Archaeonycteris*, ainsi que chez les rhinolophoïdes, relativement large, assez peu profonde, s'évasant légèrement en direction proximale. La région homologue chez un *Myotis* est très étroite, profonde, limitée par deux surfaces planes, parallèles, longitudinales par rapport à l'axe diaphysaire. Cette dépression, en vue distale, apparaît cependant relativement moins large et moins profonde chez *Archaeonycteris* que chez un *Hipposideros* ou un *Rhinolophus*. Sur la face distale de l'épiphyse les surfaces articulaires condyliennes se rejoignent en une gorge longitudinale unique, large, à faible concavité antéro-postérieure, limitée de part et d'autre par deux carènes adoucies. Cette gorge se prolonge et s'atténue sur la face dorsale.

Des faces postérieure et antérieure, régions d'insertion ligamentaire et musculaire, la première n'est pas conservée. La deuxième porte du côté inférieur une dépression nette, mais relativement peu profonde, au pourtour subarrondi et irrégulièrement saillant. Du côté dorsal, une surface plutôt plane, orientée dans un sens postéro-dorsal - antéro-ventral, sépare cette dépression de la gorge articulaire médiane. Une semblable dépression, mais de dimensions généralement moindres, existe sur la face antérieure et également sur la face postérieure de l'épiphyse distale du fémur des chiroptères.

Jambe.

Les mensurations de deux spécimens d'*Archaeonycteris trigonodon* permettent d'estimer la longueur relative de la jambe. Le tibia présente semble-t-il une longueur voisine de celle du fémur; l'indice $L \text{ Fémur} \times 100 / L \text{ Tibia}$ varie entre 97,5 (918) et 107,5 (Me 33).

La plaque égarée 918 (Revilliod, pl., fig. 2) présente l'empreinte complète de deux tibias. Leur diaphyse, assez robuste par rapport à celle du fémur, y compris dans la région distale, paraît affectée d'une légère courbure d'ensemble, convexe vers l'extérieur.

Un fragment de tibia, détaché de la plaque Me 14, comporte l'épiphyse proximale, endommagée. En vue supérieure, celle-ci montre la forme grossièrement triangulaire et dissymétrique très généralement observée chez les chiroptères. Le plateau articulaire est incliné dans son ensemble de l'extérieur vers l'intérieur sur l'axe diaphysaire. Les deux parties latérales du plateau sont à leur tour légèrement inclinées chacune de leur côté. A l'angle externe se développe une saillie peu élevée, mais assez large et épaisse (tubérosité antérieure). Les deux facettes glénoïdiennes se rejoignent dans la région médiane externe. La surface articulaire se prolonge sur la face supéro-interne de la saillie citée plus haut; cette région entrait en contact avec la gorge médiane de l'épiphyse du fémur. Dans la région médiane interne, les facettes sont par contre séparées par une dépression interglénoïdienne assez large et profonde. La facette conservée sur l'échantillon, relativement longue et étroite, dont l'extrémité fait saillie sur la diaphyse, pourrait correspondre à la partie postérieure de l'épiphyse. L'autre facette, cassée, paraît avoir été moins longue et plus large. Il s'agirait de ce fait d'un tibia gauche.

Du même individu Me 14 provient un fragment distal de tibia, dont l'épiphyse est conservée. La diaphyse distale est plutôt robuste. L'épiphyse surprend par son important développement. Sa face distale apparaît grossièrement réniforme. Elle porte sur son bord concave une nette apophyse, correspondant vraisemblablement à la malléole tibiale. Par référence à l'orientation particulière observée chez les chiroptères, celle-ci désignerait le côté interne-antérieur de l'épiphyse. Extérieurement à la malléole se développent deux importantes facettes articulaires, d'extension sub-égale, chacune faiblement inclinée de haut en bas depuis une limite médiane transversale commune. La présence de ces facettes, dont l'une au moins répondait à l'astragale, détermine le fort développement antéro-postérieur de l'épiphyse. La face interne de celle-ci présente d'un côté une petite saillie développée vers le dedans.

S'il paraît difficile d'avancer une interprétation de détail de cette morphologie, il faut cependant remarquer l'importance de l'articulation tibio-tarsienne chez *Archaeonycteris*. La grande majorité des chiroptères actuels manifestent plutôt, pour cette région, une évolution par simplification, s'accompagnant d'une forte réduction distale du tibia et d'une réduction plus forte encore du péroné. En regard de cette tendance, la structure rencontrée chez *Archaeonycteris* apparaît plutôt comme un caractère primitif du membre postérieur, s'apparentant peut-être au « type de transition » reconnu par de Fénis (1914) chez certains chiroptères actuels (transition entre l'adaptation à la marche et l'adaptation à la suspension).

Aucune des rares pièces disponibles ne permet de confirmer l'observation de Revilliod relative au péroné, qui atteindrait selon cet auteur la longueur du tibia. Cependant, l'absence de réduction de ce dernier élément rend très plausible l'existence chez *Archaeonycteris* d'un péroné également peu réduit.

Pied.

Faute de documents valables, l'extrémité du membre postérieur ne peut encore être étudiée chez *Archaeonycteris*. D'après l'aspect primitif de l'épiphyse distale du tibia, et l'hypothèse faite à ce sujet, il est logique d'envisager que le pied d'*Archaeonycteris* ait pu présenter un ensemble de caractères primitifs, par comparaison aux chiroptères bien adaptés à la suspension, comme

semble l'être par exemple *Palaeochiropteryx*. Ceci représenterait une différence importante entre les deux genres de Messel. Mais cette donnée trop conjecturale ne peut justifier aucune interprétation d'ordre systématique. Un seul spécimen (Me 33) a permis l'estimation des proportions du pied chez *Archaeonycteris* : l'indice $L \text{ Pied} \times 100 / L \text{ Tibia}$ (65,7) semble indiquer des dimensions relatives plus fortes que chez *Palaeochiropteryx*.

6. DIMENSIONS DU SQUELETTE (Tableau 5).

TABLEAU 5

Mesures du squelette chez *Archaeonycteris trigonodon*, *A. revilliodi*,
A. sp., et *A. indet.*

	<i>A. trigonodon</i>			<i>A. revilliodi</i>	<i>A. sp.</i>		<i>A. indet.</i>	
	Me 33 (1398)	Me 15 (4330)	918	Me 16 (4294)	Me 14 (4080)	* 149	Me 34 (605)	Me 13 (4331)
L crâne	23	22,8	20					
L branche horizontale				10,06*				
H " " (niv. M ₁)				2,8*				
L scapula		15*						
l scapula		6,3*						
L tronc	41	41,5	38,5		42			
L humérus	33	31,5	30,5		43	35,1		
L radius	45	42	39,5		62	64,4	63	58,2
L ulna libre			25,5		38	30,9		
1 ^{er} doigt L totale	9,5*							
2 ^{ème} doigt L totale						44,9		
						78,8		
3 ^{ème} doigt L métacarpien						(52,3)		
						14,0		
						(12,5)		
4 ^{ème} doigt L totale			52			71,4		
						11,8		
5 ^{ème} doigt L totale			52			60,1		
						37,8		
						14,5		
						7,8		
L fémur	21,5		20		26,5			
L tibia	19,8		20,5					
L pied	13				14			
L queue	32,1		36,5					
n vertèbres caudales	7		7					

N. B. : Quelques valeurs inédites (*) sont utilisées. Les parenthèses indiquent un élément de doute.

ESPÈCES DÉCRITES

Archaeonycteris trigonodon REVILLIOD, 1917, p. 181. *Emend.*

SPÉCIMEN-TYPE (lectotype) : Me 33 (1398); individu conservant certains éléments dentaires (détail voir Catalogue). Pl. 5; Pl. 6, fig. 3; Fig. 17 et 22.

AUTRES ÉCHANTILLONS : Voir Catalogue.

DIAGNOSE : taille plus grande que celle d'*A. revilliodi* n. sp. (voir ci-dessous). Canine à crête postéro-linguale tranchante; crête labiale adoucie. P_2 relativement plus longue que celle d'*A. revilliodi*; tubercule principal situé à l'avant; talonide légèrement développé; bourrelet étroit lingualement; la crête verticale postérieure atteint le bourrelet à l'angle postéro-lingual de la dent. P_3 à tubercule principal situé antérieurement, et relativement plus bas que celui d'*A. revilliodi*; talonide plus court et moins pointu que chez *A. revilliodi*, et bourrelet plus étroit lingualement. P_4 inconnue. Trigonide de M_1 à tubercules moins élancés que chez *A. revilliodi* et contour (en vue occlusale) plus triangulaire (i.e., angle labial du protoconide plus ouvert); paraconide plus étalé antéro-postérieurement, en vue linguale, que chez *A. revilliodi*; métaconide plus proche du protoconide, plus vertical et relativement moins élevé que celui d'*A. revilliodi*; le point de contact de la crête oblique avec la face postérieure du trigonide se situe légèrement plus labialement que chez *A. revilliodi*. Entonide moins pointu et relativement plus bas que celui d'*A. revilliodi*.

Archaeonycteris revilliodi n. sp.

SPÉCIMEN-TYPE : Me 16 (4294); individu conservant une partie des rangées dentaires (détail voir Catalogue). Pl. 6, fig. 5-7; Fig. 19 et 21.

DIAGNOSE : taille plus petite que celle d'*A. trigonodon*. Canine à crête postéro-linguale adoucie, à crête labiale tranchante; P_2 relativement plus courte que la P_2 d'*A. trigonodon*; tubercule principal situé médialement; talonide non développé; bourrelet large lingualement, mais plus étroit labialement que chez *A. trigonodon*; une crête verticale divise la surface postérieure du tubercule principal et atteint le bourrelet à l'extrémité de la dent. P_3 à tubercule principal situé médialement, et relativement plus élevé que chez *A. trigonodon*; talonide plus long et plus pointu postérieurement que chez *A. trigonodon*, et bourrelet plus large lingualement. P_4 dépourvue de métaconide; paraconide très petit; protoconide pourvu d'une crête verticale à l'avant et à l'arrière; bourrelet faible labialement mais complet (sauf au-dessous du paraconide). Trigonide de M_1 plus comprimé antéro-postérieurement que chez *A. trigonodon*; tubercules plus pointus et moins renflés; angle labial du protoconide plus aigu; paraconide moins projeté vers l'avant et plus tubulaire (en vue linguale) que chez *A. trigo-*

nodon; métaconide relativement plus haut et plus éloigné du protoconide que celui d'*A. trigonodon*, et incliné du côté lingual; le point de contact de la crête oblique avec la surface postérieure du trigonide se situe en dessous de l'incisure métaconide-protoconide. Sur le talonide, entoconide plus pointu et relativement plus haut que celui d'*A. trigonodon*.

III

DISCUSSION

I. COMPARAISON *Archaeonycteris* - *Palaeochiropteryx*.

1. Denture.

Sur les incisives et canines inférieures ne se dégagent pas de caractères très nets sur lesquels pourraient s'appuyer des distinctions génériques entre *Archaeonycteris* et *Palaeochiropteryx*. Par contre, les deux premières prémolaires d'*Archaeonycteris*, surtout celles d'*A. trigonodon* et *A. sp.*, se distinguent par l'emplacement antérieur du tubercule principal et surtout sa très faible hauteur relative; ces traits sont moins apparents sur la P_3 (endommagée) d'*A. revilliodi* (la P_2 y est très petite et assez particulière), qui ressemble davantage, par conséquent, aux mêmes dents de *Palaeochiropteryx*. Cette observation vaut également pour le développement du talonide; c'est-à-dire que la P_2 et la P_3 d'*A. revilliodi*, comme celles des espèces de *Palaeochiropteryx* (exception faite de la P_3 de *P. spiegelii*), n'ont essentiellement pas de talonide, tandis que chez *Archaeonycteris trigonodon* et *A. sp.* une ébauche est apparente.

Nous avons vu qu'un examen comparé de la P_4 d'*A. sp.* (Me 14) et celle d'*A. revilliodi* (Me 16) montre des différences que l'on pourrait considérer comme génériques. Cette diversité à l'intérieur d'*Archaeonycteris* ne rend pas facile la comparaison de ces P_4 avec celles connues chez *Palaeochiropteryx*, d'aspect pourtant bien plus homogène. Si l'absence complète de métaconide et la petite taille du paraconide distinguent *A. revilliodi*, la hauteur de P_4 , sa forme générale et son contour basal sont semblables à ce qu'ils sont chez *Palaeochiropteryx*. Au contraire l'absence de bourrelet lingual sur la P_4 d'*A. sp.*, la structure particulière de son paraconide, l'orientation transversale de son bord antérieur, et l'absence de crête verticale antérieure sur le tubercule principal, rendent cette dent très différente des P_4 de *Palaeochiropteryx*.

Aux molaires inférieures d'*Archaeonycteris*, l'état moins élané de leurs tubercules relativement à ceux de *Palaeochiropteryx*, constitue une différence nette. Sur le trigonide le métaconide est, chez *Archaeonycteris revilliodi*, plus haut par rapport au protoconide qu'il ne l'est chez *Palaeochiropteryx* (ainsi que chez *Archaeonycteris trigonodon* et *A. sp.*). En ce qui concerne la morphologie du talonide, on ne peut comparer actuellement, avec les talonides de *Palaeochiropteryx*, que ceux conservés sur l'échantillon Me 16 (*A. revilliodi*). Revilliod a constaté, sur des molaires maintenant perdues, que l'hypoconulide était d'importance équivalente à celle des cinq autres tubercules, donc plus grand que chez *Palaeochiropteryx*. Il est vrai que sur les molaires de Me 16 il reste

beaucoup plus élevé qu'il ne l'est sur les molaires de *Palaeochiropteryx*; mais ceci résulte en partie du fait que l'entoconide est considérablement plus petit qu'il n'est chez ce dernier. L'entoconide et l'hypoconide sont de hauteur sub-égale, mais plus petits que chez *Palaeochiropteryx*, et l'hypoconide est légèrement moins élané relativement au protoconide. Chez *A. revilliodi* (Me 16) la crista obliqua est rectiligne en vue occlusale, tandis que chez *Palaeochiropteryx* cette crête décrit un arc concave labialement. Le talonide est plus large et plus court que chez *Palaeochiropteryx*, sauf sur M_3 où il est plus étroit (davantage même que chez *P. spiegelii*).

Les incisives et les canines supérieures ne permettent pas une comparaison très fructueuse entre les deux genres. Par ailleurs la P^3 et la P^4 manquent chez *Archaeonycteris*. Sur la P^2 de *Palaeochiropteryx* on peut remarquer que cette dent montre bien le trait caractéristique du genre, à savoir la forme élancée du tubercule principal.

D'importance fondamentale est la morphologie de la série jugale supérieure. Bien que connue de manière très insuffisante chez *Archaeonycteris*, c'est tout de même sur les données fournies par ces molaires incomplètes que réside en grande partie l'attribution de l'espèce *revilliodi* au genre *Archaeonycteris*. Les molaires conservées sur les échantillons Me 16 (*A. revilliodi*) et Me 33 (*A. trigonodon*) montrent non seulement une similitude entre elles mais aussi de grandes différences par rapport aux dents supérieures de *Palaeochiropteryx* (dans la forme de l'ectolophe, le développement des conules et du lobe de l'emplacement d'un hypocône).

2. Squelette.

En ce qui concerne la structure crânienne, aucune comparaison de détail n'est possible entre *Palaeochiropteryx* et *Archaeonycteris*. Chez les deux genres cependant s'observe un développement semblable de la région faciale, relativement longue. De même, les deux formes présentent une mandibule longue; la longueur relative de la région antérieure paraissant légèrement plus grande chez *Palaeochiropteryx*.

Pour la région thoracique et la colonne vertébrale, le matériel ne permet pas de comparaisons. Il n'est pas donné de savoir notamment si le genre *Archaeonycteris* se rapprochait ou s'éloignait de *Palaeochiropteryx* par la structure du sacrum, si particulier chez ce dernier. La queue paraît de longueur comparable chez les deux formes.

Au membre antérieur, la scapula semble relativement plus étroite chez *Archaeonycteris*. Aucun des deux genres ne possède de double articulation scapulo-humérale. Pour l'humérus apparaissent de nettes différences. La tête de l'épiphyse proximale est plus saillante chez *Archaeonycteris*, le trochiter légèrement plus bas et non séparé de la tête par une dépression. Cet élément porte une seule fossette d'insertion musculaire très différemment située, supéro-interne chez *Archaeonycteris*, postéro-interne chez *Palaeochiropteryx*. L'épiphyse distale appartient pour les deux genres au même type fondamental, caractérisé par un capitellum globuleux. Cependant l'ensemble du condyle se trouve fortement excentré chez *Palaeochiropteryx*, et la région épitrochléenne

montre des dimensions très grandes par rapport à l'autre genre. La région épicondylienne a la forme d'un tronc de cône chez *Archaeonycteris*, d'un cylindre chez *Palaeochiropteryx*. Le radius est relativement et nettement plus court chez *Archaeonycteris*. Sa diaphyse montre une courbure d'ensemble qui affecte la région proximale, à la différence de *Palaeochiropteryx*, où la même région apparaît rectiligne. L'épiphyse proximale du même os est assez semblable chez l'un et l'autre genre. La longueur du cubitus relativement au radius, du même ordre chez les deux formes, dépasse en moyenne faiblement la demi-longueur de l'avant-bras. L'épiphyse proximale de cet os montre une structure très comparable chez les deux genres; elle est moins anguleuse chez *Archaeonycteris*, et les facettes articulaires présentent chez ce dernier une concavité très atténuée.

Aucune comparaison de détail n'est possible pour le carpe. *Archaeonycteris* et *Palaeochiropteryx* possèdent au membre antérieur la même formule phalangienne, et un indice de largeur du patagium du même ordre, correspondant à un type d'aile large. Les doigts du patagium sont cependant nettement plus courts par rapport au radius chez *Archaeonycteris*.

Au membre postérieur, le bassin ne peut faire l'objet d'une comparaison précise; il apparaît tout au plus de hauteur semblable chez les deux genres. Le fémur est robuste chez l'un et l'autre, la jambe à peine plus brève par rapport à la cuisse chez *Archaeonycteris*. Chez ce dernier, l'épiphyse distale du tibia n'est pas réduite, et le pied pourrait avoir été plus primitif que celui de *Palaeochiropteryx*, qui montre les caractères d'une assez bonne adaptation à la suspension.

3. Conclusion.

Avec les observations nouvelles, *Archaeonycteris* et *Palaeochiropteryx* apparaissent donc plus proches qu'il n'était envisagé jusqu'ici, pour de nombreux aspects de la denture et du squelette. Un trait commun remarquable serait ainsi la possession de trois incisives supérieures. De même, il est intéressant de constater que les deux genres appartiennent au même grand type en ce qui concerne l'articulation du coude, et vraisemblablement le mode de fonctionnement du membre antérieur pendant le vol. L'ensemble des caractères communs relevés entre *Archaeonycteris* et *Palaeochiropteryx* justifie l'expression d'un rapprochement systématique aux niveaux super-familial et familial.

Archaeonycteris et *Palaeochiropteryx* n'en sont pas pour autant des formes absolument proches: les observations de Revilliod et les observations nouvelles ont permis de relever une assez longue série de différences pour la denture et pour le squelette. Les plus nettes résident dans la morphologie des molaires, et dans certains traits plus primitifs du squelette chez *Archaeonycteris* (notamment dans l'articulation du coude, les proportions de l'avant-bras, des doigts). Ces différences expriment un net écart dans le degré évolutif atteint à la même époque par *Archaeonycteris* et *Palaeochiropteryx*. Elles justifient très largement le maintien de la distinction au rang générique. Cette distinction avait été portée jusqu'au niveau familial par Revilliod; les ressemblances mises en évidence dans la présente étude permettent de la ramener au niveau sous-

familial, sous réserve des idées plus justes que de nouveaux matériaux pourraient permettre d'acquiescer à ce sujet.

II. RAPPORTS DES CHIROPTÈRES DE MESSEL AVEC LES PRINCIPAUX GROUPES DE CHIROPTÈRES.

— Megachiroptera (cf. note 10, p. 173).

La paléontologie de ce sous-ordre paléotropical reste très mal connue. Le plus ancien fossile jusqu'ici rapporté au groupe est *Archaeopteropus transiens* MESCHINELLI du Sannoisien d'Italie; certains genres (*Pteropus*, *Rousettus*) ont été signalés dans des terrains pléistocènes. La denture très modifiée, simplifiée, des mégachiroptères actuels peut avoir évolué à partir d'une denture de chiroptère insectivore d'un type semblable à celui que montrent *Palaeochiropteryx* et *Archaeonycteris*, peut-être même plus primitif.

Les mégachiroptères et les formes de Messel possèdent certains traits squelettiques communs; les plus nets résident dans la morphologie de l'humérus. Cet élément apparaît en effet grossièrement semblable chez les uns et les autres, tant en ce qui concerne l'épiphyse proximale (et l'absence d'articulation secondaire scapulo-humérale) qu'en ce qui concerne l'épiphyse distale (et l'appartenance à un même type général pour l'articulation du coude).

On pourrait être tenté d'interpréter cette ressemblance comme la conservation chez deux groupes d'origine commune de caractères plutôt primitifs. D'autre part les mégachiroptères conservent des structures déjà perdues chez les fossiles de Messel (2^e doigt du membre antérieur muni de trois phalanges et porteur d'une griffe). Il est clair qu'*Archaeonycteris* et *Palaeochiropteryx* ne peuvent être les ancêtres des mégachiroptères. Cela n'implique pas que l'on doive considérer comme très reculée dans le temps la différenciation de ces derniers à partir de chauves-souris insectivores. L'origine commune des deux sous-ordres, assez vraisemblable, est généralement admise par les anatomistes.

— Microchiroptera.

Les microchiroptères sont classiquement répartis en quatre superfamilles, dont les rapports avec les fossiles de Messel peuvent être envisagés successivement.

— Rhinolophoidea (Nycteridae, Megadermatidae, Rhinolophidae, Hipposideridae).

Les plus anciens représentants proviennent de l'Eocène moyen et supérieur d'Egerkingen et du Quercy. En ce qui concerne les parties dures, les caractères particuliers de ce groupe homogène, restreint à l'Ancien Monde, résident dans une denture réduite à I 0-2/2 C 1/1 P 1-2/2-3 M 3/3, mais conservant le type insectivore, et dans la régression de certaines structures squelettiques (prémaxillaire, péroné). Quelques caractères spécialisés apparaissent (coalescences d'éléments vertébraux et thoraciques, renforcement ou modifications des ceintures scapulaire et pelvienne, articulation secondaire

scapulo-humérale), notamment chez les hipposidéridés et les rhinolophidés. Chez ces derniers l'articulation du coude apparaît évoluée par l'étroitesse du condyle (s.s.) et par l'orientation définie des surfaces articulaires de l'humérus et du radius. Chez les autres familles l'articulation s'apparente nettement au type décrit chez les chiroptères de Messel.

Les dents des rhinolophoïdés ont dans l'ensemble un aspect moins primitif que celles des fossiles de Messel. La P_4 n'est pas trituberculée et son talonide n'a pas un développement aussi important. Une saillie du flanc interne de la pointe principale de P_4 , fréquemment observée dans cette superfamille, peut toutefois être interprétée comme un métaconide rudimentaire. Sur les molaires inférieures, le talonide a généralement une moindre hauteur. Les dents jugales supérieures, de P^4 à M^2 , montrent un talon postéro-interne assez important, alors que la structure linguale des mêmes dents apparaît plus simple chez les fossiles de Messel.

Il n'y aurait guère d'objections au fait que les caractères particuliers des rhinolophoïdés puissent provenir d'un ensemble de traits anatomiques assez primitifs, comme ceux que présentent les chiroptères lutétiens de Messel. L'hypothèse d'une filiation directe ne peut cependant être retenue. L'intervalle de temps apparaît relativement court entre la période où se sont déposés les schistes bitumineux de Messel, et celle où se sont formés les remplissages d'Egerkingen (cf. Hartenberger, 1969). Il semble assez probable que les rhinolophoïdés paléogènes, notamment les hipposidéridés, possédaient les mêmes structures squelettiques qui les différencient aujourd'hui, sinon dès le Lutétien d'Egerkingen, du moins dès le Bartonien des plus anciens remplissages du Quercy. D'autre part les chiroptères de Messel possèdent déjà de leur côté certaines structures spécialisées (sacrum de *Palaeochiropteryx* par exemple).

Il y a moins d'inconvénients à admettre, fut-ce à titre provisoire, que les rhinolophoïdés aient pu évoluer à partir de formes plus anciennes du même groupe primitif, éventuellement dès l'Éocène inférieur, ou à une époque plus reculée.

— Emballonuroidea (Rhinopomatidae, Emballonuridae).

Les espèces les plus anciennes de cet ensemble pantropical sont connues dans les phosphorites du Quercy, et rapportées au genre *Vespertiliavus*. La denture du groupe, relativement peu diminuée, montre la formule I 1-2/2-3 C 1/1 P 1-3/2-3 M 3/3, le maximum de réduction affectant les rhinopomatidés. Le squelette de ces derniers conserve des structures réduites dans l'autre famille, notamment en ce qui concerne le prémaxillaire, le 2^e doigt du membre antérieur et la queue. L'humérus des rhinopomatidés ressemble à celui des chauves-souris de Messel : sur l'épiphyse proximale, les tubérosités sont peu élevées, et il n'y a pas d'articulation secondaire scapulo-humérale. L'épiphyse distale montre la même morphologie générale, avec certaines différences de proportions. Elle se rapproche également du même type chez les emballonuridés.

Le crâne de ces derniers comporte un processus post-orbital bien développé. Le fait que les microchiroptères n'en possèdent généralement pas

n'autorise pas à considérer son développement comme un caractère évolué. Le péroné des emballonuroïdés est complet; la colonne vertébrale, le thorax, les ceintures ne montrent pas dans cette superfamille de particularités.

Les dents conservent une structure de type insectivore. Leur aspect est généralement moins primitif que chez les chiroptères de Messel. La P_1 n'est pas trituberculée. Les molaires supérieures, de contour sub-carré, montrent une région interne large, fréquemment pourvue d'un hypocône, et à talon postérieur développé; elle diffèrent nettement des molaires plus étroites et plus simples de *Palaeochiropteryx* et *Archaeonycteris*.

Les différentes espèces du genre *Vespertiliavus* des phosphorites du Quercy, bien décrites par Revilliod (1920) s'opposent aux emballonuridés récents par quelques caractères primitifs. En particulier le crâne facial, allongé, conserve des os nasaux non réduits, et les rangées dentaires supérieure et inférieure comportent trois prémolaires. A noter par ailleurs la présence de processus post-orbitaux. L'humérus (Revilliod, 1920, pl. 3, fig. 10) apparaît assez primitif. L'épiphyse distale notamment évoque celle observée chez *Archaeonycteris*.

La conservation de trois prémolaires supérieures et inférieures, diversement interprétée par les auteurs, s'accompagne d'une certaine spécialisation : à la rangée inférieure la prémolaire antérieure, monoradiculée, atteint des dimensions plus fortes que la prémolaire suivante, biradiculée. P_4 a une structure plutôt simple, non molarisée. La prémolaire médiane de la rangée supérieure possède deux racines et une morphologie simple. D'autre part, M^1 et M^2 , pourvues d'un talon développé, ont les proportions observées chez les formes récentes.

L'interprétation donnée par Revilliod de la formule dentaire de *Vespertiliavus* impliquerait que l'on doive rechercher l'origine de ce genre chez des formes très primitives, inconnues à l'heure actuelle, à quatre prémolaires inférieures et supérieures. Si l'on ne retient pas cette interprétation, l'hypothèse peut être faite que *Vespertiliavus*, précurseur paléogène des emballonuridés, provient ainsi que les rhinopomatidés d'un ensemble primitif connu, dont les chiroptères de Messel sont des représentants. *Vespertiliavus* ainsi que les rhinopomatidés conservent certains traits primitifs rencontrés dans ce groupe (notamment en ce qui concerne la formule dentaire et l'humérus). L'évolution de leur squelette et de leur denture ne s'accompagne pas de réductions ni de spécialisations spectaculaires, le secteur des prémolaires évoluant toutefois d'une façon particulière chez les emballonuridés.

On ne peut oublier l'âge relativement récent de *Palaeochiropteryx* et *Archaeonycteris*, ni le fait que le premier au moins présente quelques spécialisations, mais il pourrait toujours être admis, à titre d'hypothèse, que les emballonuroïdés aient leur origine chez des formes anciennes de l'ensemble primitif auquel appartiennent ces deux genres.

- Vespertilionoidea (Natalidae, Furipteridae, Thyropteridae, Myzopolidae, Vespertilionidae, Mystacinidae, Molossididae).

Ce groupe important comprend une très vaste famille dont la répartition

est celle de l'ordre lui-même (vespertilionidés), une famille essentiellement pantropicale (molossidés) et des familles moins diversifiées limitées à certaines régions.

Les plus anciens représentants connus sont des formes paléogènes européennes : *Stehlinia gracilis* REVILLIOD des phosphorites du Quercy, et *Myotis misonnei* QUINET du Sannoisien de Hoogbutsel.

Les caractéristiques anatomiques du groupe résident dans certaines spécialisations du squelette. L'articulation secondaire scapulo-humérale est en général bien développée. L'articulation du coude apparaît évoluée par la réduction de l'épitrachée, le développement de la trochlée et l'étroitesse du condyle (s.s.) de l'humérus, par l'orientation assez stricte des surfaces articulaires de ce dernier, du radius et du cubitus (ces deux éléments souvent fusionnés à l'extrémité proximale). En définitive, l'extension du radius s'effectue sans rotation de ce dernier sur l'axe diaphysaire huméral et sans déplacement relatif des extrémités radiale et cubitale.

Les natalidés et les familles voisines présentent des renforcements de la ceinture pectorale, ainsi que des soudures de vertèbres lombaires ou dorsales. Des réductions affectent quelquefois le membre antérieur, au pouce (furiptéridés) ou au 5^e doigt (molossidés), plus souvent au 2^e doigt. Par contre, le 3^e doigt comporte fréquemment une 3^e phalange ossifiée. L'aile est relativement longue et étroite. Le péroné apparaît souvent incomplet, et le pied peut présenter une formule phalangienne réduite.

Le crâne conserve un rostre allongé, où le prémaxillaire montre une branche palatine généralement réduite.

La formule dentaire du groupe : I 1-2/1-3 C 1/1 P 1-3/2-3 M 3/3 fait apparaître certaines diminutions, mais de nombreuses formes conservent 3 incisives et 3 prémolaires sur la rangée inférieure. La structure des dents reste celle des chiroptères insectivores, avec une variation importante dans les proportions des incisives, des canines (furiptéridés) et des prémolaires. La P₁ généralement simple n'est pas trituberculée. La morphologie des molaires supérieures présentée dans le détail une assez grande variété, mais les descriptions et figurations utilisables manquent. La faible longueur relative des M¹ et M², ainsi que l'absence ou la faiblesse du talon postéro-interne, apparaissent comme des caractères assez généraux dans le groupe, et constituent un point notable de ressemblance des vespertilionoïdés avec les chiroptères de Messel. Chez certaines formes comme le vespertilioniné *Scotophilus* (7), l'ectolophe présente une régression du mésostyle semblable à celle décrite chez *Archaeonycteris*; mais il s'agit là vraisemblablement d'un phénomène de convergence.

Stehlinia gracilis des phosphorites, qui s'apparente aux vespertilionidés, possède en propre quelques caractères primitifs du crâne et des dents. En particulier, M³ présente un faible degré de réduction, inférieur à celui observé chez les chiroptères de Messel. Il serait intéressant de connaître par un matériel plus abondant l'espèce de Hoogbutsel *Myotis misonnei*. Quinet (1961) souligne

(7) Observation communiquée par M. H. Menu.

chez ce fossile l'absence de molarisation de P_4 . Cette dent possède cependant un paraconide bien développé, semblable à celui que peut présenter la P_4 de *Palaeochiropteryx tupaiodon*, alors que la même dent en est généralement dépourvue chez les vespertilionidés.

En définitive, il ne semble pas y avoir d'impossibilité à ce que les vespertilionidés aient évolué à partir des formes anciennes du même ensemble primitif que celui déjà évoqué pour les autres superfamilles. Cette évolution se serait faite par l'acquisition des spécialisations squelettiques mentionnées plus haut, notamment au membre antérieur, en même temps que des structures plutôt primitives étaient conservées au niveau du crâne et de la denture.

— Phyllostomatoidea (Phyllostomatidae, Noctilionidae).

Les différents auteurs incluent ou non les noctilionidés dans cette superfamille néotropicale.

Certains fossiles paléogènes de l'Ancien Monde ont été rapportés à ce groupe ou rapprochés de lui. C'est cependant un fossile sud-américain, *Notonycteris magdalenensis* SAVAGE, 1951, du Miocène supérieur de Colombie, qui apparaît comme le plus ancien phyllostomatoïde connu à ce jour.

Les caractéristiques anatomiques du groupe, en ce qui concerne les parties dures, résident dans la conservation de certaines structures (prémaxillaires complets, 2^e doigt pourvu d'un rudiment de phalange, 3^e doigt comportant généralement trois phalanges ossifiées). L'humérus présente à son extrémité distale un capitellum très généralement globuleux.

Quelques spécialisations apparaissent d'autre part : sans être très perfectionnée, l'articulation secondaire scapulo-humérale est le plus souvent réalisée; le bassin présente une symphyse ischiatique pouvant intégrer un segment urostyliforme de la colonne vertébrale. Le pied et l'éperon calcanéen atteignent des dimensions relativement considérables chez les noctilionidés. Des réductions peuvent intervenir pour le crâne, au rostre très court chez les sténoderminés et desmodontinés, au niveau de la queue, quelquefois nulle, généralement brève, ou au niveau du membre postérieur, par la régression du péroné.

Mais c'est la denture qui présente le plus de diversité chez les phyllostomatoïdés, en relation avec les différentes spécialisations du régime alimentaire. Elle reste du type insectivore, sans réductions très importantes de la formule dentaire, chez les noctilionidés, les chilonyctérinés et les phyllostomatins (I 2/1-2 C 1/1 P 1-2/2-3 M 3/3). Des particularités intéressantes de structure dentaire se rencontrent toutefois dans cet ensemble.

Les modifications sont beaucoup plus importantes chez les autres phyllostomatidés (plusieurs sous familles), adaptés soit aux régimes carphophage ou nectarivore, soit au régime hématophage. La formule dentaire (I 1-2/1-2 C 1/1 P 1-2/2 M 1-3/1-3) peut présenter une réduction extrême. La morphologie des dents atteste une évolution considérable, à partir d'une structure de type insectivore, vers une simplification, par la régression des cuspidés, la perte assez générale des crêtes transversales, et l'acquisition de crêtes et sillons ou bassins longitudinaux.

La conservation d'un prémaxillaire complet et d'une formule phalangienne relativement peu réduite au membre antérieur incite à rechercher pour les phyllostomatoïdés une origine assez ancienne. Le fait qu'ils possèdent des feuillets nasaux, comme les rhinolophoïdés, a conduit à leur supposer une communauté d'origine avec ces derniers. Cette hypothèse semble acceptable : les deux groupes pourraient en effet s'être précocement différenciés de l'ensemble des chiroptères primitifs du Paléogène ancien en un rameau d'abord unique. Dans les deux superfamilles, la morphologie distale de l'humérus, et donc celle du coude, apparaîtrait ainsi comme résultant de la conservation, sans changements considérables, d'un des caractères généraux du groupe souche.

Cependant, les rhinolophoïdés paléogènes connus (essentiellement les hipposidéridés et rhinolophidés des phosphorites du Quercy) manifestent une évolution trop importante — par leur anatomie crânienne en particulier — pour pouvoir représenter d'éventuelles formes ancestrales de phyllostomatoïdés.

Avec ou non l'hypothèse d'un stade rhinolophoïde primitif dans l'évolution de la superfamille néotropicale, les ressemblances des phyllostomatoïdés avec *Palaeochiropteryx* et *Archaeonycteris* peuvent s'interpréter comme la possession en commun de caractères généralisés. Un écart assez considérable résulte de l'évolution divergente des uns et des autres (formule phalangienne plus réduite chez les chiroptères de Messel, spécialisation du sacrum chez *Palaeochiropteryx*, renforcement du bassin, réduction de la queue, et surtout spécialisation de la denture chez les phyllostomatoïdés).

Les phyllostomatoïdés semblent s'être diversifiés dans le continent sud-américain, mais les chiroptères néotropicaux d'une part et les phyllostomatoïdés d'autre part restent très mal connus à l'état fossile. Les connaissances récemment acquises sur la dérive des continents permettent sans doute de rechercher pour ces derniers des formes ancestrales africaines ou eurafricaines. Mais on ne connaît pas encore dans l'Ancien Monde de fossiles pouvant faire figure de formes ancestrales, pas plus que de phyllostomatoïdés évolués, fossiles ou actuels. Savage (1951, p. 362, note) a mis raisonnablement en doute que *Provampyrus orientalis* SCHLOSSER, 1911, du Fayoum, connu malheureusement par le seul humérus, soit un phyllostomatidé. *Afropterus gigas* LAVOCAT, 1961, du Mio-Pliocène nord-africain, fossile insuffisamment connu, comparé par son auteur au phyllostomatidé *Vampyrum*, serait plus probablement un représentant des grands mégadermatidés du Néogène eurafricain. D'autre part, les quatre espèces décrites du genre *Paleonycteris* REVILLIOD, 1922, reposent au total sur six mandibules incomplètes, provenant d'Egerkingen (*P. riitmeyeri*, *P. pusilla*) et du Quercy (*P. quercyi*, *P. minor*). Un fragment de mandibule provenant du Quercy a fait l'objet d'une description récente par Miguet (1967) sous le nom de *Paleonycteris* aff. *quercyi*. Les caractères invoqués par Revilliod pour rapprocher *Paleonycteris* des phyllostomatidés (présence de 2 incisives inférieures et faiblesse relative de la canine) ne sont pas des particularités remarquables chez les chiroptères, et ne justifient pas l'hypothèse d'une parenté. Celle-ci est cependant admise, dubitativement il est vrai, dans la classification de Romer (1966).

Paleonycteris possède trois prémolaires dont les deux postérieures (P_3 et P_4) sont biradiculées. Ce trait assez peu commun rappelle ce que l'on

observe chez les chiroptères de Messel. *Paleonycteris* présente toutefois un caractère évolué par les fortes proportions de P_8 par rapport à P_4 . Par ailleurs la morphologie de ces prémolaires est plutôt simple, sans trace de molarisation, ni talonide développé. Sur les molaires, dépourvues de particularités, la position et les proportions du trigonide, du talonide, et des différentes cuspidés sont celles généralement observées chez les chiroptères insectivores. En fait, il faut surtout attendre pour ce genre que des matériaux nouveaux, relatifs à la denture supérieure, au crâne, ou aux membres, viennent aider à faire connaître ses affinités.

— *Cecilionycteris prisca* HELLER, 1935.

Le microchiroptère décrit sous ce nom correspond à plusieurs spécimens découverts dans le bassin ligniteux du Geiseltal en Allemagne. Comme le rappelle le nom générique, les restes étudiés par Heller proviennent essentiellement de la fosse Cecilie. Les fossiles recueillis dans cette zone sont à rapporter (Krumbiegel, 1962) à la partie moyenne et supérieure de l'ensemble stratigraphique désigné Mittelkohlle. Il est généralement admis que cet ensemble correspond à des niveaux plutôt supérieurs de l'Eocène moyen. Il faut donc admettre une certaine différence d'âge entre les chiroptères de Messel, plus anciens, et *Cecilionycteris*.

Heller, au terme de son étude, a réservé son opinion concernant la position systématique du chiroptère du Geiseltal. Mais plusieurs points lui faisaient soupçonner des affinités de ce fossile avec *Palaeochiropteryx* de Messel. Ces affinités sont sans doute prises en considération par Romer, qui rapproche les deux genres dans sa plus récente classification (1966).

Grâce à la présente étude, la comparaison des deux formes peut faire l'objet d'une nouvelle analyse.

Cecilionycteris présente les caractères suivants : le crâne comporte une partie faciale très allongée, basse par rapport à la région cérébrale. Il possède une arcade zygomatique et une crête sagittale. Le canal infra-orbitaire est long. La branche horizontale de la mandibule présente des bords basilaire et alvéolaire parallèles. Le foramen mentonnier principal s'ouvre au niveau de la canine. Sur la branche montante élevée, le bord antérieur du processus coronoïde est redressé, la fosse massétérine bien creusée et délimitée. Le processus angulaire a la forme d'un rectangle assez court (Heller, Taf. 3, fig. 5). La colonne vertébrale et le thorax sont peu étudiables; cependant il pourrait n'y avoir qu'une seule vertèbre sacrée. La queue atteint la longueur du tronc et comporte au moins six vertèbres.

Au membre antérieur, l'humérus présente une épiphyse proximale à tête sphérique saillant faiblement sur la diaphyse. Le trochiter, large, dépasse à peine la tête, dont le sépare une gouttière. Il porte une fossette d'insertion pour le muscle sous-épineux. L'épiphyse distale du même os présente un condyle large, à capitellum sub-sphérique, et une trochlée étroite (l'épitrochlée est mal conservée). Le radius apparaît court par rapport à l'humérus (un indice $L \text{ Humérus} \times 100 / L \text{ Radius}$ atteint 69,5); son épiphyse proximale

porte une dépression elliptique pour le capitellum, bordée par deux petites surfaces articulaires. La partie libre du cubitus, grêle, atteint la demi-longueur du radius. Les doigts du patagium comptent chacun deux phalanges.

Au membre postérieur, le bassin présente un ilion dorsalement élargi et aplati, à bord externe convexe en haut, concave en bas, à cavité cotyloïde relativement large et profonde, à foramen obturé ovale. La longueur du tibia dépasse faiblement celle du fémur; sa diaphyse est légèrement infléchiée vers l'extérieur, son extrémité proximale apparaît assez large. Les 5 orteils du pied portent des griffes, et présentent la formule phalangienne 2.3.3.3.3.

La formule dentaire de *Cecilionycteris* est I 2²/3 C 1/1 P 3/3 M 3/3. La prémolaire médiane inférieure est biradiculée, mais le caractère le plus intéressant réside dans la P₄, nettement molarisée, pourvue d'un métaconide, et d'un talonide développé.

L'ensemble de ces caractères incite à rapprocher *Cecilionycteris* de *Palaeochiropteryx*. A l'encontre d'un tel rapprochement, Heller avançait comme objections la plus forte inégalité de hauteur du trigonide et du talonide des molaires chez *Palaeochiropteryx*, la différence de hauteur entre P₃ et P₄, plus sensible chez *Cecilionycteris*, et le moindre degré de réduction de la M³ chez ce dernier genre.

Ces arguments font peut-être objection à une filiation éventuelle des deux formes, mais n'empêchent pas de les reconnaître assez proches. Quelques points particuliers, comme la molarisation de P₄, la possibilité que le sacrum soit monovertébral chez *Cecilionycteris*, la morphologie de l'humérus, l'indice radio-huméral, et aussi la taille (celle de *Cecilionycteris prisca* apparaît très légèrement supérieure à celle de *Palaeochiropteryx tupaiodon* et inférieure à celle de *P. spiegelii*) permettent de placer le genre du Geiseltal et *Palaeochiropteryx* dans le même groupement supra-générique, ainsi que le fait Romer.

Cette option, qui repose cependant sur la seule description de Heller, demande à être vérifiée sur le matériel du Geiseltal lui-même.

— *Paradoxonycteris soricodon* REVILLIOD, 1922.

Ce fossile du Mormont (Eocène supérieur-Oligocène inférieur) a été décrit d'après un simple fragment de maxillaire portant les trois molaires et deux prémolaires. Aux termes de Revilliod, « la dentition de *Paradoxonycteris* présente un ensemble de caractères que l'on observe rarement sur les dents des Chiroptères ». Les molaires possèdent un paraconule et un métaconule importants, un protocône et un hypocône assez élevés et acérés. La forme aiguë et l'individualité relative des paraconule et métaconule modifient quelque peu le schéma en W de l'ectolophe. La P⁴, surtout, diffère très nettement de la P⁴ des microchiroptères insectivores, par sa massivité et la complexité de sa structure, très avancée dans la molarisation.

Dans l'attente de tout matériel supplémentaire, il semble que l'on doive assortir d'une réserve importante l'attribution de *Paradoxonycteris soricodon* à l'ordre des Chiroptera.

— *Icaronycteris index* JEPSEN, 1966.

Le célèbre spécimen PU 18150 présente l'originalité de posséder à la fois des structures de mégachiroptère et de microchiroptère.

On se référera pour les détails à la liste des caractères dressée par Jepsen. Ce dernier avait envisagé de créer, pour *Icaronycteris*, un troisième sous-ordre de chauves-souris (Mesochiroptera), mais il s'est contenté de classer le fossile dans une nouvelle famille des Icaronycteridae.

PU 18150 ressemble aux chiroptères de Messel par les points suivants : la longueur du crâne, la présence de prémaxillaires, d'une fine arcade zygomatique, la longueur de la mandibule, la position très antérieure du foramen mentonnier, la forme crochue du processus angulaire, la longueur de la queue, la grande taille de la tubérosité supra-glénoïde de la scapula, la brièveté relative du radius, légèrement moindre que chez *Archaeonycteris*, la relative longueur du cubitus, un bas indice de largeur de l'aile, l'assez faible longueur des doigts par rapport au radius (mais supérieure à celle observée chez *Archaeonycteris*), la grande longueur de la baguette iliaque, la robustesse du fémur et du tibia, la formule phalangienne du pied (2.3.3.3.3). Seul le nombre d'incisives supérieures, éventuellement plus complet chez *Palaeochiropteryx* et *Archaeonycteris*, rend la formule dentaire différente. Selon Jepsen, les molaires supérieures d'*Icaronycteris* présentent un ectolophe normal, et la P₄ comporte un métaconide et un bassin talonidien bien marqué.

Icaronycteris index diffère des genres de Messel par quelques points importants : le sacrum comporte trois vertèbres fusionnées, et s'écarte donc du type présenté par *Palaeochiropteryx*; le trochiter de l'humérus a un rapport articulaire avec la scapula. Au membre antérieur, le doigt index porte une griffe, et la formule phalangienne n'est pas réduite (2.3.3.3.3).

Certains des caractères différentiels d'*Icaronycteris*, comme les deux derniers cités, apparaissent remarquablement primitifs. L'âge du fossile (Yprésien) n'est cependant pas considérablement plus ancien que celui des chauves-souris de Messel.

Sous certains aspects, ces dernières conservent des caractères plus archaïques, comme la formule dentaire, semble-t-il plus complète, l'absence d'articulation secondaire scapulo-humérale, la plus nette brièveté relative du radius et des doigts chez *Archaeonycteris*.

Le rapport L Pied \times 100/L Tibia semble assez élevé chez *Icaronycteris* (72,9-76,5; contre en moyenne 46,7 chez *Palaeochiropteryx tupaïodon*), et pourrait peut-être étayer l'hypothèse de la spécialisation piscivore, émise à un autre propos par Jepsen.

Il serait d'autre part intéressant de mieux connaître certains détails de l'anatomie d'*Icaronycteris*, relatifs notamment à la denture ou à la forme de l'épiphyse distale de l'humérus.

Dans l'état actuel des choses, *Icaronycteris index* peut être considéré comme un représentant nord-américain de l'ensemble des chiroptères primitifs du Paléogène ancien : il possède en commun avec les autres formes décrites un certain nombre de caractères généralisés. Cependant, des traits plutôt primitifs

l'opposé à la fois aux genres européens *Archaeonycteris*, *Palaeochiropteryx*, et *Cecilionycteris*. L'attribution à une entité supra-générique particulière semble donc se justifier pour PU 18150.

Compte tenu de l'âge relativement proche de toutes ces formes, il faut envisager qu'*Icaronycteris* appartienne à un phylum détaché du groupe souche avant que se soit produite la différenciation des autres grands types de microchiroptères.

Il faut enfin se demander à propos d'*Icaronycteris* s'il ne pourrait pas représenter une forme ancestrale de mégachiroptère, ou du moins une forme proche de leur forme ancestrale réelle.

Comme *Icaronycteris*, *Archaeopteropus transiens* (cf. précédemment) possède un index muni d'une griffe; sa formule phalangienne (2.3.3.2.2. suivant Meschinelli, 1903) réduite par rapport à celle d'*Icaronycteris*, l'est cependant moins que celle des mégachiroptères actuels (2.3.2.2.2). A la différence de ceux-ci (*Notopteris* excepté), mais de même que PU 18150, *Archaeopteropus* possède une queue assez longue.

Enfin et surtout, les dents d'*Archaeopteropus* paraissent normalement tuberculées (cf. Dal Piaz, 1937), et non spécialisées comme celles des mégachiroptères actuels. Il faudrait donc envisager, d'après un nouvel examen du spécimen d'*A. transiens*, s'il n'y a pas lieu de placer ce genre dans la famille des icaronyctéridés.

Il est possible que les mégachiroptères aient acquis les caractères évolués de leur squelette et de leur denture à une époque relativement récente, et que leurs ancêtres aient conservé pendant assez longtemps des structures anatomiques primitives (notamment une denture de type insectivore). Mais l'hypothèse contraire doit être envisagée également: il se pourrait alors que les icaronyctéridés, ou du moins *Archaeopteropus transiens*, témoignent seulement d'un rameau sans descendance connue (cf. note 10, p. 173).

III. CONCLUSIONS.

— Caractères primitifs et évolués chez les chiroptères.

Les connaissances paléontologiques actuelles, et l'anatomie comparée des formes récentes, permettent de dresser pour les chiroptères une liste provisoire des caractères primitifs, ou non spécialisés. Ceux-ci ne se rencontrent pas tous à la fois chez les fossiles du Paléogène ancien décrits à ce jour, ces derniers appartenant à des rameaux déjà différenciés. Chacun des différents groupes de chiroptères plus récents et actuels conserve par ailleurs un certain nombre de ces caractères primitifs (voir Comparaisons).

La liste suivante reprend et complète celle dressée par Jepsen (1966, p. 1334) à propos d'*Icaronycteris* (le numéro d'ordre attribué par Jepsen à ces caractères est indiqué quand il y a lieu entre parenthèses).

1. — Le crâne possède un massif facial long, à canal infra-orbitaire allongé.
2. — Les prémaxillaires sont complets.
3. — La mandibule présente une branche horizontale longue.

4. — Le foramen mentonnier occupe une position antérieure.
5. — La formule dentaire peu réduite, correspond à un total de 38 à 40 dents (I 2-3 ?/3 C 1/1 P 3/3 M 3/3) (I).
6. — Les dents sont du type insectivore (II).
7. — P_3 et P_4 possèdent deux racines, P^3 et P^4 trois racines.
8. — La taille des deux premières molaires croît de l'avant vers l'arrière.
9. — P_4 est molariforme.
10. — Sur les molaires inférieures, les tubercules du talonide s'élèvent moins haut que ceux du trigonide.
11. — Il n'y a pas de coalescences de côtes, de vertèbres cervicales, dorsales ou lombaires, et d'éléments du sternum (III).
12. — Le sternum ne présente pas de carène.
13. — Le sacrum comprend plusieurs vertèbres.
14. — La queue est longue (V).
15. — Les tubérosités de l'épiphyse proximale de l'humérus, relativement basses, vont de pair avec une articulation scapulo-humérale simple.
16. — L'épiphyse distale de l'humérus présente un capitellum sub-sphérique.
17. — Un rapport articulaire mobile existe entre le radius et le cubitus.
18. — Le radius est relativement court (VII).
19. — Le cubitus est relativement long.
20. — Les doigts sont relativement courts.
21. — L'aile appartient au type large (XIII).
22. — La formule phalangienne est complète (IX).
23. — Le 2^e doigt porte une griffe (VIII).
24. — L'os ilion est long.
25. — Le fémur et le tibia montrent une nette robustesse.
26. — Le péroné est complet.
27. — L'éperon calcanéen manque.
28. — Le pied, de type large, possède des orteils inégaux (cf. de Fénis, 1919).
29. — La formule phalangienne du pied est 2.3.3.3.3.

Jepsen (l. c.) considère comme un caractère primitif l'angle formé chez *Icaronycteris* par la tête et le cou du fémur sur l'axe diaphysaire (X). On ne peut être sûr que cette angulation, d'ailleurs légère chez PU 18150, absente chez *Palaeochiropteryx* et *Archaeonycteris*, soit un caractère généralisé chez les chiroptères primitifs.

Un caractère remarquable observé chez les formes anciennes réside dans la morphologie molariforme (ou molarisée) de P_4 . Le terme molariforme s'applique ici au fait que la pointe principale est accompagnée d'un paraconide et d'un métaconide (moins élevés que ceux des molaires). D'autre part, le rebord postérieur de la dent montre un développement important, et reçoit le nom de talonide, mais celui-ci ne peut être comparé à celui des molaires : ses proportions restent nettement moindres. Le terme de molarisation est employé ici faute de mieux, car dans la rangée dentaire, prémolaires et molaires constituent deux séries morphologiques bien distinctes.

Dans le genre *Archaeonycteris*, sans vouloir reconsidérer le cas de la pièce égarée 918, la structure molariforme n'a pu être observée que chez *A.* sp., et le développement du métaconide de P_4 apparaît très variable chez

Palaeochiropteryx. On ne peut donc considérer la structure molariforme de P_4 comme un caractère absolument généralisé chez les chiroptères du Lutétien inférieur. Il faut cependant constater que la molarisation de P_4 existe, plus ou moins nettement, chez *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Palaeochiropteryx* et *Cecilionycteris*. D'autre part, on sait à présent qu'une P_4 bien molariforme est chose commune chez les euthériens du Crétacé supérieur. Il paraît alors raisonnable d'admettre qu'il s'agit d'un caractère primitif chez les chiroptères, et qu'une démolarisation de P_4 a pu se réaliser parallèlement, et plus ou moins tôt, dans les rameaux évolués. Dans ce schéma, peut-être peut-on interpréter la structure de P_4 observée chez certains actuels et fossiles (Rhinolophoidea) comme le vestige d'une molarisation ancienne.

Aux caractères primitifs que l'on vient d'énumérer peuvent s'opposer, dans les différents groupes de chiroptères connus, des caractères évolués, affectant le crâne, la denture, les différentes parties du squelette post-crânien. On se référera pour le détail à l'analyse des caractéristiques anatomiques des principaux groupes (cf. Comparaisons). Des évolutions parallèles font apparaître des structures semblables dans des ensembles différents (réduction par exemple de la formule dentaire, de la queue, de la formule phalangienne, double articulation scapulo-humérale, etc.). Des évolutions divergentes se présentent par ailleurs : le secteur des prémolaires témoigne par exemple d'une assez grande variété, de même que la forme du crâne, les ceintures scapulaire et pelvienne, l'épiphyse distale de l'humérus, les proportions des différents doigts (cf. Revilliod, 1916), de même encore, dans le détail, la morphologie dentaire.

— Systématique supra-générique des chiroptères paléogènes.

La comparaison des différents fossiles décrits à ce jour conduit à revenir sur la systématique généralement admise (Simpson, 1945; Dechaseaux, 1958; Romer, 1966), pour intégrer dans une structure hiérarchisée et définie des genres ou des familles considérés jusqu'à présent comme *incertae sedis*. Les formes paléogènes attribuées aux superfamilles Rhinolophoidea, Emballonuroidea, Vespertilionoidea ne sont pas discutés ici. Le statut provisoire de *Microchiroptera incertae sedis* doit être respectivement conservé et adopté pour les genres *Paleonycteris* REVILLIOD, 1922, et *Provampyrus* SCHLOSSER, 1911.

ORDRE Chiroptera BLUMENBACH, 1779.

SOUS-ORDRE Microchiroptera DOBSON, 1875.

SUPERFAMILLE Palaeochiropterygoidea REVILLIOD, 1917 (8).

Diagnose : rostre et mandibule allongés. Formule dentaire I 2-3 ?/3 C 1/1 P 3/3 M 3/3. Dents de type uniquement insectivore. Articulation du coude à capitellum sub-sphérique. Radius relativement court. Aile de type large. Fémur et tibia robustes. Péroné complet. Queue longue.

Répartition : Eocène et Oligocène inférieur d'Europe et d'Amérique du Nord.

(8) Cf. Article 50, Alinéa b du Code international de Nomenclature Zoologique.

FAMILLE : **Palaeochiropterygidae** REVILLIOD, 1917.

Diagnose : Trochin et trochiter bas; pas d'articulation secondaire scapulo-humérale. Formule phalangienne 2.1.2.2.2 au membre antérieur. Index sans griffe.

Répartition : Eocène d'Europe.

SOUS-FAMILLE : **Palaeochiropteryginae** REVILLIOD, 1917 (8).

Diagnose : Radius et doigts relativement plus longs que chez les Archaeonycterinae. Cuspides des dents élançées. P₄ molariforme. Molaires supérieures à ectolophe normal.

Répartition : celle de la famille.

Genres connus : *Palaeochiropteryx* REVILLIOD, 1917, (gisement-type : Messel, Allemagne). *Cecilionycteris* HELLER, 1935 (gisement-type : Geiseltal, Allemagne).

SOUS-FAMILLE : **Archaeonycteridinae** REVILLIOD, 1917, (Archaeonycteridae REVILLIOD, 1917) (9).

Diagnose : celle de l'unique genre.

Répartition : celle de la famille.

Genre : *Archaeonycteris* REVILLIOD, 1917 (gisement-type : Messel, Allemagne).

FAMILLE : **Icaronycteridae** JEPSEN, 1966.

Diagnose : formule phalangienne du membre antérieur pas ou peu réduite. Index porteur d'une griffe.

Répartition : Eocène inférieur d'Amérique du Nord. Oligocène inférieur d'Europe ?

Genres connus : *Icaronycteris* JEPSEN, 1966 (gisement-type : Fossil Lake, Wyoming, U.S.A.).

? *Archaeopteropus* MESCHINELLI, 1903 (gisement-type : Monteviale, Italie). N. B. : Une sous-famille des Archaeopteropodinae SIMPSON, 1945 a été créée pour ce genre; elle reste utilisable dans le présent contexte.

(9) Suivant les recommandations du Code International de Nomenclature Zoologique, le radical $\nu\alpha\chi\tau\epsilon\rho\acute{\iota}\delta$ du mot grec $\nu\alpha\chi\tau\epsilon\rho\acute{\iota}\varsigma\text{-}\acute{\iota}\delta\omicron\varsigma$ devrait donner lieu à des noms familiaux ou sous-familiaux se terminant en -nycterididae ou -nycteridinae.

— Interprétation phylogénique.

Dans la classification proposée, la superfamille des Palaeochiropterygoidea réunit les chiroptères paléogènes présentant un ensemble assez important de caractères primitifs. Les fossiles que l'on peut actuellement ranger dans ce groupe apparaissent toutefois comme des représentants relativement récents de phylums (*Icaronycteridae*, *Palaeochiropteryginae*, *Archaeonycteridinae*) différenciés dans des temps plus lointains (Eocène inférieur, Paléocène).

Les formes anciennes de ces phylums restent ignorées; certaines sont à l'étude. La systématique proposée se présente de ce fait comme un compromis provisoire entre une classification du type horizontal et une classification phylogénique. Peut-être le groupe ancien pourra-t-il être idéalement restreint à un ensemble homogène, antérieur aux principales différenciations.

D'un autre côté, les différents phylums de Palaeochiropterygoidea ne semblent pas sans descendance au delà de l'Eocène moyen. Quelques dents isolées signalées dans la faune de Robiac (Sudre, 1969) indiqueraient la persistance des Palaeochiropterygidae dans l'Eocène supérieur. *Archaeopteropus transiens*, d'autre part, du Sannoisien d'Italie, pourrait être rattachable aux *Icaronycteridae*.

Par opposition aux Palaeochiropterygoidea, les autres grands phylums sont identifiables dès l'instant où ils ont acquis tout ou partie de leurs caractères évolués différenciels (cf. Comparaisons). Ainsi les mégachiroptères seraient distincts dès le moment où leur denture aurait acquis ses caractères d'adaptation au régime frugivore (cf. note 10, p. 173).

Un schéma (Fig. 29) permet de résumer les hypothèses émises à propos de l'origine des différents groupes connus de chiroptères actuels ou fossiles (cf. Comparaisons). Il faut insister sur le caractère conjectural de cette interprétation d'ensemble.

L'ordre Chiroptera est considéré ici comme monophylétique.

L'hypothèse essentielle réside dans le fait que certains fossiles éocènes à caractères primitifs (*Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Palaeochiropteryx*, *Cecilionycteris*), à défaut d'être des formes ancestrales, donnent une idée relativement valable des formes ancestrales réelles. Ces dernières seraient donc à rechercher désormais chez les Palaeochiropterygoidea primitifs de l'Eocène inférieur et du Paléocène.

Cette conception diffère de l'hypothèse phylogénique de Winge (1923), la plus souvent mentionnée. Cet auteur, se fondant essentiellement sur l'anatomie comparée des chiroptères actuels, situait l'origine des différentes familles de microchiroptères dans un groupe souche de *Rhinolophidae* primitifs provenant eux-mêmes des *Pteropodidae* (mégachiroptères) les plus archaïques.

Aussi aventureux soit-il, le schéma évolutif proposé ici tire parti des documents existants. Il s'oppose en ce sens aux spéculations impliquant l'existence de formes ancestrales essentiellement théoriques.

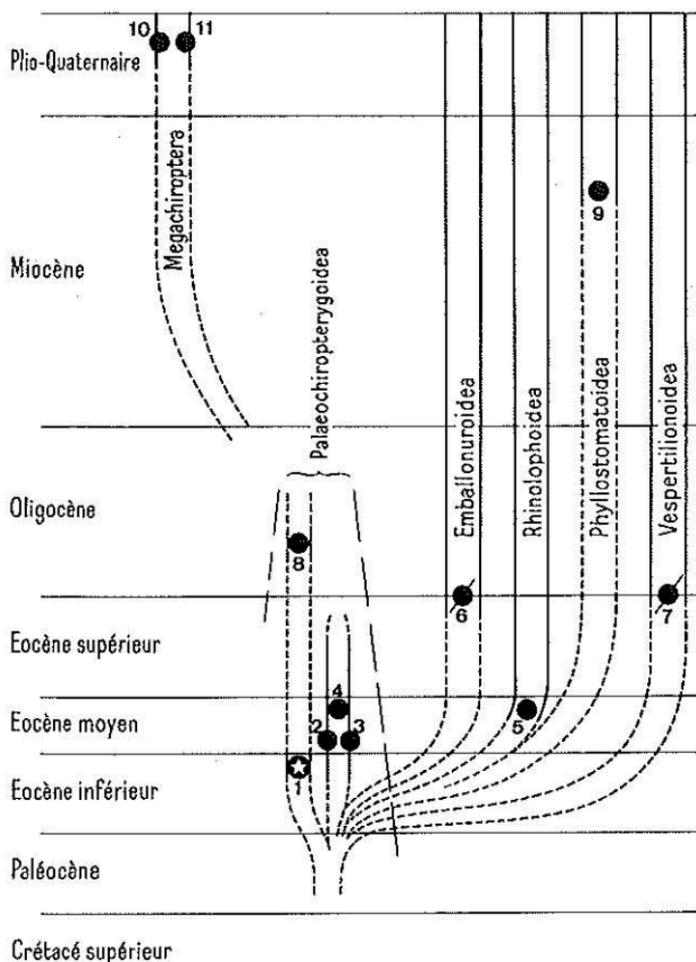


FIG. 29. — Essai d'interprétation phylogénique de l'ordre des chiroptères, montrant le rôle joué par les Palaeochiropterygoidea. 1 : *Icaronycteris*, 2 : *Palaeochiropteryx*, 3 : *Archaeonycteris*, 4 : *Cecilionycteris*, 5 : *Hipposideros*, 6 : *Vespertiliavus*, 7 : *Stehlinia*, 8 : *Archaeopteropus*, 9 : *Notonycteris*, 10 : *Pteropus*, 11 : *Rousettus* (cf. note 10).

(10) Suite à la récente publication de Walker (1969), *Propotto leakeyi* SIMPSON, 1967, du Miocène du Kenya, serait le plus ancien mégachiroptère vrai dans le présent contexte.

REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leurs remerciements à tous ceux qui ont collaboré à l'élaboration du présent mémoire, par leur intervention personnelle, ou par l'échange d'idées scientifiques enrichissantes.

Notre reconnaissance s'adresse tout particulièrement à M. le Professeur H. Tobien (Mayence), qui nous a autorisés et encouragés avec beaucoup de bienveillance à reprendre l'étude des chauves-souris de Messel, ainsi qu'à M^{me} E. Kuster (Mayence)

qui a grandement facilité notre accès auprès des collections du Landesmuseums de Darmstadt, nous a guidés sur le terrain, et nous a aimablement communiqué des documents photographiques personnels.

Le Dr. G. L. Jepsen (Princeton) a eu la gentillesse de nous confier un moulage d'*Icaronycteris index*. Le Professeur H. W. Matthes (Halle) nous a transmis avec amabilité des renseignements concernant le genre *Cecilionycteris*.

Nous devons les photographies stéréoscopiques à la science de M. R. Simon, et les dessins à l'art de M^{me} F. Pilard (dents) et de M. R. Remy (ostéologie).

Notre étude a été accomplie avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique, dans le cadre de la Recherche Coopérative sur Programme n° 127 (Paléobiologie continentale).

CATALOGUE DES CHIROPTÈRES DE MESSEL

Les pièces appartiennent aux collections de la GEOLOGISCH-PALÄONTOLOGISCHE UND MINERALOGISCHE ABTEILUNG DES HESSISCHEN LANDESMUSEUMS de Darmstadt (*), et au NATURHISTORISCHES MUSEUM de Bâle (**).

N.B. : Certains éléments, détachés des plaquettes de lignite, sont conservés à part (*). D'autres échantillons ou éléments dont fait mention l'étude de Revilliod (1917) sont actuellement manquants (o). L'ordre adopté dans le présent catalogue est celui de l'ancienne numérotation. Les chiffres précédés des lettres Me correspondent à la numérotation récente.

Palaeochiropteryx tupaiodon REVILLIOD

Messel 517 (Me 43) *

— Plaque avec empreinte et éléments de squelette (mandibules édentées et membres antérieurs), (Revilliod 1917, Taf. 1, fig. 6).

- — M¹ sup. g. (Pl. 1, fig. 4; Fig. 7).
- M₃ inf. dr. et g. (Fig. 4).

Messel 522 (Me 28 a et b) *

a : Plaque avec empreinte de squelette

b : Plaque avec empreinte et éléments du même (crâne, membres antérieurs, membres postérieurs, queue).

Messel 525 (Me 36 a et b) *

a : Plaque avec empreinte et éléments de squelette (mandibule, dents : P₃-M₃ (talonide cassé) dr., membres antérieurs)

b : Plaque avec empreinte et éléments du même.

- — Mandibule g. avec M₁-M₃. (talonides de M₁ et M₃ cassés)
- Maxillaire dr. avec P²-P³.

Messel 575 (Me 40 a et b) *

- a : Plaque avec empreinte et éléments de squelette (membre antérieur)
 b : Plaque avec empreinte et éléments du même (partie de membre antérieur)
- M_2 - M_3 inf. dr.

Messel 655 (Me 25) *-LECTOTYPE.

- Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, membres antérieurs, membres postérieurs, queue).
- — M^3 sup. dr. (Revilliod, 1917, p. 164, fig. 2), (Pl. 1, fig. 3; Fig. 7).
 - Maxillaire dr. avec fragment de C, P^2 , racines de P^3 , P^4 (Pl. 1, fig. 3; Fig. 7).
 - Mandibule dr. avec C- M_3 (Pl. 1, fig. 1; Fig. 3).

Messel 719 **

- Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, membres antérieurs, membres postérieurs, queue).

Messel 830 (Me 23) *

- Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, thorax, queue, membres antérieurs, membres postérieurs).
- — Fragment proximal de radius dr. avec épiphyse (Fig. 12).
 - Fragment proximal d'humérus g. avec épiphyse partielle.

Messel 836 (Me 42) *

- Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, thorax, bassin, queue, membres antérieurs, membres postérieurs). (Revilliod, 1917, Taf. I, fig. 4).
- — Fragment proximal d'humérus dr. avec épiphyse (Revilliod, 1917, p. 172, fig. 8), (Fig. 10).

Messel 837 (Me 24) *

- Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, thorax, membres antérieurs, membres postérieurs).

Messel 854 (Me 39) *

- Plaque avec empreinte de squelette (crâne, thorax, queue, membre antérieur, membres postérieurs) et empreinte de membrane interfémorale.

Messel 861 (I, II et III) **

- I : Plaque avec empreinte et éléments de squelette (membre antérieur).
 II : Plaque avec empreinte et éléments du même (mandibule dr. avec les racines des dents anté-molaires, M_1 , talonide de M_3 , Fragment de maxillaire avec les racines des molaires; partie de membre antérieur) et empreinte du patagium.
 III : Petite plaque avec empreinte et éléments du même (partie de membre antérieur).
- — Mandibule g. (C- M_3)
 - P^2 , P^3 , P^4 g., ectolophe de M^1 ou M^2 , M^3 g.

Messel 900 (Me 18) *

- Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, dents : canine inf. 2 prémolaires inf., fragment d'une 3^e dent; membres antérieurs, partie des membres postérieurs).

Messel 994 (Me 22 a et b) *

- a : Plaque avec empreinte de squelette
- b : Plaque avec empreinte et éléments du même (crâne, membres antérieurs, membres postérieurs, queue).

Messel 1011 (Me 38 a et b) *

- a : Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, dents : P₃, M₁-M₃ g.; ? P³, P⁴, fragment de M¹ g.; membres antérieurs, membres postérieurs, queue).
- b : Plaque avec empreinte et éléments du même.

Messel 1032 (Me 27 a et b) *

- a : Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, dents : ectolophes de 2 M sup., membres antérieurs).
- b : Plaque avec empreinte et éléments du même (crâne, dent : P⁴; partie des membres antérieurs)
- — Fragment d'I₃, C, P₂, P₃.

Messel 1232 (Me 35) *

- Plaque avec empreinte de squelette (crâne, thorax, queue, membres antérieurs, membres postérieurs).
- — Fragments de radius et des métacarpiens 3, 4 et 5 g.
- P².
- Fragment distal d'humérus g. avec épiphyse.

Messel 1334 (Me 21 a et b) *

- a : Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, thorax, queue, membres antérieurs, membres postérieurs), (Revilliod, 1917, Taf. 1, fig. 3).
- b : Plaque avec empreinte et éléments du même (Pl. 2, fig. 2; Fig. 16).

Messel 1399 (Me 46) *

- I¹-I² sup. (Fig. 5).
- o Plaque avec éléments de squelette.

Messel 4049 (Me 17) *

- Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, thorax, membres antérieurs, membres postérieurs).
- — Sacrum et fragments des os coxaux (Revilliod, l. c., p. 170, fig. 6 et 7), (Pl. 2, fig. 1; Fig. 9).
- Fragment proximal de fémur dr. avec épiphyse (Revilliod, l. c., p. 176, fig. 10), (Fig. 15).

Messel 4050 (Me 44) *

- Plaque avec empreinte de squelette (crâne et membres antérieurs).

Messel 4122

- o Plaque avec éléments de squelette.

Messel 4270 (Me 19) *

- Plaque avec empreinte et éléments de squelette (partie du crâne, dents : fragments de dents sup.; membres antérieurs, membres postérieurs, queue).
- Mandibule g. (alvéoles de toutes les dents anté-molaires et fragments de M).

Messel 4271 (Me 26 a et b) *

- a : Plaque avec empreinte et éléments de squelette (membre antérieur).
- b : Plaque avec empreinte du même (membres antérieurs).
- — Mandibules dr. et g. avec I₁-M₃ g. (Revilliod, l. c., p. 166, fig. 3; p. 167, fig. 4), (Pl. 1, fig. 2; Fig. 1).
- Maxillaire g. avec P⁴, M¹, fragments de M² et M³ (Revilliod, l. c., p. 163, fig. 1), (Pl. 1, fig. 4; Fig. 8).

Messel 4327 (Me 41) *

- Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, mandibule, dents non dégagées, thorax, bassin, queue, membres antérieurs), (Revilliod, l. c., Taf. 1, fig. 5).

Messel 4328 (Me 37 a et b) *

- a : Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, thorax, membre antérieur, membres postérieurs, queue).
- b : Plaque (cassée) avec empreinte et éléments du même.
- Canine sup.

Messel 4410 (Me 153 a et b) *

- a : Plaque avec empreinte de squelette (crâne, thorax, membres).
- b : Plaque avec empreinte du même.

Messel 4434 (Me 150 a et b) *

- a : Plaque avec empreinte de squelette (crâne, thorax, membres antérieurs).
- b : Plaque avec empreinte du même (crâne, thorax, membres antérieurs, membres postérieurs).

Me 151 *

- Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, membres antérieurs).

Messel 7069 * (?), (pièce recueillie à Messel en 1966 par Fr. E. Kuster).

- a : Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, mandibules, dents en occlusion : I¹-I², ?, C-M³ dr. et I₁-M₃ dr.; I¹-M³ g. et dents inf. g. non visibles; cou, thorax, queue, membres antérieurs, membres postérieurs), (Pl. 3).
- b : Plaque avec empreinte du même (crâne, thorax, queue, membres antérieurs, membres postérieurs).

Messel 7177 *

— Fragments de dents.

Palaeochiropteryx spiegelii REVILLIOD

Messel 537 **

— Plaque avec empreinte et éléments de squelette (mandibule g. avec I₁-M₃, dents : I³, P¹, M¹; membre antérieur).

Messel 853 (Me 32) * (« Type » sur l'étiquette, non désigné comme tel par Revilliod), - LECTOTYPE.

— Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, thorax, membres antérieurs, membre postérieur).

- — Fragment antérieur de crâne avec I²-M³ dr. (Revilliod, l. c., p. 168, fig. 5), (Pl. 4, fig. 1; Fig. 6).
 - mandibule dr. avec M₁-M₃ (Pl. 4, fig. 2; Fig. 2).
 - mandibule g. avec P₄-M₃ (Pl. 4, fig. 2; Fig. 2).
 - P₃ g. (Pl. 4, fig. 2b).
- o Fragment distal d'humérus g. avec épiphyse (Revilliod l. c., p. 173, fig. 9), (Fig. 11).

Messel 1031 (Me 29) *

— Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, dents, thorax, membres antérieurs, membres postérieurs).

Messel 4310 (Me 30) *

— Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne, dents : fragment de I¹ ou I², C, P², P⁴, M¹, fragment de M³; thorax, membres antérieurs, membres postérieurs).

- M₁ ou M₂ g. (Fig. 4).
- o Fragment de mandibule avec dents.

Messel 4329 (Me 31) *

— Plaque avec empreinte et éléments de squelette (crâne : I¹-I² et fragment de C du côté opposé; partie des membres antérieurs, partie des membres postérieurs).*Palaeochiropteryx* indet.

Messel 689 (Me 152) *

— Plaque avec empreinte de squelette (membres antérieurs).

Messel 690 *

— Plaque avec empreinte de squelette (crâne, membres antérieurs, membres postérieurs, queue).

Messel 767 (Me 45) *

— Plaque avec empreinte de squelette (membres antérieurs, partie des membres postérieurs, partie de la queue).

Messel 1034 (Me 20 a et b) *

- a : Plaque avec empreinte de squelette (membres antérieurs).
 b : Plaque avec empreinte du même.

Archaeonycteris trigonodon REVILLIOD

Messel 1398 (Me 33 a et b) * - LECTOTYPE.

- a : Plaque avec empreinte et éléments de squelette (dents : I sup., fragments de C sup., de P¹, de M¹ ou M² et de M² ou M³ dr., fragments de M¹ et M² g., fragments de C inf., P₂, P₃ dr. (Revilliod, l. c., p. 182, fig. 12), fragments de M₁ et M₂ dr. — thorax, bassin, queue, partie de membre antérieur, membres postérieurs (Revilliod, l. c., Taf. 1, fig. 1), (Pl. 5; Fig. 17, 22).
 b : Plaque avec empreinte et éléments du même (colonne vertébrale, bassin, queue, membre antérieur, membres postérieurs).
 • P².
 — Fragment de M inf. g. (Pl. 6, fig. 3; Fig. 17).

Messel 4330 (Me 15 a et b) *

- a : Plaque avec empreinte de squelette (thorax, membres antérieurs).
 b : Plaque avec empreinte du même (crâne, thorax, membre antérieur).
 • — P² dr. (Pl. 6, fig. 4; Fig. 20).
 — I¹ g. et I³ dr. (Pl. 6, fig. 4; Fig. 20).
 — C inf. dr. (Pl. 6, fig. 2; Fig. 17).

o Messel 918

- Plaque avec empreinte de squelette (tête, colonne vertébrale, thorax, bassin, queue, membres antérieurs, membres postérieurs) (Revilliod, l. c., Taf. 1, fig. 2).
 • Mandibule dr. avec ? D P₃-M₂ (Revilliod, l. c., p. 184, fig. 14).

Archaeonycteris revilliodi n. sp.

Messel 4294 (Me 16 a et b) * - TYPE.

- a : Plaque avec empreinte de squelette.
 b • — Mandibule dr. avec (I), C, P₂, fragment de P₃, P₄, M₁, fragment de M₂, M₃ (Pl. 6, fig. 5; Fig. 19).
 — Mandibule g. avec I, C, P₃.
 — M₃ g. (Fig. 19).
 — M¹ ou M² g. (Pl. 6, fig. 6; Fig. 21).
 — M³ g. (Pl. 6, fig. 7; Fig. 21).
 — I inf.

Archaeonycteris sp.

Messel 4080 (Me 14) *

- Plaque avec empreinte de squelette (crâne, thorax, membres antérieurs, membres postérieurs).

- — Fragment de mandibule dr. avec C et P₂ (Pl. 6, fig. 1; Fig. 18).
- I inf. dr. (Fig. 18).
- I sup. dr. (Fig. 20).
- Fragment de M inf. et P₄ dr. (Pl. 6, fig. 1; Fig. 18).
- Fragment proximal d'humérus g. avec épiphyse (Revilliod, l. c., p. 187, fig. 16), (Fig. 23).
- Long fragment proximal de radius g. avec épiphyse et fragment proximal de cubitus g. (Fig. 25-26).
- Fragment distal de fémur dr. avec épiphyse (Revilliod, l. c., p. 188, fig. 17), (Fig. 28).
- Fragment proximal de tibia avec épiphyse.
- Fragment distal de tibia g. (?) avec épiphyse.

Messel 149 *

- Plaque avec empreinte de squelette (dents : empreintes de C-M³ dr., de C-M¹, et M² g.; P₃ et empreintes d'I₁-I₃, C, P₂, ? P₄, M₁-M₃ dr.; membres antérieurs).

Archaeonycteris indet.

Messel 605 (Me 34 a et b) *

- a : Plaque avec empreinte de squelette (partie des membres antérieurs).
- b : Plaque avec empreinte du même.
- Fragment distal d'humérus dr. avec épiphyse (Revilliod, l. c., p. 189, fig. 18), (Fig. 24).

Messel 4331 I et II (Me 13) *

- I : Plaque avec empreinte de squelette (membre antérieur).
- II : Plaque avec empreinte de squelette (crâne, dents : I inf., fragments de C et de molaires sup.

BIBLIOGRAPHIE

- ANTHONY R. et VALLOIS H., 1914. — Considérations anatomiques sur le type adaptatif primitif des Microchiroptères. *Internat. Monatsschrift. Für Anat. u. Phys.*, 30 : 169-225, 12 fig., 1 pl.
- DAL PIAZ G., 1937. — I Mammiferi dell'Oligocene veneto. *Archaeopterus transiens*. *Mem. Istit. geol. R. Univ. Padova*, 11 : 1-8, 3 fig., 1 pl.
- DECHASEAUX C., 1958. — Chiroptera, in Piveteau J., *Traité de Paléontologie*, Masson, Paris, 6 (2) : 919-944, 36 fig.
- FÉNS F. de, 1919. — Le membre pelvien des Chiroptères. Ses caractères d'adaptation à la suspension. *Larose*, Paris, 143 p., 17 fig.
- HARTENBERGER J.-L., 1969. — Les Pseudosciuridae (Mammalia, Rodentia) de l'Eocène moyen de Bouxwiller, Egerkingen et Lissieu. *Palæovertebrata*, 3 (2) : 27-61, 6 fig., 4 pl.
- HELLER F., 1935. — Fledermäuse aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle a. S. *Nov. acta Leopold. Neue Folge*, 2 : 301-314, 3 pl.
- JEPSN G. L., 1966. — Early Eocene Bat from Wyoming. *Science*, 154 (3754) : 1333-1339, 2 fig.
- KRUMBIEGEL G., 1962. — Die FossilFundstellen der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. *Wiss. z. Univ. Halle. Math.-Nat.*, 11 (6) : 745-762, 13 fig.
- KUSTER-WENDENBURG E., 1969. — Fossil-Grabungen in den mitteleozänen Süßwasserpeliten der « Grube Messel » bei Darmstadt (Hessen). *Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, 97 : 65-75, 9 fig.
- LAVOCAT R., 1961. — Le gisement de Vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc). Etude systématique de la Faune des Mammifères et conclusions générales. — *Notes et Mém. Serv. géol. Maroc.*, 155 : 121 p., 31 fig., 12 pl.
- MAISONNEUVE P., 1878. — Ostéologie et myologie du *Vespertilio murinus*. *Doin*, Paris, 324 p., 11 pl.
- MESCHINELLI L., 1903. — Un nuovo chiroterro fossile (*Archaeopterus transiens* Mesch.) delle ligniti di Monteviale. *Atti reale Istit. veneto Sci. Lett. Arti*. 62 (2) : 1329-1344, 1 pl.
- MIGUET R., 1967. — Observations nouvelles sur les chiroptères des phosphorites du Quercy. *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon.*, N. S., 14 : 103-114, 5 fig.
- MILLER G. S., 1907. — The families and genera of bats. *U. S. Nat. Mus. Bull.*, 57 : 282 p., 49 fig., 14 pl. Reprint 1967.
- QUINET G.E., 1965. — *Myotis misonnei* n. sp., chiroptère de l'Oligocène de Hoogbutsel. *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique*, 41 (20) : 11 p., 1 pl.
- REVILLIOD P., 1915. — Note préliminaire sur l'ostéologie des Chiroptères fossiles des terrains tertiaires. *Verhandl. schweiz. Ges. Naturwiss.*, 97 (2) : 223-225.
- 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. — Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires 1. *Mém. Soc. pal. Suisse*, 43 : 58 p., 13 fig., 1 pl.
- 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.

- REVILLIOD P., 1919. — L'état actuel de nos connaissances sur les Chiroptères fossiles (Note préliminaire). *C. R. Soc. Sci. phys. nat. Genève*, 36 : 93-96.
- REVILLIOD P., 1920. — Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires 2. *Mém. Soc. pal. Suisse*, 44 : 63-129, 46 fig., 2 pl.
- REVILLIOD P., 1922. — Ibid. 3. *Mém. Soc. pal. Suisse*, 45 : 133-195, 24 fig., 1 pl.
- ROMER A. S., 1966. — Vertebrate Paleontology. 3^e éd. Univ. Chicago Press, Chicago.
- SAVAGE D. E., 1951. — A Miocene Phyllostomatid bat From Colombia, South America. *Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. geol. Sci.*, 28 (12) : 357-366, 15 fig.
- SCHLOSSER M., 1911. — Beiträge zur Kenntnis der oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum, Ägypten. *Beitr. Pal. Geol. Oesterr.-Ung.*, 24 : 51-167, fig., pl. 9-16.
- SIGÉ B., 1966. — Les Chiroptères fossiles de Bouzigues (Hérault); recherches anatomiques sur *Pseudorhinolophus bouziguensis* n. sp. Thèse 3^e cycle, Paris, 2 fasc., 248 p., 38 pl. (non publié, photocopié).
- SIMPSON G. G., 1945. — The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 85 : 350 p.
- SUDRE J., 1969. — Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. *Palæovertebrata*, 2 (3) : 95-156, 21 fig.
- TOBIEN H., 1968. — Das biostratigraphische Alter der Mitteleozänen Fossilfundstätte Messel bei Darmstadt (Hessen). *Notizbl. hess. L. Amt Bodenforsch*, 96 : 111-119, 1 fig.
- WALKER A., 1969. — True Affinities of *Propotto leakeyi* Simpson 1967. *Nature*, 223 (5206) : 647-648, 1 fig.
- WINGE A. H., 1923. — Pattedyr-Slaegter. 1. Monotremata, Marsupialia, Insectivora, Chiroptera, Edentata. Copenhagen. 360 p., pl. (Transl. Deichmann E. and Allen G. M., 1941. — The interrelationships of the mammalian genera. Vol. 1. Reitzels ed., Copenhagen. 418 p., pl.).

PLANCHES

PLANCHE I

Palaeochiropteryx tupaiodon REVILLIOD, 1917. Messel (Allemagne).

- 1 — 655 (Me 25), LECTOTYPE, mâchoire inférieure droite, C-M₃. X 8.
- 2 — 4271 (Me 26), mâchoire inférieure gauche, I₃-M₃. X 8.
- 3 — 655 (Me 25), LECTOTYPE, maxillaire droit, C-P¹ et M³. X 8.
- 4 — 4271 (Me 26), maxillaire gauche, P¹-M³.
517 (Me 43), M¹ supérieure gauche. X 8.

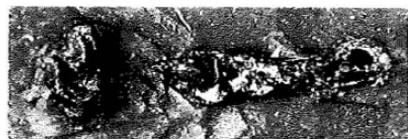
Photographies R. Simon (Paris).



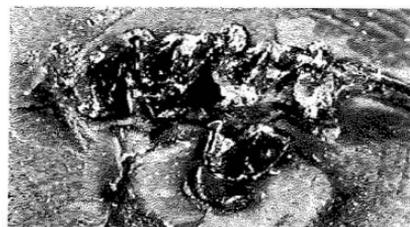
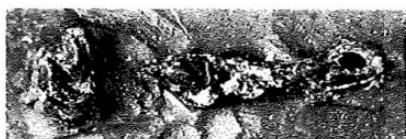
1



2



3



4

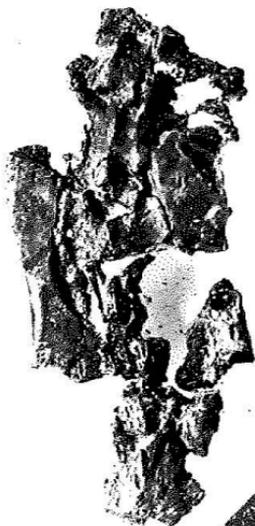


PLANCHE 2

Palaeochiropteryx tupaiodon REVILLIOD, 1917. Messel (Allemagne).

- 1 — 4049 (Me 17), fragment de colonne vertébrale comportant le sacrum, et fragments des os coxaux droit et gauche. X 5,5.
- 2 — 1334 (Me 21b), tibia et pied droits (?). env. X 6.

Photographies R. Simon (Paris).



1



2



PLANCHE 3

Palaeochiropteryx tupaiodon (?) REVILLIOD, 1917. Messel (Allemagne).

Spécimen 7069 a. X 1,5.

Photographie E. Kuster (Mayence).

Pl. 3



PLANCHE 4

Palaeochiropteryx spiegelii REVILLIOD, 1917. Messel (Allemagne).

1 — 853 (Me 32), LECTOTYPE, denture supérieure droite, I²-M³. X 8.

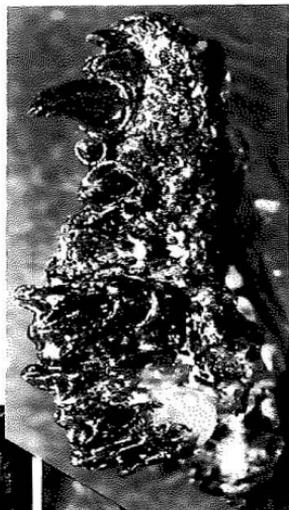
2 — 853 (Me 32), LECTOTYPE, mâchoires inférieures droite et gauche. 2a- vue occlusale gauche. 2b- vue occlusale droite. X 8.

N. B. : Sur 2b, P₃ est remise en place sur la mâchoire gauche.

Photographies R. Simon (Paris).



1



2
a

2
b

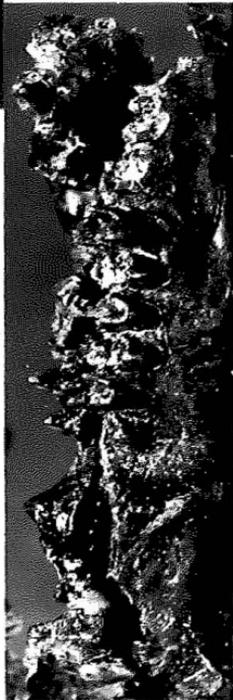


PLANCHE 5

Archaeonycteris trigonodon REVILLIOD, 1917. Messel (Allemagne).

1398 (Me 33), LECTOTYPE.

1 — Incisive sup. dr., 2 — canine inf. dr., 3 — canine sup dr., 4 — fragment de P¹ sup. dr.,
partie labiale de M¹ ou M² sup. dr., 6 et 7 — fragments de M² ou M³ sup. dr., 8 — P₂ inf.
dr., 9 — P₃ inf. dr., 10 — partie linguale de M¹ sup. g., 11 — fragment du talonide de M₁
inf. g., 12 — trigonide de M₂ inf. g., 13 — fragment de M² sup. g. X 8.

Voir schéma explicatif ci-dessous.

N. B. : Une partie de la planche n'est pas en vue stéréoscopique.

Photographie R. Simon (Paris).

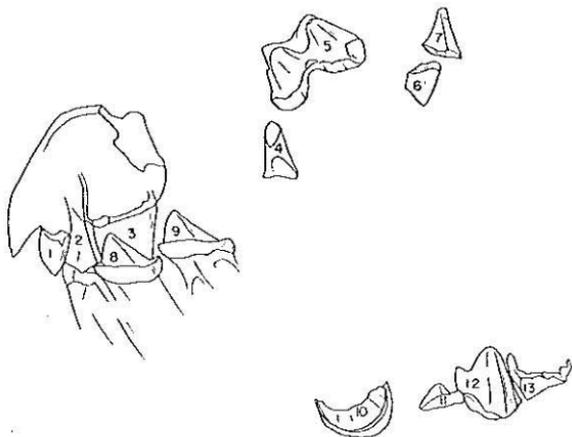




PLANCHE 6

Archaeonycteris sp. Messel (Allemagne).

- 1 — 4080 (Me 14), rangée inférieure droite : a — canine et P₂, b — P₁, c — trigonide de M₁, X 8.

Archaeonycteris trigonodon REVILLIOD, 1917. Messel (Allemagne).

- 2 — 4330 (Me 15), canine inf. dr. X 8.
3 — 1398 (Me 33), LECTOTYPE, trigonide de M₁ inf. g. X 8.
4 — 4330 (Me 15), rangée supérieure : a — I¹ g., b — I³ dr., c — P² dr. X 8.

Archaeonycteris revilliodi n. sp. Messel (Allemagne).

- 5 — 4294 (Me 16), TYPE, mâchoire inférieure droite, C-M₃, X 8.
6 — 4294 (Me 16), TYPE, M¹ ou M² sup. g. X 8.
7 — 4294 (Me 16), TYPE, M³ sup. g. X 8.

Photographies R. Simon (Paris).

