

DONNÉES NOUVELLES
SUR LE GENRE *STEHLINIA*
(VESPERTILIONOIDEA, CHIROPTERA)
DU PALÉOGÈNE D'EUROPE

par

Bernard SIGÉ

INTRODUCTION

Une espèce de chauve-souris est abondamment représentée, par rapport aux autres chiroptères, dans la faune du gisement d'Escamps, contemporaine de celle de Montmartre (cf. de Bonis *et al.*, 1972). Des restes crâniens, des maxillaires, de nombreuses mandibules, des dents et des éléments bien conservés du squelette post-crânien correspondent en effet manifestement à une même forme, de dimensions moyennes, bien reconnaissable par ses caractères anatomiques. La dominance de cette espèce, particulièrement sensible dans les locus A et C du gisement, correspond à une circonstance écologique locale, vraisemblablement la présence, à proximité du lieu de sédimentation, d'une colonie importante de ces chauves-souris. D'autres gisements d'âge semblable, certains très proches géographiquement comme les Rosières 1, présentent une composition faunique toute différente, d'un type plus banalement rencontré dans les remplissages paléogènes, et où les hipposidéridés sont les chiroptères les plus nombreux.

La même espèce se retrouve du reste, en moindre quantité, dans d'autres localités du Quercy. D'autres espèces du même genre, plus grandes ou plus petites, ont été identifiées dans des gisements plus anciens comme Perrière, ou plus récents comme Itardies, ainsi qu'à Escamps même (cf. de Bonis *et al.*, *o.c.*).

L'abondance à Escamps de cette chauve-souris constitue une condition extrêmement favorable : elle permet en effet d'apporter un renouvellement appréciable à la systématique établie par Revilliod (1917-1922) pour les chiroptères du Tertiaire d'Europe.

(*) Adresse de l'auteur : B. SIGÉ, laboratoire de Paléontologie, Université des Sciences, place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier.

A ne considérer que les restes crâniens et les éléments de la denture supérieure, la forme d'Escamps est à déterminer comme *Stehlinia*. Si l'on ne disposait que des rangées dentaires inférieures, l'espèce serait attribuée au genre *Paleuonycteris*. Et les humérus trouvés seuls seraient à rapporter à la forme décrite par Revilliod sous la rubrique des Chiroptères *incertae sedis* (Humérus a et b).

AVERTISSEMENT. La nomenclature utilisée ici pour la description des dents reprend celle exposée par Van Valen (1966, p. 7-8) pour la denture jugale tribosphénique. Le matériel figuré appartient aux collections de l'Université de Montpellier. L'échelle accompagnant les dessins correspond à 1 mm.

HISTORIQUE

1. — *Stehlinia* REVILLIOD, 1919.

Ce genre a été décrit sous ce nom en 1919 et par le même auteur en 1922 sous le synonyme junior de *Nycterobius*, en remplacement duquel Simpson (1945) a proposé le nom de *Revilliodia* (cf. Handley 1955; Sigé 1968, p. 120, note 16). Ce taxon correspond à un unique spécimen de crâne (QP 602, Naturhistorisches Museum de Bâle), provenant de Ste-Néboule, localité du Quercy mentionnée à quelques reprises dans la littérature (1). Dans les travaux ultérieurs, aucune autre pièce ne fut attribuée à ce genre, qui resta monospécifique. Des spécimens de crâne référables à *Stehlinia* se trouvent cependant dans diverses anciennes collections du Quercy :

- Londres (B.M.N.H.) : M 7524;
- Paris (M.N.H.N.) :
 - QU 8607;
 - Avant-crâne sans numéro, *Stehlinia* de grandes dimensions;
- Montauban (M.H.N.M.) : Mn Ch 7.

Dans la méconnaissance de la denture inférieure et du squelette post-crânien, Revilliod (*o.c.*, p. 136) considérait *Stehlinia* comme un représentant primitif des Vespertilioninés. Il évoquait cependant, mais pour l'écartier sur un argument conjectural (son interprétation des alvéoles dentaires du spécimen-type) la possibilité d'affinités entre *Stehlinia* et les Kérvoulinés. Les documents complémentaires souhaités par Revilliod restant méconnus, sa conception était reconduite sans critique par tous les auteurs ultérieurs.

(1) Les investigations sur le terrain ont récemment permis de retrouver et d'exploiter le gisement cité par les auteurs sous les noms de « Ste-Néboule Savin » ou encore « Ste Néboule de Béduer ». La faune semble contemporaine de celle d'Escamps.

2. — *Paleunycteris* REVILLIOD, 1922.

Ce genre et ses quatre espèces furent créés par Revilliod (1922, p. 144) pour quatre (et non « six » in Russell et Sigé 1970, p. 164) spécimens de rangées dentaires inférieures. Des espèces nommées, deux (et non « une seule » in Hartenberger 1970, p. 890) proviennent uniquement des phosphorites : *P. quercyi* (espèce-type du genre) et *P. minor*. Les autres (*P. rueti-meyeri* et *P. pusilla*) sont décrites d'Egerkingen, et appartiennent donc à une faune plus ancienne, d'âge bartonien inférieur (*vide* Franzen 1968; Hartenberger *o.c.*).

Ultérieurement, un fragment de rangée inférieure fut attribué à ce genre *Paleunycteris* par Miguet (1967, p. 111).

En l'absence d'un matériel plus fourni, et surtout privé de collections homogènes de provenance ponctuelle, Revilliod n'a pu associer au type de mandibules de *Paleunycteris* aucun élément crânien, ni aucun élément de denture supérieure. Il s'interrogea (*o.c.*, p. 146) sur les affinités systématiques de cette forme, évoqua, mais sans le retenir, un rapprochement avec *Natalus* et avec *Kerivoula*, et considéra plutôt *Paleunycteris* comme représentant un phylum voisin des phyllostomatins du groupe de *Vampyrum*. Cette conception, dont fait état Dechaseaux (1958, p. 934), n'est pas suivie par Simpson (1945, p. 61) ni Russell et Sigé (1970, p. 170), ni Koopman and Knox Jones (1970, p. 28), qui ont conservé à *Paleunycteris* un statut de chiroptère *incertae sedis*.

3. — **Humérus.**

A la fin de sa monographie, Revilliod a décrit comme Chiroptères *incertae sedis* deux humérus (A et B) que leurs caractères ne permettaient pas de ranger dans les grands groupes représentés dans les phosphorites (hipposidéridés, rhinolophidés, emballonuridés, molossidés), ni parmi les phyllostomatidés. Dans sa reconstitution des épiphyses distales endommagées, Revilliod a accentué plutôt que relativisé les différences mineures existant entre les deux spécimens, mais il les rapprochait tous deux du type morphologique présenté par les vespertilionidés, et rejoignait ainsi une hypothèse émise (mais non retenue) par Schlosser à propos d'un humérus comparable (1887, Pl. 1, fig. 56, 59). Revilliod s'est cependant abstenu de se prononcer définitivement sur l'appartenance familiale de ces fossiles, et de les désigner génériquement. Par un mélange remarquable d'intuition et de déduction, il soupçonnait en effet que le plus gracile de ses deux exemplaires devait correspondre à l'un ou l'autre des deux types de denture par lui désignés sous les noms de *Nycterobius* (= *Stehlinia*) et *Paleunycteris*. Et l'on voit ici que ces deux types n'en font qu'un.

CARACTÈRES ANATOMIQUES DU GENRE

Les matériel réuni, provenant d'Escamps et d'autres localités, va permettre d'indiquer ici les caractères des éléments les plus couramment rencontrés et les plus utiles à la systématique (denture inférieure et supérieure, crâne, humérus).

1. — Crâne.

Le spécimen le mieux conservé reste celui décrit par Revilliod pour *Stehlinia gracilis*. C'est donc à la description donnée par cet auteur (1922, p. 133-34, pl. 4, fig. 1-6) qu'il conviendra de se référer. Les particularités anatomiques les plus notables, confirmées ou précisées par les nouveaux spécimens, sont les suivantes :

- région faciale allongée, gracile, d'aspect général légèrement aplati;
- prémaxillaires complets, soudés aux maxillaires et réunis entre eux dans le plan sagittal;
- toit du crâne facial très bas par rapport à celui de la boîte crânienne; les deux régions nettement séparées en vue latérale par une rupture de pente;
- boîte crânienne renflée, sub-globuleuse;
- crête lambdoïde nette;
- crête sagittale continûment, mais légèrement marquée, depuis la crête lamboïde jusqu'à sa séparation (pratiquement au niveau de la constriction inter-orbitaire) en deux crêtes sus-orbitaires légères;
- supra-occipital vertical, faiblement bombé;
- région nasale creusée d'une dépression longitudinale médiane, elle-même limitée par deux convexités allongées des os nasaux, inégalement marquées suivant les individus, et confluant vers l'avant; de part et d'autre de ces reliefs se marquent encore deux dépressions longitudinales;
- échancrure nasale moyennement profonde, en V;
- canal infra-orbitaire long, s'ouvrant antérieurement un peu en avant de P4 (à cette ouverture correspond en vue supérieure, comme chez *Myotis*, une échancrure du bord du rostre);
- l'os mastoïde participe à la constitution de la paroi latérale du crâne entre le processus post-tympanique et le processus paroccipital;
- base du crâne semblable à celle des vespertilionidés récents;
- palais osseux allongé, échancré en U à l'avant jusqu'au niveau de la canine, dépassant nettement vers l'arrière le niveau des M³, et marqué d'une double échancrure de part et d'autre d'une petite pointe médiane.

2. — Denture supérieure (Fig. 1).

La formule de la rangée supérieure est 2 I, 1 C, 3 P, 3 M. Sur le spécimen-type QP 602, les seules dents conservées sont P⁴-M³. En avant s'ouvrent les alvéoles des autres dents; celui de la première incisive manque. L'interprétation adoptée par Revilliod pour les prémolaires, à l'aide des alvéoles, est erronée. En effet, et contrairement à « la règle chez les Vespertilionidés actuels », la prémolaire la plus réduite n'est pas ici la P3, mais la P2.

Incisives. — (I²-I³). Séparées de la canine par un long diastème, elles constituent chacune une petite pointe unique, comique, élancée, pourvue d'un rebord cingulaire postérieur.

Canine. — Le croc, de morphologie simple, forme un fût pyramidal, très faiblement courbé vers l'arrière; sa face antérieure porte une cannelure verticale délimitée par deux crêtes. Une crête légère sépare la face labiale antérieure étroite, de section convexe, de la face labiale postérieure, faiblement déprimée. La crête postérieure, la plus marquée, sépare cette face de la face linguale, large, sub-plane ou légèrement concave. Le bourrelet, peu accusé, interrompu dans la région labiale-antérieure et mieux marqué sur les bords antérieur et labial-postérieur, se développe dans un plan sub-horizontale, et ne porte aucune saillie marquée.

P². — Cette petite dent monoradiculée forme une pointe de section grossièrement triangulaire, dont le sommet se projette sur l'avant de la couronne. Un fin bourrelet ceinture la dent, mieux développé du côté labial.

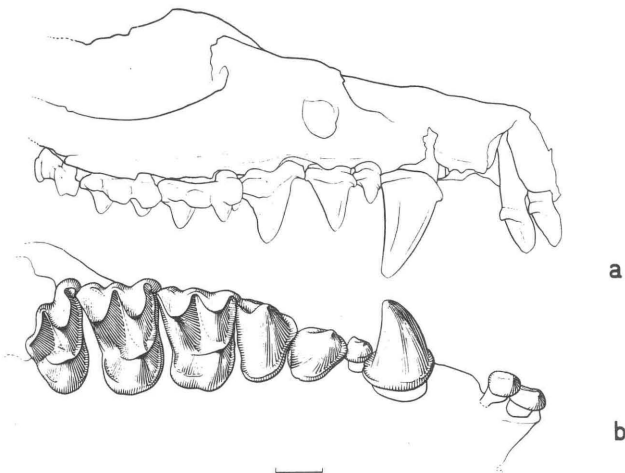


FIG. 1. — *Stehlinia minor* (REVILLIOD, 1922); Escamps A, ECA 19, rangée dentaire supérieure dr. I²-M³. a : vue labiale; b : vue occlusale. x 6.

P³. — La morphologie de P³ explicite les tendances de P². Mais ici, la dent compte au moins deux racines labiales, et quelquefois, d'une façon qui semble liée à la variation individuelle, une troisième racine, linguale, pratiquement contiguë à la racine labiale postérieure. La cuspside principale s'élève en une pointe pyramidale de section triangulaire, dont le sommet se projette sur l'avant de la dent. Cette cuspside comporte une face antéro-linguale convexe et des faces labiale et postéro-linguale sub-planes; les crêtes postérieures sont plus vivement marquées que l'antérieure. La région postéro-linguale de la couronne développe un lobe assez important. Un cingulum léger, continu, ceinture la dent sans former de saillies.

La description donnée par Revilliod (*o.c.*, p. 134-5) pour la rangée P⁴-M³ peut être précisée de la façon suivante :

P⁴. — En vue occlusale, cette dent montre un contour quasi trapézoïdal à grand axe transversal. La pointe principale, de section triangulaire, occupe une situation plus médiane que sur P³, et possède des faces antérieure et postérieure sub-planes, une face labiale de section convexe à l'avant et légèrement concave à l'arrière. Les crêtes linguale et postéro-labiale sont vives, la dernière marquée d'une indentation, la crête antéro-labiale est atténuée. Le talon postéro-lingual se trouve plus réduit que sur P³. Le cingulum, continu, élevé du côté labial où il présente en vue latérale une forte déclivité, forme à l'avant un rebord net. Ses angles antéro-labial et postéro-lingual sont arrondis, sans saillies; l'angle antéro-lingual apparaît légèrement relevé.

M¹-M². — Les proportions des deux molaires antérieures diffèrent sensiblement : la M² est plus large, la M¹ plus longue, le massif du paracône relativement réduit, et la région de l'hypocône plus développée sur cette dernière.

Les deux molaires présentent des crêtes légères (lophes) à la base linguale des paracône et métacône : Le paralophe tend à rejoindre la préprotocrista, sans y former un paraconule. Le métalophe s'atténue avant de rejoindre la postprotocrista; de la sorte, la profossa s'ouvre partiellement vers l'arrière. La préprotocrista rejoint le parastyle en formant un rebord sur le flanc antérieur. L'extrémité de la brève postprotocrista correspond à un renflement rudimentaire (2), mieux accentué sur la M¹ par une échancrure du bord lingual et une dépression médiane du flanc lingual du protocône. Un cingulum longe le bord antéro-lingual et s'interrompt à l'aplomb lingual du protocône, pour reprendre ensuite jusqu'au métastyle.

M³. — La dernière molaire est modérément réduite : la crête antérieure du paracône est plus longue, et les crêtes du mésostyle aussi longues que sur M². Mais la crête postérieure du métacône manque. La préprotocrista forme un rebord antérieur jusqu'au parastyle, celui-ci plus développé que sur M¹-M². Un paralophe tend à joindre la base interne du paracône à la

(2) Ce renflement n'est en rien identifiable à la cuspside qui se différencie chez certains chiroptères (molossidés par exemple) à partir du cingulum, et à laquelle on peut réserver le nom d'hypocône.

préprotocrista; la postprotocrista atteint la base interne du métacône. La partie linguale de la dent porte un précingulum et un très léger postcingulum.

Pour l'os dentaire et la rangée inférieure, Revilliod (*o.c.*, p. 145-9) dans sa description du genre *Paleunycteris*, ne disposait que d'un matériel restreint et incomplet. L'information qu'il apporte sur la région médiane de la mandibule et sur la rangée C-M₃ reste cependant parfaitement utilisable. Le nouveau matériel permet d'apporter de nombreux compléments et précisions.

3. — Dentaire.

La branche horizontale est relativement longue et gracile, son bord inférieur apparaît sub-rectiligne dans sa plus grande longueur (depuis le niveau du foramen mentonnier jusqu'à celui de l'alvéole postérieure de M₃). La région symphysaire est longue, très inclinée, donnant lieu en arrière à une petite apophyse mentonnière. Le foramen mentonnier principal s'ouvre plus ou moins en arrière de l'alvéole de la canine; un orifice plus petit s'observe au-dessous de l'alvéole de I₁.

La branche montante comporte un bord inférieur fortement redressé par rapport à celui de la branche horizontale. Le processus coronoïde élevé (sa hauteur totale atteint pratiquement la longueur P₄-M₃), se projette dans un plan légèrement externe par rapport à la rangée dentaire. Sa crête antérieure est verticale; sa crête postérieure, fortement oblique vers l'arrière, présente ou non suivant les espèces une légère éminence médiane. La fosse massétérique, profonde, essentiellement développée à la partie inférieure du processus coronoïde, est limitée antérieurement par un bord mince, acéré, caractéristique. Le condyle apparaît totalement déporté vers l'intérieur par rapport au plan du processus coronoïde; relativement étroit et peu épais, il s'incline légèrement vers l'intérieur. Le processus angulaire, allongé, gracile, légèrement courbé vers l'extérieur, arrondi et épaissi à son extrémité, se trouve en position assez haute: son bord inférieur se situe au niveau du plan alvéolaire de la mandibule. La face interne de l'apophyse coronoïde ne porte à sa partie supérieure qu'une très légère dépression pour l'insertion du muscle temporal. La crête du col du condyle semble inégalement marquée suivant les espèces. Le foramen dentaire s'ouvre à mi-longueur de la branche montante, au niveau du plan alvéolaire, et se prolonge vers l'arrière par une brève gouttière.

4. — Denture inférieure (Fig. 2).

La formule de la rangée inférieure est 3 I, 1 C, 3 P, 3 M.

Incisives. — Ces dents sont très semblables à celles des Vespertilionidés actuels, leur taille croissante de I₁ à I₃. Leur couronne, de forme générale

allongée, porte trois pointes séparées par deux échancrures en V s'ouvrant vers l'arrière, la pointe médiane étant la plus forte. En arrière de cet élément, se trouve un petit rebord lingual.

Canine. — Relativement peu développée, elle constitue une pointe pyramidale de section triangulaire, présentant une face antéro-labiale bombée, des faces linguale et postérieure sub-planes, séparées par trois crêtes marquées. Le cingulum externe, très ascendant vers l'avant de chaque côté, est faible ou même effacé à l'extérieur, plus développé du côté interne où il s'élargit vers l'avant. La canine comporte en arrière du croc un talon court, arrondi, dont le bord se relève plus ou moins.

P₂. — Cette petite prémolaire, monoradiculée, présente en vue supérieure un contour sub-ovale assez variable. Elle porte une petite pointe pyramidale triangulaire se projetant légèrement en avant, pourvue de crêtes linguales antérieure et postérieure assez marquées, et d'une crête labiale atténuée. Un rebord ceinture la dent, plus large du côté interne, et pouvant porter de petites saillies aux angles antéro-lingual et postéro-labial.

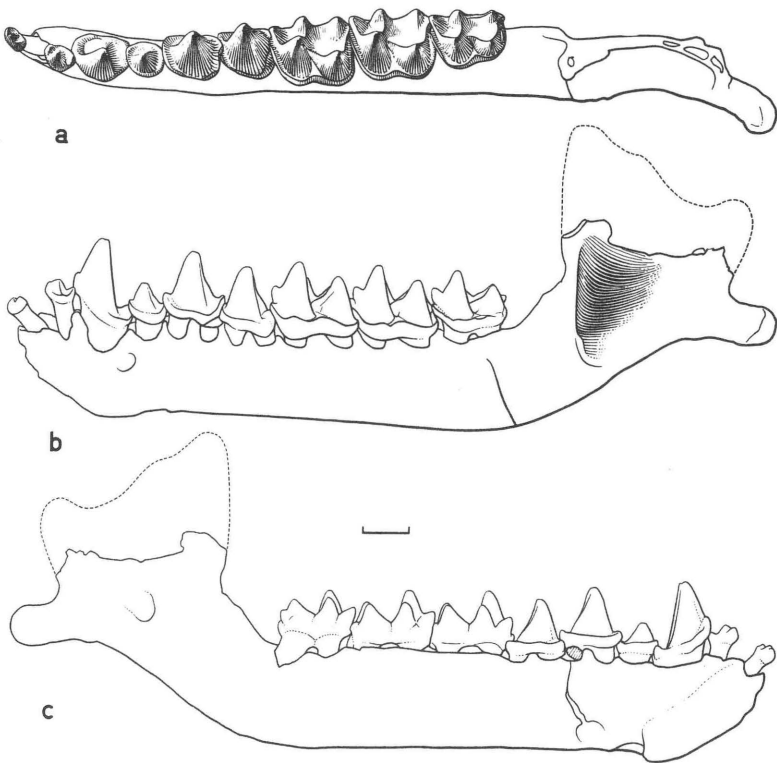


FIG. 2. — *Stehlinia minor* (REVILLIOD, 1922); Escamps A, ECA 20, hémimandibule g. portant I₁, I₃-M₃. a : vue occlusale; b : vue labiale; c : vue linguale. x 6.

P₃ et P₄. — Les prémolaires postérieures présentent une morphologie semblable. Toutes deux sont biradiculées, leurs deux racines disposées suivant la direction longitudinale. La P₄, plus large à l'arrière que P₃, apparaît en général légèrement plus courte et moins haute. Elles montrent en vue occlusale en contour trapézoïdal, un bord interne droit, un bord externe faiblement oblique vers le dehors et l'arrière. La cuspide pyramidale, de section triangulaire, comporte une face antéro-labiale légèrement bombée, une face linguale sub-plane et une face postérieure déprimée. Les crêtes linguales antérieure et postérieure sont vives, la crête labiale souvent atténuée, quelquefois vive également. Le cingulum, continu, peut porter deux petites saillies dans les régions des angles antéro- et postéro-lingual.

M₁, M₂, M₃. — Les molaires sont nyctalodontes (cf. Menu et Sigé, 1971). Leurs cuspides, relativement élevées, y compris celles du talonide (hypoconide et entoconide), ont un aspect bulbeux plus ou moins marqué suivant les espèces, mais assez caractéristique. Le protoconide et le métaconide apparaissent plus rapprochés sur M₁ que sur M₂. Le talonide, long relativement au trigonide, atteint une largeur assez importante, dépassant nettement celle du trigonide chez certaines espèces. Le cingulum externe fort, élevé, porte fréquemment de petits ressauts et crénelures au niveau de la base du protoconide ou de la vallée médiane. Sur M₃, les sommets des protoconide et métaconide sont plus éloignés encore que sur M₂, mais les dimensions générales de la dent sont plus faibles, et le talonide transversalement réduit par rapport au trigonide.

5. — **Humérus** (Fig. 3-5).

Stehlinia possède une morphologie humérale bien caractéristique. Le corps, de section cylindrique, subrectiligne en vue latérale, montre en vue frontale une ample courbure concave vers le dehors.

A l'extrémité proximale, la tête, de forme semi-ovoïde à grand axe horizontal, fait saillie sur la diaphyse, mais sans col différencié. Le tuberculum minus excède faiblement la hauteur de la tête. Il est transversalement étroit, et forme une crête bien définie, rejoignant vers l'extérieur le sommet de la crête deltoïdienne, et rejoignant vers le bas la diaphyse en formant un bord régulièrement oblique. La face externe de ce tuberculum forme une large surface faiblement convexe. Le tuberculum majus, plus rapproché du plan transversal de l'humérus, s'élève nettement au-dessus de la tête. Il est comprimé dans un plan antéro-postérieur, et porte à son sommet et sur la face postérieure deux fossettes d'insertion pour les muscles sus-épineux et sous-épineux, la fossette inférieure légèrement décalée vers l'intérieur par rapport à la supérieure, et mieux définie que cette dernière. La face antérieure du tuberculum majus est lisse et bombée (cette partie vient dans l'extension en contact avec une facette particulière de la scapula, assurant ainsi la double articulation scapulo-humérale rencontrée chez de nombreux chiroptères). La crête deltoïdienne n'a pas une extension transversale très importante. Sa face antérieure forme une gouttière pour le tendon

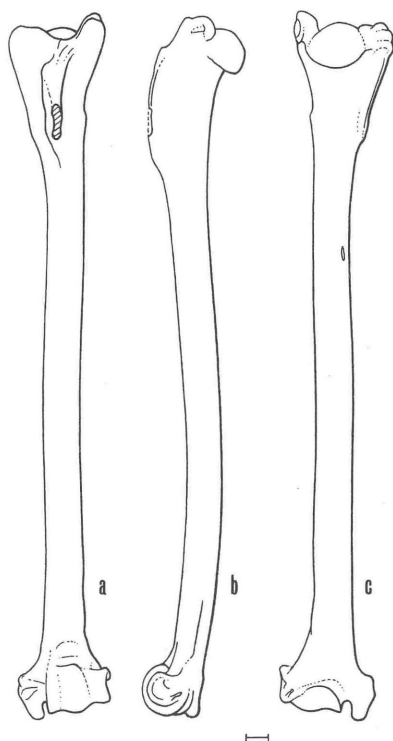


FIG. 3. — *Stehlinia minor* (REVILLIOD, 1922); Escamps A, ECA 32, humérus g.
a : profil en vue externe; b : profil en vue postérieure; c : profil en vue interne.
x 3.

du biceps; son bord externe est élargi par le développement d'une bordure qui limite extérieurement cette gouttière.

L'épiphyse distale est rendue bien particulière par les proportions et les formes de ses éléments. La trochlée, large, peu profonde, se trouve dans le prolongement de l'axe diaphysaire. Le condyle est large et peu saillant, mais ne constitue en aucune façon un relief sphérique comme c'est généralement le cas chez les rhinolophoidés ou phyllostomatidés. Sa ligne de crête se situe dans un plan légèrement oblique incliné du haut et l'avant vers le bas et l'arrière sur l'axe diaphysaire. Le versant postérieur du condyle est prolongé par un épicondyle cylindrique saillant vers l'arrière, et détermine avec celui-ci une gorge postérieure évasée, qui ne se prolonge pas sur la face interne de la palette. La face postérieure porte une fossette profonde et arrondie pour l'insertion des muscles épicondyliens. Vers l'avant, la trochlée est limitée par une paroi plane, verticale. La région épitrochléenne est modérément développée, et présente sur son bord antéro-externe une petite fossette d'insertion pour les muscles épitrochléens. L'épitrochlée porte un processus styloïde relativement court, dépassant à peine l'ensemble de la

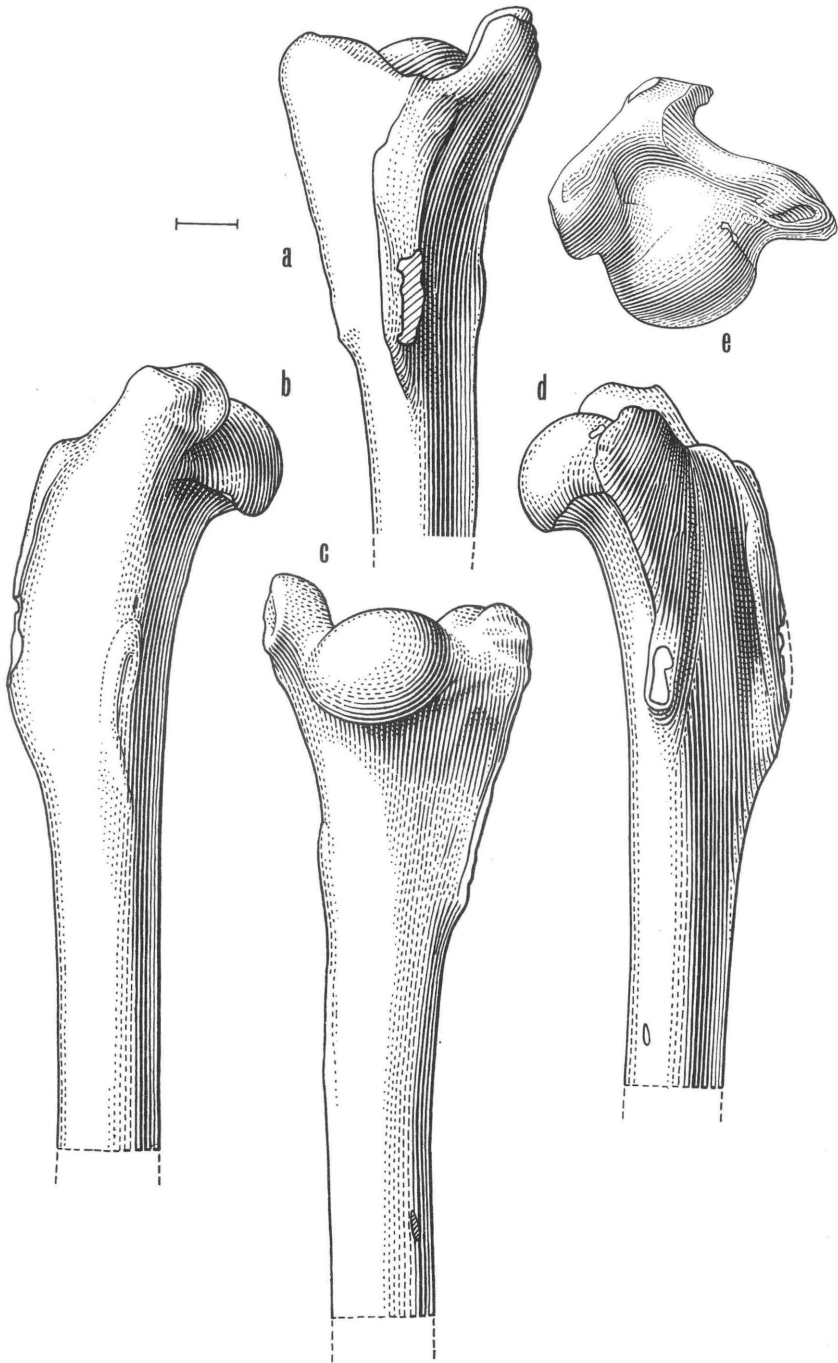


FIG. 4. — *Stehlinia minor* (REVILLIOD, 1922); Escamps A, ECA 32, humérus g.,
 épiphyse proximale. a : vue externe; b : vue postérieure; c : vue interne; d :
 vue antérieure; e : vue proximale. x 7,5.

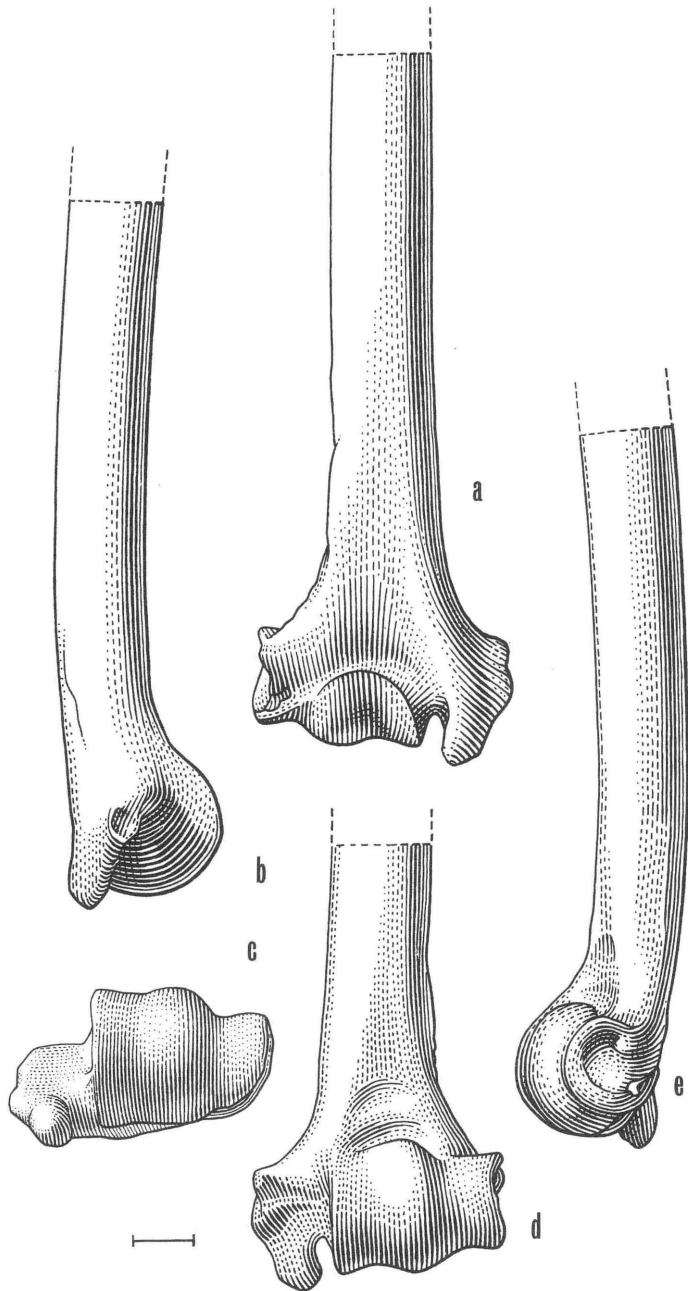


FIG. 5. — *Stehlinia minor* (REVILLIOD, 1922); Escamps A, ECA 32, humérus g.,
épiphyse distale. a : vue interne; b : vue antérieure; c : vue distale; d : vue
externe; e : vue postérieure. x 7,5.

palette vers le bas, légèrement courbé vers l'arrière, et séparé de la trochlée par une brève échancrure. La fossette condylienne est marquée, mais peu profonde.

AFFINITES DE STEHLINIA

Ce que l'on sait actuellement des paléochiroptérygoïdés, chiroptères archaïques du Paléogène ancien d'Europe et d'Amérique du Nord (Russell et Sigé 1970, p. 168-170; Jepsen 1970) permet de reconnaître chez les chauves-souris des caractères anatomiques primitifs et des caractères anatomiques évolués.

Le genre *Stehlinia*, ainsi qu'on peut le constater d'après sa description, possède un ensemble de caractères primitifs et de caractères évolués. On peut citer parmi les premiers :

- la longueur du crâne facial et du canal infra-orbitaire;
- la présence de prémaxillaires bien conservés, soudés aux maxillaires et soudés entre eux;
- la longueur de la branche horizontale de la mandibule;
- la position très antérieure du foramen mentonnier;
- la formule dentaire complète (3);
- le type insectivore de la denture, à molaires tribosphéniques;
- la biradiculie de P_3 et la triradiculie vestigiale de P^3 ;
- les plus faibles dimensions de P_2 et P^2 dans la rangée prémolaire;
- l'absence d'hypocône et la faiblesse du talon postéro-interne sur les molaires supérieures;
- la présence de petits lobes;
- la modique réduction de M^3 ;
- les proportions importantes (longueur et largeur) du talonide des molaires inférieures, et l'élévation faiblement moindre de leurs cuspides par rapport à celles du trigonide;
- la nyctalodontie;
- le développement prononcé du bourrelet labial des molaires inférieures.

A côté de ces caractères, *Stehlinia* présente des traits évolués, notamment en ce qui concerne le squelette post-crânien, mais également au niveau de la denture :

- les dernières prémolaires P^4 et P_4 ont une structure simple, non molariforme;
- les dimensions de P_3 égalent ou dépassent légèrement celles de P_4 ;
- sur les molaires supérieures, la postprotocrista s'interrompt précocement.

(3) La formule dentaire complète dans l'ordre des Chiroptera est $2/3$ I, $1/1$ C, $3/3$ P, $3/3$ M. La présence de trois incisives supérieures chez certains paléochiroptérygoïdés reste douteuse (cf. Russell et Sigé *o.c.*).

cement sans rejoindre le postcingulum ni la base linguale du métacône (sauf sur M³);

— l'épiphyse proximale de l'humérus possède des tubérosités élevées par rapport à la tête; la double articulation scapulo-humérale est réalisée;

— sur l'épiphyse distale, l'épitrochlée est courte, la trochlée développée, et le condyle relativement étroit et légèrement oblique; l'articulation du coude est évoluée par perte de la sphéricité du capitellum et de la faculté de rotation du radius sur l'axe huméral (cf. Sigé 1971, p. 5 note 1).

Stehlinia paraît assez proche des paléochiroptérygoïdés par le nombre et l'importance de ses structures primitives, mais s'en distingue très nettement par des traits comme la morphologie non molariforme des prémolaires postérieures, ou par l'anatomie manifestement évoluée du membre antérieur.

En fait, parmi les grands groupes de microchiroptères, les vespertilionoïdés sont ceux dont les caractères généraux, soit primitifs, soit évolués, rappellent le plus ceux qui viennent d'être mentionnés pour *Stehlinia*, et il n'y a aucune difficulté à attribuer ce genre à cette super-famille ainsi qu'il est admis depuis Revilliod (*o.c.*). *Stehlinia*, signalé dès le niveau d'Egerkingen (partie inférieure de l'Eocène supérieur) représente le plus ancien vespertilionoïdé décrit à ce jour.

Cependant, la super-famille des Vespertilionoidea est très vaste, et il est possible de rechercher au sein de ses représentants récents ceux qui montrent le plus d'affinités avec le genre étudié ici. Les molossidés peuvent être écartés rapidement : leurs caractères dentaires et squelettiques, très évolués, les différencient nettement; en outre ils sont connus avec certitude dans certains gisements du Quercy qui ont livré des restes de *Stehlinia*. Parmi les vespertilionidés, les vespertilioninés, les plus variés génériquement, ne possèdent pas des traits de la denture aussi primitifs que ceux enregistrés chez *Stehlinia* : la rangée prémoilaire est fréquemment plus réduite chez eux, et les prémolaires sont monoradiculées à l'exception de P⁴ et P₄. Les groupes qui restent, de rang familial et sous-familial, sont les suivants : natalidés (1-4), furiptéridés (2-2), thyroptéridés (1-2), myzopodidés (1-1), mystacinidés (1-1), minioptérinés (1-6), kévroulinés (1-22), nyctophilinés (5-13), tomo-péatinés (1-1). La plupart de ces groupes, faiblement diversifiés (4), ont une localisation géographique restreinte, et se singularisent par l'acquisition de caractères spécialisés, notamment des ceintures et des membres. Certains présentent en outre une réduction des prémaxillaires et de la formule dentaire, avec diminution du nombre d'incisives, de prémolaires, voire régression des canines, ou des arrière-molaires. Les deux ensembles qui offrent le maximum de caractères généralisés du crâne et de la denture, et un minimum de caractères spécialisés du squelette post-crânien, sont les kévroulinés et les natalidés. Les premiers sont africains, indiens et malais, les seconds occupent l'Amérique Centrale, la région caraïbe, et la partie NE de l'Amérique du Sud.

(4) Les chiffres donnés pour chaque groupe correspondent, dans l'ordre, au nombre de genres et d'espèces qu'ils contiennent, d'après une classification récente, comme celle de Koopman et Knox Jones (1970).

L'examen de différentes espèces de *Kerivoula* (*Phoniscus* inclus) permet de constater que ce genre possède presque tous les caractères primitifs et évolués mentionnés précédemment pour *Stehlinia*. Les différences les plus nettes sont les suivantes :

- *Kerivoula* est nettement myotodonte;
- chez *Kerivoula*, P³ a ses proportions diminuées par rapport à P², et paraît plus fréquemment monoradiculée que biradiculée;
- semblablement, la P₃ chez *Kerivoula* montre une biradiculie inconstante, vestigiale;
- la P⁴ présente en vue occlusale un contour légèrement plus modelé chez le genre actuel;
- la crête sagittale du crâne, déjà faible chez *Stehlinia*, est pratiquement effacée chez *Kerivoula*; la crête lambdaïde est également moins prononcée.

Ces faits ne sauraient dissimuler la grande ressemblance qui ressort de la comparaison directe des deux genres, relative au crâne et à la mandibule, à la denture et sa morphologie, ainsi qu'à l'humérus et ses caractéristiques morpho-fonctionnelles. Cette ressemblance, d'ailleurs perçue par Revilliod (cf. Historique), implique la notion d'une très étroite parenté, c'est-à-dire pratiquement celle d'une filiation directe. Ce fait ne doit pas surprendre : comme les actuels hipposidérédés, rhinolophidés, mégadermatidés, molossidés, emballonuridés, tous chiroptères essentiellement tropicaux, les *Kerivoula* ont des représentants ancestraux dans la faune paléogène d'Europe. Dans la faune actuelle, les *Kerivoula* constituent la descendance pratiquement inchangée du groupe souche des vespertilionidés. Les plus nettes modifications réalisées dans leur évolution résident dans l'acquisition de la myotodontie (phénomène survenu dans de nombreuses lignées de microchiroptères, cf. Menu et Sigé 1971), dans la diminution de P³ et du nombre de racines des prémolaires médianes, dans l'atténuation plus marquée des crêtes crâniennes. Et ce sont là les seuls éléments morphologiques justifiant une distinction générique entre la forme paléogène et la forme récente. Il est pourtant à rappeler que le genre *Stehlinia* apparaît lui-même très proche des paléochiroptérygoïdés ancestraux, et ne s'en écarte nettement que par la possession de dispositions évoluées du membre antérieur.

Les *Natalus* néotropicaux actuels ont été souvent comparés aux *Kerivoula* paléotropicaux, mais la ressemblance des deux groupes a été estimée superficielle (Miller 1907, p. 233). Cependant, ces chiroptères montrent une grande similitude de leurs caractères primitifs crâniens et dentaires, et le membre antérieur apparaît également évolué chez les uns et les autres. Les *Natalus* sont même plus conservateurs que les *Kerivoula* en ce qui concerne le crâne et les dents : leurs prémaxillaires sont plus complets, la P³ ne présente pas de réduction de taille et peut conserver trois racines, la P⁴ garde un contour simple, la P₃ est généralement biradiculée, et les molaires inférieures sont restées nyctalodontes. Par contre, des caractères acquis séparément par les *Natalus* se manifestent dans la plus grande longueur des membres postérieurs, et surtout dans la coalescence presque complète de la rangée lombaire. Ce dernier trait spécialisé, résultat d'une évolution géographiquement isolée, permet de discerner l'individualité du groupe,

mais ne doit pas empêcher de reconnaître ses affinités avec les formes qui présentent le même mélange de caractères généralisés et de caractères évolués : ces affinités se situent très clairement vers les *Kerivoula* d'une part, et les *Stehlinia* d'autre part. Ces derniers semblent donc pouvoir être considérés comme les formes ancestrales directes de deux groupes « frères » géographiquement séparés, les actuels natalidés et kérivoulinés.

Les ressemblances les plus frappantes entre les *Stehlinia* paléogènes et les deux groupes récents s'expriment le plus nettement dans :

- la structure, les proportions, et le profil du crâne au museau long et bas, à prémaxillaires complets, à boîte crânienne globuleuse sans crêtes prononcées;
- la denture à cachet primitif par la conservation de prémolaires relativement fortes, à système radulaire plus complexe que celui de la majorité des vespertilionoïdés;
- le membre antérieur de type évolué, mais où le coude reste encore primitif par rapport à celui de formes comme *Myotis*, par l'importance conservée de l'épitrôchlée et la réduction relativement faible du condyle.

Les *Kerivoula* et les *Natalus* témoignent d'une certaine évolution indépendante, les premiers par un moindre conservatisme de la denture, les seconds par une certaine spécialisation du squelette post-crânien. D'après l'évidence biogéographique d'une part, et les informations paléogéographiques d'autre part, la séparation des deux rameaux doit être mise en relation avec la fragmentation de l'aire de répartition unique des *Stehlinia* ancestraux. Ceux-ci, représentés par deux espèces à Egerkingen, sont donc diversifiés dès le Bartonien inférieur, et leur différenciation pourrait être un événement plus ancien que l'Eocène moyen. L'aire de répartition des *Stehlinia*, dès ce moment, comprenait vraisemblablement les domaines continentaux de part et d'autre de l'Atlantique-Nord, alors en cours de formation et relativement peu étendu (cf. Funnell and Smith 1968). Ce fait s'apparenterait à l'importante communauté faunistique euraméricaine de l'Eocène inférieur (cf. Simpson 1965; Russell 1968; Hartenberger 1970). Il est vrai que *Stehlinia* n'est pas connu en Amérique du Nord. Mais *Oligomyotis* de l'Oligocène moyen (Orellan) du Colorado (Galbreath 1962) pourrait bien être un représentant du groupe, et demande à être reconsidéré dans cette hypothèse.

L'étendue marine en expansion a pu fonctionner comme une barrière plus tardivement pour les chiroptères que pour les autres mammifères. Dans ces conditions, il est difficile de situer le moment où l'aire primitive, transatlantique, de *Stehlinia*, se serait définitivement scindée, mais ce moment pourrait être relativement précoce dans le Paléogène. Ultérieurement, de part et d'autre de l'Atlantique, les deux aires se sont encore modifiées, de telle façon que les descendants des *Stehlinia* se sont maintenus dans les conditions du climat tropical.

SYSTEMATIQUE

Une première conséquence des comparaisons développées plus haut consistera à attribuer provisoirement *Stehlinia* au groupe généralisé représenté dans la nature actuelle par *Kerivoula*. Un statut familial distinct peut être conservé aux *Natalus*, en raison de leurs caractères spécialisés. Deux autres familles, les furiptéridés et les thyroptéridés, semblent d'ailleurs évoluées à partir de natalidés ancestraux.

Les informations paléontologiques prochaines permettront probablement d'acquérir une idée correcte de l'ordre réel des grandes dichotomies réalisées dans l'évolution des vespertilionoïdés. Ainsi, il est probable que les molossidés se sont différenciés très précocement de la souche commune, sinon séparément à partir du tronc paléochiroptérygoïdé. D'autre part, l'ensemble des vespertilionidés, lui-même souche de rameaux annexes, et dont *Myotis* peut représenter un type généralisé, s'est détaché des *Stehlinia* à un stade paléogène. Ce schéma d'ensemble, le plus vraisemblable à l'heure actuelle, diffère de l'interprétation phylogénique récente proposée par Slaughter (1970, fig. 5, 14). Il exprime clairement la nécessité de considérer les *Kerivoula* comme ne faisant pas partie des vespertilionidés, et d'élever provisoirement leur groupe au rang familial.

Ordre CHIROPTERA BLUMENBACH, 1779
Sous-ordre MICROCHIROPTERA DOBSON, 1875
Super-famille VESPERTILIONOIDEA WEBER, 1928
Famille KERIVOULIDAE (MILLER, 1907)
Genre STEHLINIA REVILLIOD, 1919

Syn. *Nycterobius* REVILLIOD, 1922
Paleunycteris REVILLIOD, 1922
Revilliodia SIMPSON, 1945.

ESPÈCE-TYPE : *Stehlinia gracilis* REVILLIOD, 1919, des phosphorites du Quercy (Ste-Néboule), type : crâne (NHMB) QP 602 (fig. 47; pl. 4, fig. 1-6 in Revilliod 1922).

DIAGNOSE : vespertilionoïdé à caractères crâniens et dentaires généralisés : prémaxillaires complets, formule dentaire 2/3 1/1 3/3 3/3; P³ biradiculée ou triradiculée; P₃ biradiculée, aussi grande que P₄; P⁴ et P₄ simples, non molariformes; molaires supérieures sans hypocône; molaires inférieures nyctalodontes, à grand, large, et haut talonide; double articulation scapulo-humérale; coude évolué, à condyle étroit, non sphérique.

Autres espèces décrites :

Stehlinia minor (REVILLIOD, 1922), Quercy;
Stehlinia quercyi (REVILLIOD, 1922), Quercy;

Stehlinia ruetimeyeri (REVILLIOD, 1922), Egerkingen;
Stehlinia pusilla (REVILLIOD, 1922), Egerkingen;
Stehlinia cf. *quercyi* (REVILLIOD) in Miguet 1967, Quercy.

La systématique spécifique du genre *Stehlinia* sera l'objet d'une révision séparée.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : Eocène supérieur, et Oligocène.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Europe occidentale.

En plus des gisements du Quercy et d'Egerkingen, d'où il est décrit classiquement, le genre *Stehlinia* figure dans les collections de chiroptères du Naturhistorisches Museum de Bâle provenant des localités suisses du Mormont (Eocène supérieur) et de Gösgen-Canal (Oligocène inférieur). Il est représenté par une ou deux espèces dans la plupart des localités oligocènes récemment exploitées dans le Quercy, jusqu'aux plus récentes, dans l'Oligocène supérieur (de Bonis *et al. o.c.*). *Stehlinia* a également pu être identifié parmi des fossiles provenant des dépôts de remplissage de Chamblon (Suisse) (5), dans des récoltes provenant de Fons 1 et 4 (Bartonien supérieur, Gard), ainsi que de placages fossilifères paléogènes à St-Maximin (phosphorites du groupe d'Uzès, Gard).

REMERCIEMENTS

L'étude des spécimens classiquement attribués à *Stehlinia* et *Paleunyc-teris* a été possible au cours de séjours au Naturhistorisches Museum de Bâle, où l'accueil du Dr. J. Hürzeler fut toujours extrêmement bienveillant. L'examen des anciennes collections de chiroptères du Quercy, au Muséum National d'Histoire Naturelle, à la Faculté des Sciences de Lyon, et au Musée d'Histoire Naturelle de Montauban, a été facilité par M.L. Ginsburg, Mme M. Hugueney, et M. A. Cavaillé, respectivement. Des comparaisons avec les vespertilionoïdés actuels ont été effectuées au British Museum avec l'aimable accord du Dr. J.E. Hill; et dans le même domaine, l'aide de Mme V. Eisenmann et du Pr. F. Petter, du Muséum National d'Histoire Naturelle, a été précieuse. Les dessins reproduits dans cet article sont l'œuvre de M. Christian Pondeville.

(5) D'après les paléothériidés, Franzen (1968) attribue un âge bartonien inférieur à la faune de cette localité.

BIBLIOGRAPHIE

- BONIS L. de, CROCHET J.-Y., RAGE J.-C., SIGÉ B., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M., 1972. — Nouvelles faunes de Vertébrés oligocènes des phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (3), **174**, Sc. Terre 28 : 105-113, 1 fig.
- DECHASEAUX C., 1958. — Chiroptera, in Piveteau J., *Traité de Paléontologie*, Masson, Paris, **6** (2) : 919-944, 36 fig.
- FRANZEN J.L., 1968. — Revision der Gattung *Paleotherium* CUVIER 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). Bd. 1-2, 181 p., 20 fig., 35 pl. *Thèse* Albert-Ludwigs-Univ. Freiburg i. Br.
- FUNNEL B.H. and SMITH A.G., 1968. — Opening of the Atlantic Ocean. *Nature*, **219** : 1328-1333, 4 fig.
- GALBREATH E.C., 1962. — A New Myotid Bat from Middle Oligocene of North-Eastern Colorado. *Trans. Kans. Acad. Sci.*, **65** (4) : 448-451, 1 fig.
- HANDLEY C.O., 1955. — Nomenclature of some Tertiary Chiroptera. *J. Mammal.*, **36** : 128-130.
- HARTENBERGER J.-L., 1970. — Les Mammifères d'Egerkingen et l'histoire des faunes de l'Eocène d'Europe. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7) **12** : 886-892, 1 fig.
- JEPSEN G.L., 1970. — Origins and Evolution (64 p., 19 fig.) in *Biology of Bats* (1). Academic Press, New York-London.
- KOOPMAN K.F. and KNOX JONES J. Jr., 1970. — Classification of Bats (p. 22-28) in *About Bats*. South. Meth. Univ. Press, Dallas.
- MENU H. et SIGÉ B., 1971. — Nyctalodontie et myotodontie, importants caractères de grades évolutifs chez les chiroptères entomophages. *C.R. Ac. Sc. Paris*, **272** : 1735-1738, 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. — Families and genera of Bats. *U.S. Nat. Mus.*, **57** : 282 p.
- 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., 1917, 1920, 1922. — Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires. 1-3. *Mém. Soc. pal. suisse*, **43**, **44**, **45**.
- ROMER A.S., 1966. — *Vertebrate Paleontology*. 3^e éd. Univ. Chicago Press, Chicago. 468 p., 443 fig.
- RUSSELL D.E., 1968. — Succession en Europe des faunes mammaliennes au début du Tertiaire. in *Colloque sur l'Eocène. Mém. B.R.G.M.*, **58** : 291-296.
- RUSSELL D.E. et SIGÉ B., 1970. — Révision des chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne). *Palaeovertebrata*, **3** (4) : 83-182, 29 fig., 6 pl.
- SCHLOSSER M., 1887. — Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten, und Carnivoren des europäischer Tertiärs. *Beit. Pal. Geol. Oesterr.-Ung.*, **6** : 227 p., 9 pl.
- SIGÉ B., 1968. — Les Chiroptères du Miocène inférieur de Bouzigues. 1. — Etude systématique. *Palaeovertebrata*, **1** (3) : 65-133, 28 fig.

- SIGÉ B., 1971. — Anatomie du membre antérieur chez un chiroptère molossidé (*Tadarida* sp.) du Stampien de Céreste (Alpes-de-Haute-Provence). *Palaeovertebrata*, 4 (1) : 1-38, 9 fig., 1 pl.
- SIMPSON G.G., 1945. — The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Am. Mus. Hist.*, 85: 350 p.
- SIMPSON G.G., 1965. — The Geography of Evolution. Chilton Bk. Co., Philadelphia.
- SLAUGHTER B.H., 1970. — Evolutionary Trends of Chiropteran Dentitions. (p. 51-83, 5 fig.) in About Bats. South. Meth. Univ. Press, Dallas.
- VAN VALEN L., 1966. — Deltatheridia, a new order of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 132 (1) : 3-126, 17 fig., 8 pl.