

**MORPHOTYPES DENTAIRES ACTUELS ET FOSSILES
DES CHIROPTÈRES VESPERTILIONINÉS**

I^e PARTIE : ÉTUDE DES MORPHOLOGIES DENTAIRES

par
Henri MENU*

SOMMAIRE

| | Pages |
|--|-------|
| Résumé, Abstract | 73 |
| Introduction | 73 |
| Motivation | 73 |
| Philosophie de l'étude | 73 |
| Méthodologie | 75 |
| Agencement de l'étude | 76 |
| Terminologies et expressions propres à cette étude | 77 |
| Nomenclature dentaire et cuspidienne | 77 |
| Première partie : Étude des morphologies dentaires | 79 |
| I. — Incisives | 79 |
| 1. — Rappel général | 79 |
| 2. — Première incisive supérieure : I1/ | 79 |
| 3. — Deuxième incisive supérieure : I2/ | 83 |
| 4. — Incisives inférieures : I/1-I/2-I/3 | 85 |
| II. — Canine supérieure | 89 |
| 1. — Rappel général | 89 |
| 2. — Types fossiles | 89 |
| 3. — Type actuel A | 90 |
| 4. — Type actuel B | 91 |
| 5. — Type actuel C | 91 |
| III. — Canine inférieure | 93 |
| 1. — Rappel général | 93 |
| 2. — Morphologies A | 93 |
| Type A1 | 93 |
| Type A2 | 94 |
| 3. — Morphologies B | 95 |
| Type B1 | 95 |
| Type B2 | 97 |
| Type B3 | 97 |

*U.A. 327 du C.N.R.S., Institut des Sciences de l'Évolution. U.S.T.L., place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier cedex.
Adresse personnelle : Cauroy-lès-Hermonville, 51220 Hermonville.

Mots-clés : CHIROPTÈRES, VESPERTILIONINÉS MONDIAUX, MORPHOTYPES DENTAIRES, ACTUELS, FOSSILES, SYSTÉMATIQUE, PHYLOGÉNIE.

Palaeovertebrata, Montpellier, **15** (2) : 71-128, 43 fig.
(Reçu le 22 Avril 1985, accepté le 27 Mai 1985, publié le 30 Septembre 1985)

| | |
|---|-----|
| IV. — Deuxième et troisième prémolaires supérieures : P2/-P3/ | 98 |
| 1. — Rappel général | 98 |
| 2. — Type A | 99 |
| 3. — Type B | 99 |
| 4. — Processus de régression de P2/-P3/, voire disparition de P3/, chez les espèces référables au type A | 99 |
| 5. — Processus de régression menant à la disparition de P2/ chez les espèces référables au type B | 100 |
| V. — Quatrième prémolaire supérieure : P4/ | 100 |
| 1. — Rappel général | 100 |
| 2. — Type A | 101 |
| 3. — Type B | 101 |
| 4. — Type C | 102 |
| 5. — Type D | 102 |
| 6. — Essai de répartition des types de P4/ chez les vespertilioninés | 104 |
| VI. — Prémolaires inférieures : P/2-P/3-P/4 | 105 |
| 1. — Rappel général | 105 |
| 2. — Deuxième prémolaire inférieure : P/2 | 105 |
| Type A | 105 |
| Type B | 106 |
| 3. — Troisième prémolaire inférieure : P/3 | 107 |
| 4. — Quatrième prémolaire inférieure : P/4 | 108 |
| Type A | 108 |
| Type B | 108 |
| 5. — Disposition des prémolaires inférieures | 111 |
| VII. — Première et deuxième molaires supérieures : M1/ et M2/ | 112 |
| 1. — Rappel général | 112 |
| 2. — Type A | 112 |
| 3. — Type B | 114 |
| 4. — Type C | 116 |
| 5. — Morphologies particulières | 117 |
| VIII. — Molaires inférieures : M/1 et M/2 | 117 |
| 1. — Rappel général | 117 |
| 2. — Morphologie de référence du groupe M/1-M/2 | 118 |
| 3. — Nyctalodontie et mytodontie, définitions, répartition générique | 119 |
| 4. — Origines et formes transitoires | 120 |
| IX. — Troisième molaire supérieure : M3/ | 121 |
| 1. — Rappel général | 121 |
| 2. — Type A | 122 |
| 3. — Type B | 122 |
| 4. — Type C | 122 |
| 5. — Distribution générique des types de M3/ | 123 |
| X. — Troisième molaire inférieure : M/3 | 124 |
| 1. — Rappel général | 124 |
| 2. — Type A | 124 |
| 3. — Type B | 124 |
| 4. — Type C | 125 |
| 5. — Type D | 126 |
| Résumé | 126 |
| Bibliographie afférente à la I ^e Partie | 127 |
| Notes de la I ^e Partie | 128 |

RÉSUMÉ

Les classifications des vespertilioninés actuels étaient bâties sans qu'il soit tenu compte de la morphologie dentaire, ce qui restreignait les possibilités de comparaisons avec les fossiles connus. L'utilisation des formules dentaires était abusive : cette pratique a notablement contribué à l'admission de genres artificiels. Ces conditions ont retardé la valorisation de caractères susceptibles de structurer les bases d'une phylogénie de la sous-famille.

Dans la première partie du travail, les morphologies dentaires sont décrites et analysées. Des types morphologiques de référence sont établis pour chaque dent des rangées supérieure et inférieure ; ils sont destinés à faciliter l'élaboration de critères de différenciation. Les réponses des espèces à ces critères permettent de les regrouper en genres homogènes, et d'appréhender le degré de parenté que ces derniers ont entre eux.

La seconde partie du travail (à paraître) commentera les implications systématiques des observations et proposera les bases d'une approche phylogénique.

ABSTRACT

The classifications of the recent vespertilionine bats were made without taking in account the teeth morphology; this resulted in a reduction of the possibilities of comparison with the available fossils. The generalized use of dental formulae was abusive: this contributed to the admission of artificial genera. These conditions have long delayed the consideration of characters able to frame the phylogeny of the sub-family.

In the first part of the study, the teeth morphologies are described and analysed. Morphological reference types are established for each upper and lower tooth: they should make an easier elaboration of criteria for the differentiation at generic level. The position of the species in view of these criteria allows one to group them into homogeneous genera, and to appreciate the degree of relationship that the latter have between them.

The second part of the study (next publication) will develop inferences dealing with systematics and phylogeny.

INTRODUCTION

MOTIVATION

C'est la recherche d'un apport complémentaire, et original, à la connaissance de la systématique des vespertilioninés qui est à la base de la présente étude.

Le souci d'accorder aux enseignements tirés de la morphologie dentaire des actuels une valeur prépondérante paraît justifié. Nous y voyons deux raisons : d'une part, les structures dentaires présentent des particularités globalement stables, et sont d'excellents témoins de l'évolution ; d'autre part, les dents sont, le plus souvent, les seules pièces anatomiques qui puissent être comparées à des homologues fossiles.

Une telle conception, exploitée dans les limites d'une hypothèse de travail, ne doit pas être interprétée comme le reflet d'un optimisme excessif, ou le fait d'une prise de position hâtive et hardie. Le test effectué sur la sous-famille, très homogène, des vespertilioninés a donné des résultats significatifs, notamment diverses propositions rectificatives au niveau générique.

PHILOSOPHIE DE L'ÉTUDE

Nous démontrerons que les types morphologiques dentaires extrêmes sont liés entre eux par la présence, pratiquement permanente, de structures intermédiaires. Ce sont des morphoclines qui permettent de définir la polarité de transformation d'un caractère ; c'est ce que nous avons appelé la tendance évolutive.

A notre sens, ces morphoclines documentent, par le réel, des accessions à des grades évolutifs dont l'utilisation, lors d'une tentative de reconstitution phylogénique, peut être primordiale. Il convient, toutefois, de dégager une hiérarchie parmi eux; leur conférer un même potentiel d'intérêt serait une grave erreur. Après sélection, ces grades évolutifs peuvent être ajoutés aux caractères purement morphologiques qui ont été isolés, ce qui augmente la masse des éléments permettant l'élaboration d'ensembles de critères génériques de comparaison.

Regrouper ensuite les espèces, en considérant leurs réponses aux différents ensembles de critères génériques de comparaison, revient à isoler des genres tendant à devenir plus naturels, et dans lesquels la part d'arbitraire est en régression. Agir de cette manière conduit à imbriquer plus étroitement la classification des actuels et les éléments connus des formes disparues.

La compréhension de cette étude repose donc sur la notion de genre, qu'il convient de repréciser. Comme défini par Mayr (1942), le genre est une catégorie renfermant une ou plusieurs espèces dont on présume qu'elles ont la même origine; il est séparé des autres genres par une nette discontinuité. Selon cette conception, à laquelle nous adhérons, il existe une unité générique, pas toujours évidente, mais qui doit être recherchée, puis démontrée aussi clairement que possible.

La distinction exacte des genres vivants correspond à l'analyse convenable d'une coupe pratiquée dans les faisceaux de lignées spécifiques affines, regroupables en fonction d'une sélection de caractères communs. Ces aboutissants sont, dans le cas présent, les meilleurs qui puissent être considérés pour tenter d'en retrouver les racines; en d'autres termes, les raccorder aux documents du passé. Notre réflexion s'accorde aux raisons déjà évoquées par Simpson (1943) pour affirmer que le genre est, par excellence, l'unité taxonomique privilégiée des paléontologues.

En effet, il est coutumier d'établir les phylogénies sur l'isolement de lignées, considérées spécifiques, élaborées à partir de l'évolution d'un ensemble de caractères devenant de plus en plus progressifs au fur et à mesure que les gisements exploités sont de formation plus récente. Ce principe n'est valable que si l'on peut démontrer, et non admettre, qu'il est bien question de lignées spécifiques, et les cas sont rares. Même chez les rongeurs fossiles, dont l'évolution «fulgurante» n'est pas contestable, il arrive que telle lignée prématurément conçue devienne caduque dès lors que plusieurs morphologies, considérées successives, sont retrouvées simultanément dans le même gisement ou dans des niveaux contemporains. L'objection est d'autant plus valable si l'on étudie un groupe à évolution lente, ce qui est le cas des chiroptères, et singulièrement des vespertilioninés.

C'est une des causes qui nous ont incité à rechercher un support moins vulnérable que la lignée spécifique. A l'inverse, la lignée générique, englobant un plus grand nombre de critères de comparaison, semble, sinon répondre aux conditions requises, du moins s'en approcher considérablement.

L'essai que nous proposons repose sur des moyens inhabituels, lesquels, comme les autres, ne sont pas pleinement sécurisants. Il concrétise cependant une tentative originale, mais seulement complémentaire des méthodes classiques. Ce travail se veut hors de toute exclusive, et l'originalité dont nous faisons état ne doit pas être assimilée à une condamnation, même partielle, de ce qui a déjà été proposé. Au contraire, nous avons emprunté à diverses méthodologies ce qui nous semblait ponctuellement rationnel, c'est-à-dire adaptable au cas précis des vespertilioninés.

Il convient de rappeler succinctement les autres méthodologies, et de préciser pourquoi nous avons été contraint d'écarter certaines de leurs applications au cas particulier des vespertilioninés.

La coupure est fondamentale avec la « Suggested phylogeny » de Tate (1942), notamment sur deux points : d'une part, l'emploi d'une pluralité de caractères sans rapport direct entre eux, ce qui exclut la notion de pondération que nous préconisons ; d'autre part, la valeur intangible accordée aux formules dentaires, qu'il n'est plus possible d'admettre. La dernière, surtout, conduisait à regrouper des espèces non affines dans des taxons génériques, voire supragénériques, dénués de toute homogénéité naturelle. La méthode empirique de Tate, faisant appel aux critères les plus divers, dans un ordre dépendant du côté pratique présenté par le critère choisi, mène à un résultat qui demeure plus proche de celui d'une clé de détermination que de la réalisation d'une classification naturelle.

Une approche phénéticienne orthodoxe est ici difficilement applicable. La confrontation d'un ensemble important de données, la recherche des points communs, leur quantification, sont peu compatibles, même après pondération, avec l'évolution mosaïque qui prévaut au niveau des rangées dentaires.

Bien que nous ne soyons pas systématiquement opposé aux principes qui découlent de la pensée hennigienne, la méthodologie cladiste ne nous a pas conduit à des résultats satisfaisants. La recherche des assemblages les plus logiques, dans l'agencement hiérarchisé des transformations morphologiques détectées, mène à des propositions multiples et différentes selon la sélection du caractère qui est testé. L'apport cladiste prendrait une toute autre dimension s'il pouvait être tenu compte du facteur temps dans l'établissement du cladogramme.

Une technique, relativement récente, consiste à établir les karyotypes des espèces et d'en analyser la composition. Bien que ses possibilités soient limitées aux actuels, un avenir prometteur lui est assuré. Des résultats ont été proposés comme ayant valeur d'arguments susceptibles d'intervenir dans la recherche des parentés phylogéniques, et certains concordent avec ceux issus de l'étude des structures dentaires. Nous ne citerons qu'un exemple : le redressement du statut générique d'*Eptesicus circumdatus*, justifié par les travaux de Heller et Volleth (1984). Si, par contre, certaines interprétations nous ont paru hâtives, d'autres points, incomplètement élucidés par l'odontologie, pourraient trouver une solution, partielle ou totale, par l'étude des karyotypes.

L'analyse réalisée dans l'ouvrage conduit à la connaissance des aboutissants actuels d'une longue évolution, et de leurs proximités relatives : le résultat ultime sera une hypothèse de travail phylogénique. Celle-ci servira de référence dans la prise en compte des éléments paléontologiques disponibles donnant éventuellement accès aux racines de cette évolution.

Ces considérations sont exclusivement tirées de l'étude des vespertilioninés. Une démarche comparable, dans ses principes et son développement, a été conduite à propos des chiroptères molossidés tadaridinés (Legendre, 1984).

MÉTHODOLOGIE

La documentation bibliographique se rapportant à la sous-famille a été rassemblée et étudiée ; elle comporte environ 500 titres. Les descriptions des types spécifiques et des genres ont été précisément recherchées. Une attention particulière a été réservée aux éléments odontologiques : ils apparaissent peu nombreux.

La mise en évidence des caractères morphologiques dentaires, et des grades évolutifs, a nécessité l'examen de nombreux spécimens. Le matériel étudié recouvre la totalité des genres reconnus par la taxonomie actuelle. Selon les auteurs, le nombre des espèces rattachables aux vespertilioninés varie de 250 à 300. Cette imprécision provient du fait qu'il existe de nombreuses formes mal spécifiées, et de l'interprétation différente de la

notion de sous-spéciation. Aucun redressement relatif à ces questions n'a été proposé; notre seul but étant, au contraire, la recherche des points communs que ces formes ont entre elles. Environ 65 % des espèces décrites ont fait l'objet d'un examen et, toutes les fois qu'il a été possible, l'étude a porté sur la totalité des spécimens disponibles.

Pour réaliser ce programme, nous avons puisé dans les collections : du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) (1); du British Museum (Natural History) (BMNH); du Rijksmuseum van Natuurlijke Historie de Leiden (RNH); du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève (MHNG); du Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de l'Université de Paris 6 (UP6). A. Brosset a mis à notre disposition les vespertilioninés de sa collection (CB). Le matériel qui nous est propre porte les références (HM).

Les spécimens les plus représentatifs ont fait l'objet de moulages. Le matériel étant dispersé, cette méthode constituait la seule possibilité de disposer en permanence de documents de comparaison, ou de rechercher un caractère dont l'intérêt n'avait pas été retenu a priori (2).

AGENCEMENT DE L'ÉTUDE

Le texte comporte deux parties : une première, analytique et descriptive; une seconde, qui propose et commente les implications systématiques.

La partie analytique et descriptive (cette publication) comprend une étude détaillée de chaque élément de la rangée dentaire. Des types morphologiques de référence ont été établis; leur nombre a été limité pour que la clarté de l'ensemble ne soit pas compromise.

Le plus souvent ce sont les morphologies extrêmes qui sont typifiées, mais quand il nous a semblé nécessaire, certaines morphologies intermédiaires, présentant des particularités, l'ont été aussi.

Le rôle des types morphologiques de référence est :

- a/ de concrétiser une morphologie, donc d'être susceptibles de faciliter le rapprochement entre les espèces porteuses du même caractère;
- b/ d'être classables selon le degré d'avancement évolutif qu'ils présentent, de servir de jalons entre lesquels les documents d'une série peuvent être disposés, en d'autres termes favoriser l'isolement des grades évolutifs;
- c/ de préciser les limites présentes de l'évolution d'une dent au sein d'un genre donné;
- d/ de permettre l'élaboration d'ensembles morphologiques, et de définir s'ils sont, ou non, communs à diverses lignées génériques différenciées par ailleurs;
- e/ de permettre la recherche des cas de corrélation d'une dent de type « x » avec certains types de dents voisines.

La seconde partie (qui fera l'objet d'une deuxième publication) conduit à la proposition d'une distinction rectifiée des genres actuels, pouvant servir pour l'élaboration d'une phylogénie. Un commentaire est fait pour chaque genre; il comporte un rappel de la taxonomie historique, précise les points particuliers qui ont attiré notre attention, donne une diagnose odontologique, et mentionne la dispersion géographique des actuels. Les problèmes relatifs aux peuplements feront l'objet d'une publication séparée.

Une schématisation résume les rapports morphologiques constatés entre les genres étudiés.

Un chapitre est réservé aux espèces dont le statut générique n'a pu être complètement défini par l'odontologie, mais pour lesquelles les éléments sont suffisants pour justifier une révision tenant compte des apports d'autres méthodologies.

TERMINOLOGIES ET EXPRESSIONS PROPRES A CETTE ÉTUDE

Il est nécessaire de donner préalablement quelques informations sur certains termes employés dès le début du texte.

Leuconoïde et nyctaloïde concrétisent la notion de deux poussées évolutives majeures, issues du stock ancestral des vespertilioninés. Elles peuvent être assimilées à deux rameaux qui auraient place dans une classification phylogénique, mais se situent dans une position indépendante de la taxonomie sous-familiale classique.

Ces deux subdivisions ont été morcelées en groupements génériques auxquels il convenait de trouver une appellation, afin d'en faciliter l'emploi. Pour cela, le suffixe « formes » a été adjoint à une racine générique représentative, exemple : leuconoformes, eptésiformes, etc.

Ces termes ont valeur de « marqueurs », pour indiquer l'acquisition, ou le maintien, d'une particularité morphologique ou d'un niveau évolutif. Ces terminologies sont donc dépourvues de toute valeur taxonomique, et ne doivent pas être considérées comme telles. En effet, si dans certains cas elles coïncident avec une réalité naturelle, par exemple : les leuconoformes, les plécotiformes, dans d'autres elles sont totalement indépendantes de la phylogénie. Pour ces dernières nous citerons : les nyctaliformes, composés de genres parfois éloignés, mais ayant pour point commun le maintien de la nyctalodontie, ou les eptésiformes, lesquels correspondent à des lignées diverses issues du rameau nyctaloïde, et devenues mytodontes, par acquisitions successives et sans liaisons entre elles.

Les deux grades évolutifs que sont la nyctalodontie et la mytodontie sont redéfinis dans le chapitre afférent aux molaires inférieures.

Les expressions telles que « *Pipistrellus* groupe *abramus* », « *Pipistrellus* groupe *javanicus* » etc., sont utilisées par souci de prudence envers des taxons spécifiques, présentement mal définis, qui justifient une révision n'entrant pas dans le cadre de ce travail.

Les noms de tribus tels que Myotini, Pipistrellini, etc., sont employés au sens de Tate (1942).

NOMENCLATURE DENTAIRE ET CUSPIDIENNE (Fig. 1-2)

Pour les descriptions nous utilisons une nomenclature qui reprend, pour l'essentiel, la terminologie proposée par Van Valen (1966) pour les dents de type général tribosphénique, commun à plusieurs groupes de mammifères.

Cependant, nous considérons comme métaconule la cuspide postéro-interne des molaires supérieures; le plus souvent les auteurs mentionnent cette dernière sous le nom d'hypocône. L'hypocône est en réalité une production cuspidée cingulaire; il n'a pas été observé chez les vespertilioninés.

Les termes « mésial » et « distal », « antérieur » et « postérieur » ont été indifféremment employés. De même, « vue linguale », « vue labiale » ont la même signification que « profil interne » et « profil externe ». Il convient, dans ce travail, de les considérer comme synonymes.

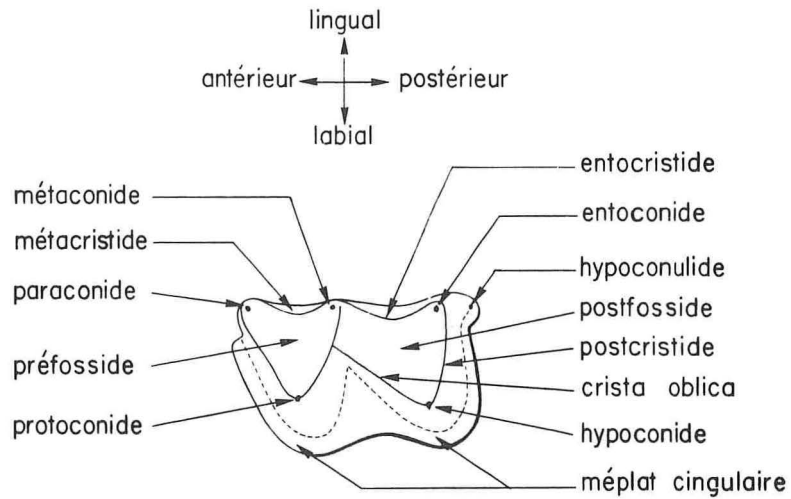
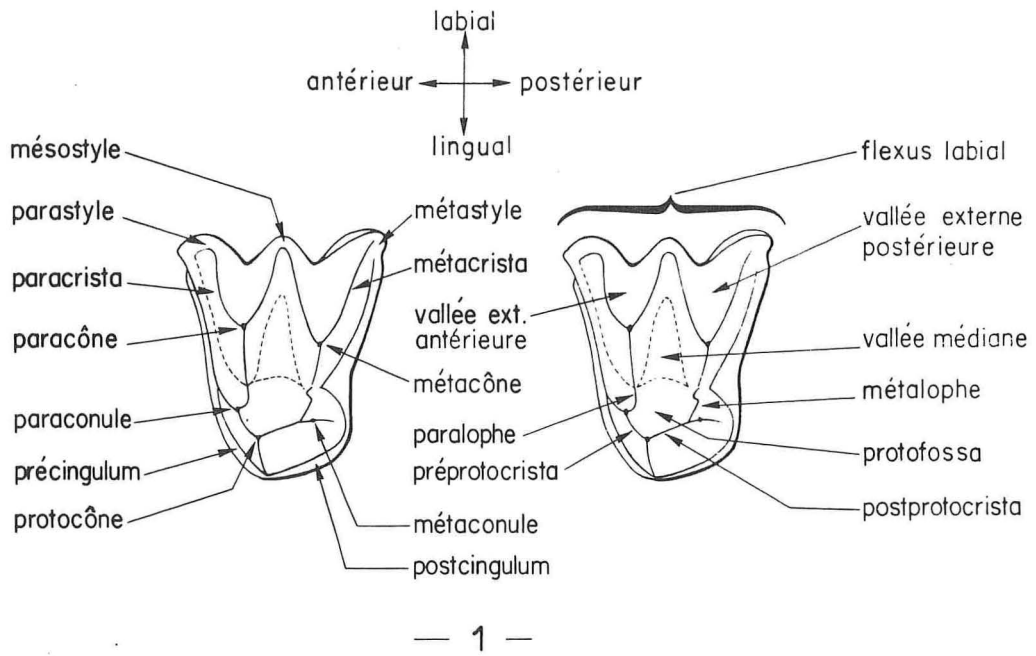


Fig. 1-2. — Terminologie descriptive des molaires de chiroptères vespertilioninés.
 1 : molaire supérieure; 2 : molaire inférieure.

PREMIÈRE PARTIE : ÉTUDE DES MORPHOLOGIES DENTAIRES

I. INCISIVES

1. — *Rappel général*

L'évolution des incisives depuis un stade semblable à celui de *Stehlinia* (3), n'apparaît pas du domaine de la possibilité.

Chez *Stehlinia*, les incisives inférieures sont allongées, tridenticulées, avec prédominance du denticule médian. Leur taille est croissante de I/1 à I/3. Peu évoluées, sans toutefois montrer des caractères particulièrement archaïques, elles seraient intercalables dans une série morphologique que constitueraient les incisives inférieures des vespertilioninés actuels.

Il n'en est pas de même des incisives supérieures qui, réduites, simples et standardisées, coniques et pourvues d'un cingulum distal, ne pourraient trouver place dans la série des morphologies actuelles. En aucun cas, chez les vespertilioninés vivants, le niveau de simplification atteint par les incisives supérieures de *Stehlinia* n'a été constaté. En outre, la standardisation de ces dents n'est jamais observée chez les formes vivantes; la tendance est, au contraire, à la disparition de I2/ et à l'augmentation de la taille de I1/.

Ces remarques suggèrent que les vespertilioninés ne proviennent pas de l'évolution directe de *Stehlinia*, et permettent d'émettre l'hypothèse d'une pluralité de formes ancestrales, déjà très différenciées, antérieures à ce genre ou contemporaines de lui. L'absence d'un jalonnement plus dense des documents paléontologiques ne permet pas, dans le présent, d'être affirmatif sur ce point.

2. — *Première incisive supérieure : I1/*

Chez les actuels, l'examen de cette dent montre l'existence de plusieurs types morphologiques globalement bien caractérisés, mais relativement fluctuants au niveau des individus. La variabilité de I1/, au sein des espèces considérées, nous a conduit à baser nos références non pas sur ces espèces, mais sur des spécimens répertoriés qui pourront ainsi être éventuellement réexaminés.

Après avoir classé ces types morphologiques selon un ordre allant du plus complexe au plus simple, il devient possible de montrer, par la présence d'intermédiaires, que leurs structures s'enchaînent. Il en résulte une esquisse de ce qu'ont pu être les phases évolutives de cette dent chez les vespertilioninés.

Bien que cette méthodologie ne soit pas sans faille, deux voies évolutives distinctes peuvent être isolées. Elles ont pour bases les possibles évolutions de la morphologie tricuspidée, telle qu'elle est constatée sur certains spécimens référables au genre *Vespertilio*.

— La première voie évolutive, buissonnante, groupe les possibilités d'enchaînement entre les morphologies : A - B'', A - C', et A - D''.

— La seconde voie évolutive, apparemment linéaire, comprend les possibles enchaînements entre les morphologies A - F''.

Type tricuspidée de base : A

Il est établi sur *Vespertilio superans* (BMNH.8.1.30.4), (Fig. 3 A). Chez le spécimen étudié, la base de la dent est subtriangulaire, et le méplat cingulaire régulier. A la cuspidée principale (1) est accolée une cuspidée (2), déportée labialement, qui déjà n'est plus différenciée à la base, mais est encore nettement indépendante au sommet. A la

partie postéro-interne de la dent se situe une forte cuspide (3), bien isolée de la principale depuis sa base.

★ Première voie évolutive.

► Enchaînement des morphologies A - B''.

La morphologie A' est encore proche de celle de A. Seule, la cuspide (3) est en nette régression. Ce stade est documenté par *Vespertilio murinus* (MHNG.268), (Fig. 3 A'). Les spécimens (MHNG.968.80 et 1120.37) montrent un niveau de réduction de la cuspide (3) encore plus marqué, et mènent insensiblement au type morphologique suivant : A''. Sur ce dernier, la cuspide (3), devenue vestigiale, se situe sur une crête, à laquelle elle a donné naissance, disposée à la base distale des cuspides (1) et (2). Ce stade évolutif est également documenté par *Vespertilio murinus*, spécimens MHNG.1625.83 (Fig. 3 A''), MHNG.397, MHNG.1184.42, et par *Vespertilio ussuriensis* (BMNH.10.5.1.1). Chez les *Vespertilio murinus* suivants : MHNG.949.13; 1003.70; 1044.6; 985.7 et 985.8, la crête issue de la cuspide (3) est devenue insignifiante, et le type B est pratiquement réalisé.

Histiotus montanus (BMNH.94.1.24.9), (Fig. 3 B), a été retenu pour avoir une I1/ très caractéristique de type B. La cuspide (2), bien que déjà accolée à la cuspide (1), est encore très indépendante au sommet; elle occupe une position nettement labiale. Le processus d'absorption engagé ne provoque pas la formation d'une crête postéro-labiale. La cuspide (3), de même que la crête qu'elle avait engendrée au cours de sa régression, ont disparu.

Ce type morphologique est bien représenté parmi les vespertilioninés. On le trouve notamment chez les *Eptesicus* des groupes *serotinus*, *fuscus*, *brasiliensis*, *diminutus*, mais aussi chez *Nyctalus noctula* et certains *Corynorhinus*.

De nombreux intermédiaires mènent au type B', lequel montre un degré beaucoup plus marqué d'absorption de la cuspide (2), par la principale (1).

Sur le type B', concrétisé par *Nyctalus lasiopterus* (HM.30.003), (Fig. 3 B'), le vestige de la cuspide (2) se situe à mi-hauteur de la dent. Le point terminal de fusion des deux cuspides est observable sur *Ia io*.

La phase évolutive suivante, documentée par *Otonycteris hemprichi* (CB.001), (Fig. 3 B''), constitue le type B'', strictement unifide. A ce niveau, il y a formation d'une crête distale très émoussée, et la base de la couronne est plus étroitement ovulaire.

► Enchaînement des morphologies A - C'.

La régression des cuspides (2) et (3) peut s'opérer plus ou moins simultanément. Dans ce cas elles se résorbent en crêtes : l'une postéro-labiale, issue de (2); l'autre postéro-linguale et issue de (3). Pour cette dernière, il subsiste un relief cuspidé qui affecte à la fois la base de la crête et le cingulum. Ce type C (Fig. 3 C), est bien représenté chez *Scotomanes ornatus* (BMNH.15.9.1.32). La couronne présente une face distale plane, voire concave, nettement limitée par les deux crêtes.

Un stade intermédiaire, menant à C', est bien visible sur *Hesperoptenus tickelli*. La crête labiale, issue de la cuspide (2) s'estompe, ce qui favorise l'érection d'une crête postérieure. La crête issue de la cuspide (3) reste bien marquée, alors que le relief cingulaire est en régression. Le type C' (Fig. 3 C'), est concrétisé par la I1/ de *Nycticeius (Scotorepens) greyii* (BMNH.12.2.2.8). La base de la dent est devenue plus étroite; la matière des ex-crêtes (2) et (3) a renforcé la couronne en formant des piliers, labial et lingual. La seule crête postérieure subsiste.

► Enchaînement des morphologies A - D''.

Partant d'une morphologie tricuspide de base, la régression des cuspides (2) et (3) peut s'opérer par la formation bilatérale de crêtes, dont la jonction des extrémités supérieures constitue une cuspide secondaire distale, bien isolée au sommet. Dans ce cas, les deux crêtes sont encore largement surélevées à leurs bases. La présente description correspond au type D, et *Glauconycteris argentata* (BMNH.10.4.3.3), (Fig. 3 D), en est très représentatif.

Ces structures conduisent au type D', plus évolué, documenté par *Glauconycteris variegata* (CB.009), (Fig. 3 D'). Ici, l'absorption de la crête issue de la cuspide (2) est très avancée; il ne subsiste qu'un simple renflement de la base postéro-labiale de la principale. La crête issue de la cuspide (3) est toujours postéro-linguale; elle est distinctement épaissie et surélevée à sa base.

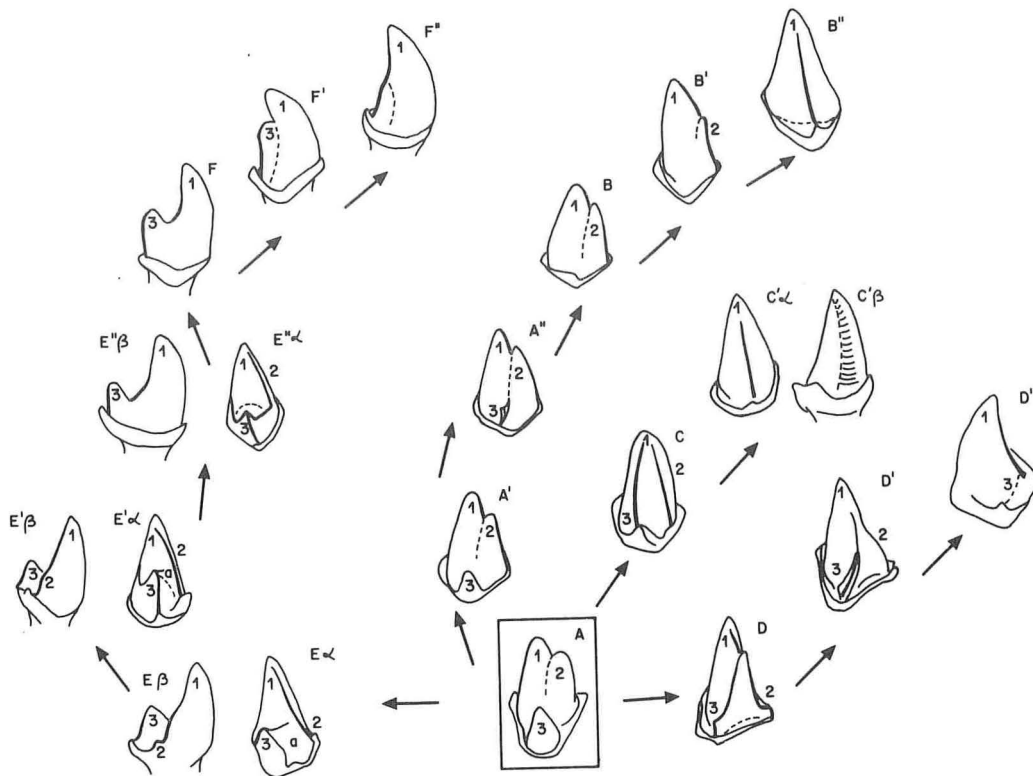


Fig. 3. — Modes évolutifs de la première incisive supérieure (I1/ gauche) des vespertilionnés.

A : *Vespertilio superans* (BMNH.6.1.30.4); A' : *Vespertilio murinus* (MHNG.268); A'' : *Vespertilio murinus* (MHNG.1625.83); B : *Histiotus montanus* (BMNH.94.1.24.9); B' : *Nyctalus lasiopterus* (HM.30.003); B'' : *Otonycteris hemprichi* (CB.001); C : *Scotomanes ornatus* (BMNH.15.9.1.32); C' : *Nycticeius (Scotorepens) greyii* (BMNH.12.2.2.8); D : *Glauconycteris argentata* (BMNH.10.4.3.3); D' : *Glauconycteris variegata* CB.009); D'' : *Scotophilus gigas* (BMNH.47.7); E : *Myotis daubentoni* (HM.26.012); E' : *Myotis emarginatus* (HM. 26.018); E'' : *Myotis mystacinus* (HM.26.061); F : *Pipistrellus pipistrellus* (HM.27.008); F' : *Pipistrellus ceylonicus* (CB.004); F'' : *Pipistrellus kuhlii* (HM.27.022).
Vue distale-occlusale : A, A', A'', B, B', B'', C, C' α, D, D', E α, E' α, E'' α; vue distale-linguale : D''; vue labiale : Eβ, E'β, E''β, F, F', F''.

Légende : 1 : cuspide principale; 2 : cuspide secondaire labiale; 3 : cuspide distale; a : espace distal-labial.

Le stade évolutif suivant constitue le type D''; il est décrit sur *Scotophilus gigas* (BMNH.47.7), (Fig. 3 D''). On remarque l'effacement basal de la crête (3), laquelle devient postérieure. Un petit relief linéaire, plus ou moins important, mais souvent présent chez les grandes formes de *Scotophilus*, prend naissance à la base de la crête postérieure et se dirige vers le cingulum postéro-interne, sans toutefois l'atteindre. Cette trace est interprétée comme étant la phase terminale d'effacement de l'ancienne crête (3). En principe, le cingulum postéro-interne présente un relief à l'endroit où l'ancienne crête (3) aboutissait.

★ Seconde voie évolutive.

► Enchaînement des morphologies A - F''.

Une morphologie tricuspidée peut, préalablement, avoir évolué vers une fusion partielle de la cuspidée (2) et de la principale; à ce stade, les éléments de la cuspidée (2) ont constitué une crête labiale tranchante. Cette dernière s'étend jusqu'au bord distal de la couronne, cela après avoir décrit une courbe passant par l'angle postéro-externe de la dent. Il ne subsiste alors qu'un relief postéro-lingual important, nettement isolé : la cuspidée (3), laquelle se situe à mi-hauteur de la couronne. L'espace distal-labial (a) compris entre la base interne de la cuspidée (3) et la bordure postéro-labiale de la couronne, est alors très large. Cette description correspond au type E, (Fig. 3 E), documenté par *Myotis daubentoni* (HM.26.012).

Chez *Myotis emarginatus* (HM.26.018), sur lequel est établi le type E', (Fig. 3 E'), la cuspidée (3), forte et indépendante, migre vers l'intérieur de la couronne. La crête (2) atteint seulement le bord cingulaire postéro-labial de la couronne et non plus l'extrémité distale de cette dernière. L'espace (a) est devenu très étroit. Ce type de II/ est fréquent.

Les transformations engagées s'accroissent chez *Myotis mystacinus* (HM.26.061), type E'', (Fig. 3 E''). La dent est plus étroite; la cuspidée (3) occupe une position devenue interne; la connexion entre les cuspidées (1) et (3) est très nette, et l'espace (a) a disparu. La morphologie bifide est réalisée.

Le type F, (Fig. 3 F), est établi sur *Pipistrellus pipistrellus* (HM.27.008); c'est le plus communément rencontré chez les vespertilioninés. La dent est étroite, allongée, les deux cuspidées sont rigoureusement placées l'une derrière l'autre, dans l'axe longitudinal de la dent. Chacune d'elles porte une crête postérieure peu accentuée; la supérieure pourrait être consécutive à l'absorption de la crête (2).

L'impression qui prévaut est que cette structure s'inscrit dans la lignée des morphologies issues de celle de E''. Cependant, cette conception ne peut être que proposée, elle reste hypothétique pour ne pas être confirmée par un intermédiaire démonstratif.

Pour le type F, et ses prolongements F' et F'', le passage à la morphologie unifide est réalisé après que la cuspidée principale ait absorbé distalement la secondaire, ici la cuspidée (3), alors que, dans les cas qui relèvent de la première voie évolutive, l'absorption est latérale et affecte la cuspidée (2).

La transition entre les morphologies bifide et unifide est bien documentée, notamment par *Pipistrellus ceylonicus* (CB.004), dont nous avons fait le type F', (Fig. 3 F'), et par *Pipistrellus kuhlii* (MNHN.1932.4240), type F'', (Fig. 3 F''), pour la phase terminale. A ce niveau, la dent est caniniforme; elle comporte toujours une crête postérieure.

Possibilités d'utilisation de I1/ en systématique.

Les modes évolutifs de la première incisive supérieure étant maintenant discernables, il convient de rechercher les éventuelles implications phylogéniques qui peuvent en découler.

L'enchaînement des morphologies menant de A à B'' est représentatif des genres *Vespertilio* et *Eptesicus*, pris au sens restreint que nous donnons à ce dernier taxon (Cf. II^e Partie).

Les structures conduisant des types A à C' sont assez caractéristiques des genres *Nycticeius*, *Scotomanes* et *Scotoecus*; mais elles ne sont pas exclusives à ces genres.

Tous les *Chalinolobus* et *Glauconycteris* se situent dans l'ensemble A - D'; mais *Scotophilus*, type D'', aurait suivi une voie évolutive identique, et progressé davantage vers la simplification.

La seconde voie évolutive montre aussi certaines particularités. Tous les Myotini sont compris dans la série A - E'', et le type F, de même que ses prolongements F' et F'', correspondent surtout aux Pipistrellini. Les I1/, dans deux rameaux aussi différents, auraient suivi des voies évolutives semblables, mais les derniers auraient été plus progressistes.

Pour les vespertilioninés, les critères phylogéniques, suggérés par la morphologie de I1/, doivent être utilisés avec prudence. Dans certains cas, ces critères peuvent avoir une valeur intrinsèque; mais souvent cette valeur ne devient fiable que si elle est complémentaire d'autres éléments de discrimination plus affirmés.

3. — *Deuxième incisive supérieure : I2/.*

Deux types bien distincts de I2/ sont décelables chez les vespertilioninés. Ils sont inégalement répartis : le type A semble être propre aux leuconoformes, alors que le type B, plus évolué, est constant chez tous les autres représentants de la sous-famille. Nous n'avons remarqué qu'une seule exception à cette règle, chez les espèces du genre *Glauconycteris*, les particularités observées sont précisées dans l'étude du genre concerné (II^e Partie, à paraître).

Type A.

Nous avons retenu *Myotis daubentoni* pour schématiser ce type (Fig. 4a). Vraisemblablement dérivée d'une structure tricuspide, la dent montre une crête (2), issue probablement d'une cuspide postéro-labiale, très marquée et renforcée à sa base par un épaissement de l'émail. Une cuspide (3), placée très haut sur la bordure antérolinguale, est accolée à la principale (1); vers sa base elle se transforme en une crête qui se confond avec le tranchant cingulaire. Cette crête porte parfois un relief (3') situé immédiatement en dessous de (3); mais ce vestige n'est pas constant. La caractéristique primordiale de cette dent est la connexion qui existe toujours entre la cuspide (3) et la principale; cette jonction constitue une crête courte et courbe.

On peut accorder à cette description une valeur théorique puisqu'elle convient à toutes les I2/ des leuconoformes. Les particularités constatées sont d'importance secondaire; elles n'affectent pas la morphologie générale de la dent.

En outre, la taille de I2/ est toujours forte chez les leuconoformes, et quand elle varie c'est surtout la largeur de la couronne qui est concernée. Aux I2/ relativement larges de *Myotis ridleyi* (BMNH.67.1604), ou de *Myotis nattereri* (HM.26.015), s'opposent les dents nettement plus étroites de *Myotis dasycneme* (HM.26.003) ou *Myotis emarginatus* (HM.26.018) (Fig. 4a'); mais ces différences sont sans incidence, elles ne modifient pas la morphologie des reliefs, et la dent reste typique.

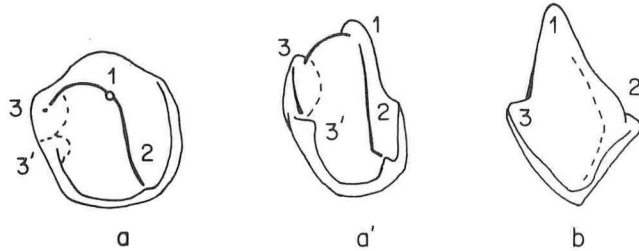


Fig. 4. — Schématisation de la deuxième incisive supérieure (I2/g.) des vespertilioninés.

a : type A, *Myotis daubentoni* (HM. 26.012), vue occlusale; a' : type A, *Myotis emarginatus* (HM. 26.018), vue distale-occlusale; b : type B, *Pipistrellus pipistrellus* (HM. 27.008), vue distale-occlusale.

Légende : 1 : cuspide principale; 2 : crête postéro-labiale; 3 : cuspide antéro-linguale; 3' : cuspide annexe.

Type B.

Le type B, extrêmement répandu, est bien caractérisé par *Pipistrellus pipistrellus* (Fig. 4b). La dent présente une couronne beaucoup moins volumineuse, elle est presque en forme de lame; alors que la face mésiale est modérément convexe, le côté distal est sub-plan ou concave. Une crête labiale relie le sommet de la principale, mésio-centrale, à la base externe de la couronne; cette crête témoigne de la présence ancienne d'une cuspide (2). Une autre crête, linguale, joint le sommet de la principale à la base interne de la cuspide (3). Il semble que cette dernière cuspide soit homologue de celle décrite sur le type A, mais que sa régression plus avancée fasse qu'elle se situe plus bas. Ce n'est cependant qu'une hypothèse, ce relief pourrait n'être qu'une production cingulaire cuspidée. En dessous des bases des crêtes (2) et (3), les cingulum oblique vers l'extrême base distale, où leur jonction forme un angle bien marqué. Ces dispositions donnent à la dent sa forme caractéristique de losange, facilement observable en vue distale. Les variantes morphologiques sont de faible amplitude, et on peut considérer que les structures de I2/ sont constantes chez toutes les espèces référées au type B.

Par ailleurs, la dent tend à la diminution de volume, puis à la disparition, celle-ci étant déjà réalisée par de nombreux genres. Mais, et c'est le point important, la régression de taille s'opère sans altération profonde de la morphologie de base.

Lorsque le processus de régression de I2/ est engagé, que la disparition de la dent est manifestement proche, on constate souvent que I1/ devient unifide. A ce stade, I2/ est située à l'extérieur de l'axe théorique tracé par la plus grande longueur de I1/. Les *Pipistrellus* du groupe *kuhlii* et les espèces rattachées au sous-genre *Scotozous* ont atteint ce niveau évolutif; il en est de même pour divers *Eptesicus* de petite taille.

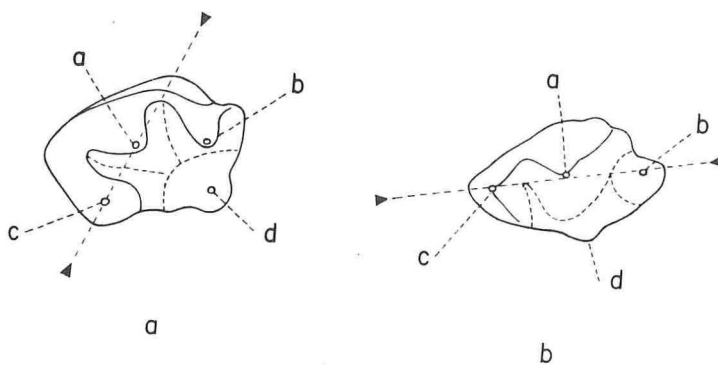


Fig. 5. — Schématisation de la troisième incisive inférieure (I3/ droite) des vespertilioninés.

a : *Myotis emarginatus* (HM. 26.018); b : *Pipistrellus pipistrellus* (HM. 27.008); vues occlusales.

Légende : a : cuspide mésio-labiale; b : cuspide distale; c : cuspide mésio-interne; d : cuspide linguale.

4. — *Incisives inférieures : I/1 - I/2 - I/3.*

Les ensembles constitués par les incisives inférieures sont relativement différenciés, et permettent de distinguer quelques morphologies caractérisant certains groupes de vespertilioninés. L'utilisation pratique de ces possibilités est cependant restreinte : entre les types de référence il existe des intermédiaires, et le tout est compliqué par une forte variabilité, tant intra-générique qu'intra-spécifique. Trois types morphologiques peuvent être isolés.

Morphologie A, (Fig. 5a - 6a-b).

C'est la morphologie qui nous semble la plus conservatrice. Elle correspond à celle des leuconoïdes, exception faite du genre *Perimyotis* plus évolué à ce niveau (Menu 1984).

La première incisive, I/1, est longue, étroite et pectiniforme. Sur certaines espèces elle est porteuse, assez régulièrement, de quatre denticules disposés longitudinalement. D'autres espèces n'en ont que trois; dans ce cas le troisième est souvent allongé, et son extrémité se situe bas sur la couronne. Cette morphologie résulte de la fusion des troisième et quatrième denticules. En règle générale, le premier denticule est moins important que les second et troisième. La base interne de I/1 ne porte jamais de relief cuspidé.

La seconde incisive, I/2, peut porter quatre ou trois denticules; parfois ce nombre est identique sur I/1 et I/2. Longue, étroite en sa partie antérieure, la dent marque un épaississement de la base interne de la couronne au niveau de l'espace séparant les second et troisième denticules; à cette place se situe un relief plus ou moins cuspidé. Ce dernier est séparé des bases internes des denticules, disposition qui contribue à accentuer son importance. Par assimilation à ce que sont les structures actuelles de la troisième incisive, la cuspide interne de I/2 pourrait être le vestige d'un relief plus conséquent.

La troisième incisive, I/3, est une dent très caractéristique et facilement distinguable, à de très rares exceptions près, de celles des autres vespertilioninés. Sa structure est massive et complexe. Sa stabilité morphologique permet une description schématique, globalement établie sur l'ensemble des observations faites.

En vue occlusale (Fig. 5a), le tracé de la dent tend à être rhomboïdal. La présence d'un méplat cingulaire externe est constante. Une cuspide mésio-interne (c) forte, séparée par une profonde vallée d'une cuspide mésio-labiale (a) non moins importante, puis une forte cuspide linguale (d) totalement isolée des deux premières, constituent une sorte de trigonide. Distalement, une cuspide (b) paraît en nette régression. Sa position est toujours en retrait du prolongement d'une droite tracée à partir des cuspides (c) et (a). Les cuspides (c) et (d) ont, à peu près, la même hauteur. Par contre (a) est souvent légèrement plus haute et, en profil labial, sa base apparaît plus importante que celles des deux autres cuspides. Une crête relie, ou presque, le sommet de la cuspide (a) au méplat cingulaire, marquant nettement la séparation entre (a) et (b).

Quelques modifications morphologiques ont été observées : régression de (c) par rapport à l'importance de (a); réduction de toutes les cuspides, augmentant ainsi l'importance de la fosse interne; présence instable d'une très petite cuspide entre (b) et (d). Ces particularités sont sans incidence sur le schéma général établi.

Dans un ensemble de morphologie A, la première incisive est plus petite ou, au plus, de la même taille que la seconde; mais les deux premières sont toujours plus courtes et moins volumineuses que la troisième. Ces proportions sont très stables chez les leuconiformes (Fig. 6a).

Dans quelques cas, des morphologies plus évoluées sont en cours de réalisation; nous les avons relevées sur les plécotiformes, mais aussi sur le genre, indépendant par ailleurs, *Barbastella*. Chez ceux-ci, certaines dispositions structurales des incisives inférieures pourraient inciter à assimiler ces dernières aux ensembles morphologiques B, et surtout C. Pourtant, l'examen d'un matériel important suggère qu'il est plus probable que les particularités mises en évidence procèdent d'une morphologie de base A (Fig. 6b). Ces cas, peu nombreux, (*Barbastella*, *Plecotus*, *Corynorhinus*) seront précisés dans la partie systématique (à paraître).

Morphologie B, (Fig. 5b - 6c).

C'est une morphologie plus simplifiée, et cet ensemble structural nous paraît dériver de celui défini en A.

La première incisive, I/1, est longue, étroite, porteuse de trois denticules (rarement quatre), et l'on constate une tendance à la réduction du dernier sur certaines espèces. Cette dent n'est pas pourvue d'une cuspidité au niveau interne de la couronne. Par rapport à la morphologie A, l'évolution de I/1 dans un ensemble morphologique B est donc extrêmement minime.

La seconde incisive, I/2, est, elle aussi, longue, étroite et dotée de trois denticules. Souvent le deuxième denticule est le plus volumineux, et le troisième le moins important. Le relief interne, signalé pour la morphologie A peut, ou non, être observé. S'il est absent, l'épaississement de la couronne est alors lié à la plus grande importance du second denticule.

La troisième incisive, I/3, est caractérisée par sa simplification morphologique, et la réduction de toutes ses dimensions. Devenant plus étroite, elle tend à réaliser un aspect plus proche de celui de I/2. La cuspidité (a) conserve son importance relative, et prend une position nettement centrale. La cuspidité (c), moins haute et volumineuse que (a), est en forte régression. Il faut noter la disposition des cuspidités (c), (a) et (b), lesquelles se situent pratiquement sur une même droite (Fig. 5b), contrairement à ce qui est observé chez les leuconoïdes. La cuspidité (d) a disparu, ou ne subsiste qu'à l'état vestigial; elle n'intervient pratiquement pas dans l'épaississement observé sur la dent à ce niveau. Parfois, une fine crête semi-circulaire relie les bases internes des cuspidités (c) et (b), constituant, peut-être, l'ébauche d'un cingulum lingual contournant la cuspidité (a).

Ce niveau évolutif est atteint par de nombreux genres, tels : *Chalinolobus*, *Eudiscopus*, Groupe Collectif (cf. II^e Partie), *Glischropus*, *Hypsugo*, *Laephotis*, *Lasionycteris*, *Mimetillus*, *Nycticeius*, *Philetor*, *Pipistrellus* (Fig. 6c), *Scotoecus* et *Vespertilio*.

La morphologie B peut évoluer par simple accentuation de ses propres tendances. Cet état de fait est observé chez deux genres américains, de proche parenté, *Rhogeëssa* et *Baeodon*. Sur *Rhogeëssa*, I/1 et I/2 sont bidenticulées, un troisième denticule étant à peine ébauché à l'extrême base distale de la couronne. I/3 est très réduite, nettement plus petite que les deux autres incisives. Elle est constituée par une cuspidité (a) gardant quelque importance, flanquée, à l'avant comme à l'arrière, par deux micro-cuspidités, probablement les vestiges de (c) et (b). Sur *Baeodon*, I/1 et I/2 conservent un troisième denticule très rudimentaire. I/3 ne dépasse pas la dimension d'un simple bourgeon dentaire globuleux, parfois à peine visible en vue occlusale. Ce genre présente le stade extrême de réduction de la troisième incisive inférieure chez les vespertilioninés. Une remarque proche peut être faite au sujet du sous-genre *Rhinopterus*, l'évolution aboutit cependant différemment : les trois dents sont presque standardisées.

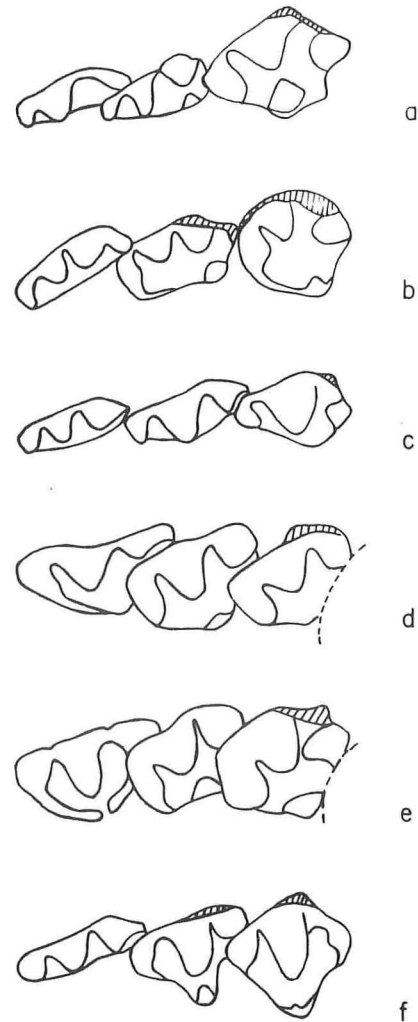


Fig. 6. — Schématisation de la série des incisives inférieures (I/1 - I/2 - I/3 d.) des vespertilioninés. a : type A, *Myotis mystacinus* (HM. 26.062); type A, *Barbastella barbastellus* (HM. 32.003); c : type B, *Pipistrellus pipistrellus* (HM. 27.008); d : type C, *Eptesicus serotinus* (HM. 29.002); e : type C, *Histiotus montanus* (BMNH. 94.1.24.9); f : type C, *Glauconycteris variegata* (CB. 009). Vues occlusales. Les zones hachurées correspondent au méplat cingulaire labial.

Morphologies C, (Fig. 6 d-e-f).

L'hypothèse que les morphologies C constituent des prolongements normaux de la morphologie B semble devoir être proposée, et soutenue. L'évolution constatée paraît être consécutive à une nette tendance au resserrement longitudinal de l'ensemble des incisives inférieures. Non seulement les structures des dents sont affectées, mais aussi leur disposition : souvent les trois incisives sont plus imbriquées qu'il avait été constaté précédemment.

Les ensembles morphologiques C apparaissent très diversifiés si l'on s'attarde aux détails. Cela s'explique par le fait que c'est une même tendance qui agit sur des genres parfois sans parenté proche, et que l'état d'avancement évolutif est fluctuant génériquement, spécifiquement, et même au niveau individuel. A défaut d'un schéma général, qu'il est impossible d'établir, nous nous bornerons à exposer les particularités les plus marquantes de chacune des trois dents en cause.

La première incisive, I/1, peut ne pas subir de modification profonde et rester pectinée; cette structure a été relevée sur divers genres dont : *Glauconycteris*, *Nyctalus* (p.p.), *Scotorepens* et *Tylonycteris*. I/1 peut aussi montrer une prise d'importance du premier denticule, et l'amorce d'un allongement de ce dernier vers l'arrière : c'est le cas chez les *Eptesicus* s. str., (Fig. 6d). En vue occlusale, l'épaississement de la couronne est très net en sa partie médiane. Lorsque la tendance accentue son développement, les premier et troisième denticules produisent deux bourrelets linguaux qui bordent latéralement la couronne. Ces bourrelets tendent à rapprocher leurs bases, et leur jonction se fait à un niveau très bas. Le second denticule, bien développé et prenant une allure de cuspside centrale, n'atteint pas les bourrelets latéraux, dont il est séparé par une fine vallée circulaire (Fig. 6e). Ce type de dent correspond à ce qui est observé sur *Histiotus* et *Dasypterus*. Dans certains cas, le seul troisième denticule produit un prolongement latéral, renforcé à sa base par une cuspside postéro-interne; cette morphologie est assez stable chez les *Lasiurus*. D'autres fois, le premier denticule devient prépondérant, le second est peu développé, et le troisième, placé plus bas sur la couronne, est en nette régression. Les bourrelets latéraux se résorbent, constituant seulement une faible ceinture interne et basse; c'est le stade évolutif qui est observé sur les *Scotophilus*. La même tendance atteint son maximum actuel d'efficacité chez *Otonycteris*. Ici, les premier et second denticules ont fusionné; ils constituent une cuspside. Le troisième denticule poursuit sa régression, il se situe encore plus bas sur la couronne.

La seconde incisive, I/2, est souvent porteuse d'une cuspside interne rappelant ce qui est observé chez les leuconoïdes; contrairement à ces derniers, le relief interne est en principe médian. Sa présence, et le développement vers l'arrière du premier denticule, contribuent à la réalisation d'une couronne épaissie; morphologie encore accentuée par le resserrement longitudinal de la dent. Cette disposition est habituelle chez les *Eptesicus* s.str., (Fig. 6d). Souvent, les premier et troisième denticules, particulièrement le premier, donnent naissance à des bourrelets latéraux : *Histiotus*, (Fig. 6e). Ce sont des morphologies semblables, ou dérivées, que l'on retrouve chez *Glauconycteris*, ou encore chez les *Lasiurus* du groupe *cinereus*. Un stade plus avancé de réduction de la couronne est réalisé par la fusion des deux premiers denticules; ce niveau évolutif est notamment visible sur les *Lasiurus* du groupe *borealis* et chez *Otonycteris*.

La troisième incisive, I/3, est la dent qui présente le mode de régression le plus spectaculaire. Son évolution, depuis la morphologie décrite pour l'ensemble B, est rapide et diversifiée. En outre, la tendance est à la réalisation de structures semblables à celles des deux premières incisives, et cela en ayant pour base une morphologie tout à fait différente : alors que I/1 et I/2 mènent leur évolution à partir d'un type pectiné, I/3 se modifie à partir d'une morphologie caractérisée par une disposition complexe de cuspides.

Sur une I/3, dans les ensembles morphologiques C, ce sont les cuspides (c), (a) et (b) qui subsistent pour le principal. Parfois, la cuspside (c) s'allonge vers l'arrière, alors que les cuspides (a) et (b) commencent à régresser : *Eptesicus* s.str. (Fig. 6d), *Histiotus* (Fig. 6e), *Ia*, *Scotomanes*. Dans d'autres cas les reliefs (c) et (b) se forment en bourrelets latéraux, qui tendent vers une jonction au niveau interne de la couronne, avec ou sans formation d'un relief interne : *Lasiurus* (p.p.), *Hesperoptenus*, *Nyctalus*, *Scoteanax*, *Scotorepens* et *Tylonycteris*. Puis les bourrelets latéraux s'effacent, ne laissant subsister qu'une cuspside interne développée, par exemple chez *Glauconycteris* (Fig. 6f). Dans d'autres circonstances, les cuspides (c) et (a) fusionnent : le processus évolutif est alors identique à ceux décrits pour I/1 et I/2, il est facilement observable sur *Otonycteris* et

Dasypterus. Ou encore : la cuspidé (c) persiste, la cuspidé (a) régresse fortement, et la cuspidé (b) a disparu; simultanément, les cordons latéraux et le relief interne se résorbent; cette morphologie est typique chez les *Scotophilus*.

Les morphologies C sont documentées par les genres et sous-genres suivants : *Dasypterus*, *Eptesicus* s.str., *Glauconycteris*, *Hesperoptenus*, *Histiotus*, *Ia*, *Lasiurus*, *Nyctalus*, *Otonycteris*, *Scoteanax*, *Scotomanes*, *Scotophilus*, *Scotorepens* et *Tylonycteris*.

En résumé, si les ensembles morphologiques A et B sont bien définissables, encore que liés par des intermédiaires, l'ensemble morphologique C est composite : il rassemble les effets les plus avancés d'une évolution qui va dans un sens qui est commun à tous les vespertilioninés, mais qui est menée de façons différentes.

En ce qui concerne les incisives inférieures, la tendance est incontestablement à la standardisation des structures. Cette standardisation est souvent réalisée entre I/1 et I/2, ou entre I/2 et I/3. Sans avoir totalement abouti, elle est déjà discernable pour l'ensemble des trois dents chez certaines espèces.

La régression en taille des couronnes est attestée pour les trois dents. Mais c'est I/3, de beaucoup la plus développée sur les espèces conservatrices (morphologie A), qui perd du volume le plus rapidement. Cette dent semble appelée à disparaître; ce qui est pratiquement réalisé chez *Baeodon*.

II. CANINE SUPÉRIEURE

1. — *Rappel général*

Des morphologies diverses peuvent être distinguées sur les canines supérieures des vespertilioninés actuels. Si, partant d'un échantillon représentatif de ces dents, on procède à un classement selon leur niveau d'évolution, on obtient une série, donnant naissance à des ramifications, dont tous les composants apparaissent en continuité. En outre, si les formes fossiles connues sont aussi placées dans cette série, il n'y a pas rupture de la continuité morphologique. Il semble donc que les différentes structures observées chez les actuels reproduisent celles qui ont été réalisées successivement au cours de l'évolution depuis la forme ancestrale.

Devant cette grande stabilité des tendances évolutives ayant concouru à la réalisation des formes actuelles, il devient difficile d'établir des coupures délimitant des types morphologiques caractéristiques autres que ceux des aboutissants. Tout autre concept laisserait trop de place à l'arbitraire.

Nous nous limiterons, après avoir rappelé la description des formes archaïques, à caractériser trois types principaux, et à restreindre leur utilisation pratique aux seuls grands genres plurispécifiques.

2. — *Types fossiles*

La morphologie de la canine supérieure de *Icaronycteris? menui* a déjà été précisée par les descripteurs. C'est un croc simple, élevé sur une couronne sub-ovale dotée d'un cingulum complet, pratiquement régulier et horizontal.

Une coupe du croc, pratiquée au-dessus du cingulum, mettrait en évidence une face mésiale convexe, régulièrement arrondie, sans trace de crête. A cet arrondi mésial fait suite une face linguale sub-plane, alors que labialement la couronne est nettement convexe. La jonction de ces deux faces constitue une crête distale tranchante, à profil légèrement concave, et sans trace de cuspidé secondaire. Une morphologie semblable est aussi observée sur les espèces du genre *Palaeochiropteryx*, du Lutétien de Messel (4).

Une autre espèce sparnacienne, *Archaeonycteris brailloni* montre une morphologie plus évoluée. Sa structure diffère de celle de *Icaronycteris? menui* sur les points suivants : l'arrondi mésial du croc est prolongé lingualement en bourrelet, et un fin sillon sépare ce dernier de la partie sub-plane postéro-linguale. Le cingulum n'est plus strictement horizontal; il présente, dans la partie moyenne interne, un point nettement plus bas que ceux atteints par ses extrémités antérieure et postérieure.

Le genre *Stehlinia*, genre fossile déjà cité (p. 128), le plus ancien Vespertilionoidea connu présentement, répond aux mêmes caractéristiques morphologiques.

Ces formes disparues possèdent en outre un caractère que l'on retrouve chez certains actuels : l'ensemble des prémolaires se situe dans le prolongement d'un axe théorique passant par l'extrémité mésiale de la couronne et la base de la crête distale de la canine. Ces morphologies et dispositions, admises comme primitives, se retrouvent pratiquement sans changement sur divers actuels, particulièrement et sans exception chez les leuconoformes.

3. — Type actuel A (Fig. 7)

Le type actuel A, que nous établissons sur *Myotis daubentoni* correspond à une morphologie très proche de celles définies pour les espèces fossiles.

Sur ce type de canine supérieure, la base de la couronne est ovale; le méplat cingulaire complet, étroit labialement, est plus important sur les faces mésiale, linguale, distale et labio-distale. Le cingulum est pratiquement horizontal du côté externe. Il s'incurve régulièrement sur la face interne pour y atteindre son point le plus bas dans sa partie moyenne. Son extrémité antérieure est à peine plus basse que la postérieure.

La face mésiale du croc est convexe, régulièrement arrondie, et on peut considérer que tout le pourtour avant de la dent, c'est-à-dire non seulement la face mésiale mais aussi les parties antérieures des faces linguale et labiale, constitue une demi-circumférence à peine sinuée mésialement. La partie arrière de la face labiale est très légèrement convexe, alors que la partie postérieure de la face linguale est nettement concave. Sur la face linguale le passage de la portion antérieure convexe à celle, concave, de l'arrière se réalise régulièrement, sans formation d'une crête ou d'un sillon. Ces diverses dispositions font que la couronne présente une partie antérieure épaisse et solide, alors que la partie postérieure est tenue. La crête distale est très nette, coupante et rectiligne.

Ainsi défini, le type actuel A caractérise bien les leuconoformes. Sa morphologie est quelquefois affectée par des modifications mineures, mais tous les leuconoformes étudiés se situent dans ses limites. Cette remarque est valable non seulement pour le genre *Myotis* mais aussi pour les sous-genres *Cistugo*, *Chrysopteron* et *Pizonyx*.

Les quelques variantes morphologiques observées correspondent à des formes qui tendent vers un type plus évolué. Par exemple, dans un lot de *Myotis nattereri*, provenant tous de Vertus (Marne), la majorité des individus montrent une tendance évolutive qui peut être considérée comme étant l'ébauche d'un passage à une morphologie plus avancée, déjà acquise par les pipistrelles et certains eptésiformes. En effet, on constate sur ces spécimens que l'arrondi mésial de la couronne est réduit du côté interne, ce qui augmente la longueur de la partie sub-concave postéro-linguale. Toutefois le type B n'est pas réalisé. De plus, l'ensemble des prémolaires reste situé dans l'axe défini par la plus grande longueur de la canine.

Autre variante, chez les *Myotis* du groupe *mystacinus*, la couronne présente quelques particularités qui permettent de la distinguer de celles des autres espèces congénériques européennes. Parmi ces particularités, notons que la partie postérieure de la face labiale est concave, et que l'ébauche d'une crête labiale est distinguable à la base de la

couronne. Quant à la partie postérieure de la face linguale, elle est si concave que la séparation d'avec la partie antérieure est marquée par une crête linguale. Ici aussi nous sommes en présence d'une tendance qui mène au type B sans toutefois le réaliser. La crête distale n'est pas rectiligne, elle forme une courbe concave depuis le sommet jusqu'aux 4/5^e de sa longueur, et plonge ensuite verticalement jusqu'à la base. Cette structure particulière pourrait correspondre au dernier stade de régression d'une cuspidé secondaire.

4. — *Type actuel B* (Fig. 8)

Le type B, plus évolué, correspond à la morphologie de nombreux actuels. Lui aussi est relativement fluctuant dans ses détails; mais sa structure est suffisamment typée pour qu'elle caractérise parfaitement *Pipistrellus* et divers eptésiformes maintenant rattachés à *Hypsugo* et au Groupe Collectif (Cf. II^e Partie).

Nous établissons ce type B sur un *Pipistrellus* du groupe *javanicus*.

La base de la couronne, au niveau du cingulum, est sub-triangulaire. Elle est impressionnée dans sa partie linguo-distale par le contact de P2/. La crête postérieure devient postéro-labiale et il existe une crête mésiale, non moins nette, qui se situe dans le prolongement de la première. D'autre part, un sillon mésial et un sillon postéro-labial modifient la couronne et lui donnent, en vue occlusale, un aspect trilobé parfaitement réalisé. La face linguale est sub-plane, à tendance concave, sillonnée verticalement en son milieu.

Souvent, chez les espèces dont la canine supérieure est du type B, l'ensemble des prémolaires se situe à l'intérieur du prolongement de l'axe tracé à partir des deux crêtes opposées de la canine. Cette disposition est très constante chez *Pipistrellus* et chez la grande majorité des eptésiformes de petite taille.

Les canines supérieures du type B peuvent être porteuses d'une cuspidé secondaire. Quand elle existe, cette cuspidé se situe au niveau du quart inférieur de la crête postéro-labiale. L'origine de ce relief est problématique. Les formes ancestrales connues en sont totalement dépourvues; alors que, chez les actuels concernés, on peut aisément établir une sériation qui démontre qu'une incontestable régression de cette cuspidé est en cours.

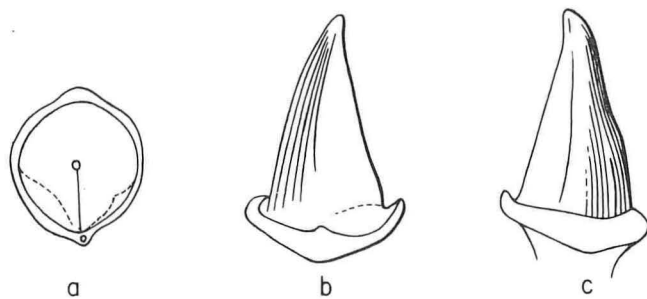
Ce relief secondaire est presque toujours présent chez les espèces du genre *Pipistrellus*. On l'observe régulièrement chez *Philetor*. Quelques espèces référées au genre *Nyctalus* montrent aussi cette particularité.

5. — *Type actuel C* (Fig. 9)

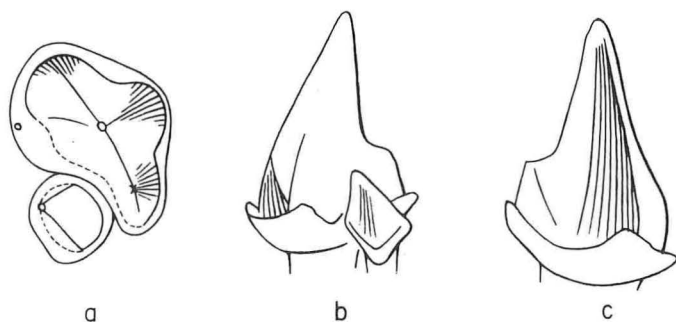
Le type C, pris sur *Eptesicus serotinus*, caractérise globalement les grands eptésiformes. Il pourrait dériver d'une morphologie ancestrale du type A, en ayant suivi une évolution indépendante de celle qui mène au type B.

La couronne de la canine de type C est ovalaire. A l'inverse du type B elle n'est pas déformée dans sa partie postéro-interne par le contact de P2/; cette dernière fait d'ailleurs défaut dans la grande majorité des cas. Le cingulum est pratiquement complet; le méplat cingulaire est large lingualement alors que sa portion la plus étroite se situe au centre de la face labiale. Le croc est puissant, une crête distale est toujours présente.

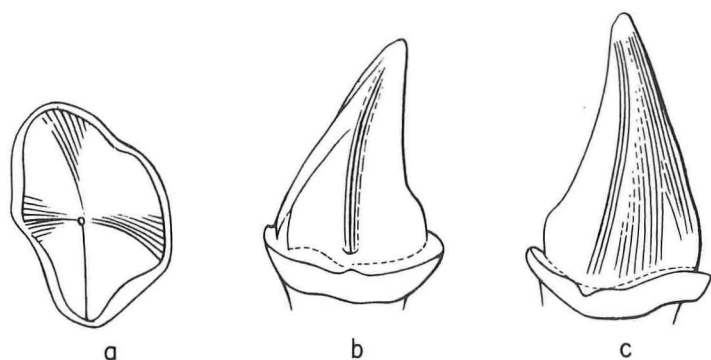
Une coupe au niveau du cingulum montre une section relativement bilobée. Le lobe labial est très fort, et se termine postérieurement par un net bourrelet qui occupe toute la hauteur de la couronne; la surface sub-plane postéro-labiale est très en retrait. Un faible sillon antéro-labial est surtout visible à la base de la couronne. La particularité de ce



— 7 —



— 8 —



— 9 —

Fig. 7 à 9. — Schématisation de la canine supérieure (C sup. g.) des chiroptères vespertilioninés.

7 : type A, *Myotis daubentoni* (HM. 26.012);

8 : type B, *Pipistrellus* groupe *javanicus* (MNHN. 1948.494B);

9 : type C, *Eptesicus serotinus* (HM. 29.002).

a : vue occlusale; b : vue linguale; c : vue labiale.

type de canine supérieure réside dans le fait qu'il existe une crête linguale, émoussée, en renfort, qui occupe toute la hauteur du croc. De plus, une crête mésiale joint souvent le cingulum au tiers supérieur de la crête linguale.

La position de la dent dans la rangée dentaire est la même que celle décrite pour le type A, et P4/ se situe dans le prolongement de l'axe défini par les crêtes opposées de la canine.

Comme les précédents, ce type, qui caractérise les plus évolués des vespertilioninés actuels, est sujet à quelques variations génériques, spécifiques et probablement individuelles. Cette variabilité se situe surtout au niveau de l'importance de la crête mésiale, de la position et de l'importance du bourrelet lingual, du degré de relèvement du cingulum dans sa partie postérieure. Mais, compris dans son sens global, il est très représentatif d'une nette tendance évolutive.

Outre les *Eptesicus* s.str., on relève la présence d'une canine du type C chez : *Ia*, *Histiotus*, *Otonycteris*, *Scotomanes*, *Scoteanax* et *Scotophilus*.

III. CANINE INFÉRIEURE

1. — *Rappel général*

Il est possible de reconnaître des morphologies différentes sur les canines inférieures des vespertilioninés, mais ces différences se succèdent et s'enchaînent d'une manière si subtile que seules, les formes extrêmes sont susceptibles d'être isolées a priori. Ce sont ces dernières qui ont été retenues pour la description des morphologies types. Aussi, plus encore ici que, pour les autres dents, faut-il accorder aux types proposés la plus large marge de variabilité.

Le type A I apparaît manifestement le moins évolué. La canine inférieure de *Stehlinia* (cf. p. 128), référible à ce type, illustre de façon vraisemblable ce qu'a pu être la morphologie des vespertilioninés ancestraux.

2. — *Morphologies A.*

Type A1 (Fig. 10)

Le type A1 est établi sur *Myotis daubentoni*.

La base de la couronne est nettement ovale, et le sommet du croc se situe dans son axe. Il est peu élevé.

La crête mésiale (a), épaissie, non tranchante, joint le sommet de la dent à l'extrémité antérieure du cingulum interne. Il existe un très léger décalage horizontal au niveau du point de jonction de la crête (a) et du cingulum interne. Ce dernier n'étant pas caréné, il n'existe pas un tranchant lingual continu semblable à celui que nous décrirons pour le type suivant A2. Une ébauche de crête linguale (b) est esquissée au sommet du croc, mais elle s'épaissit rapidement et c'est en fait la partie arrière, quelque peu anguleuse, du pilier lingual (c), à large base, qui marque la limite entre les faces linguale et distale. La crête postéro-labiale est relativement nette et verticale.

Une vue occlusale du croc montre que l'ensemble des faces labiale et antéro-labiale est régulièrement convexe. La face linguale, proportionnellement plus importante que sur le type A2, est convexe en sa partie postérieure, alors que sa partie antérieure, légèrement excavée, apparaît très en retrait de sa bordure avant constituée par la crête (a) et son prolongement cingulaire. La face distale est concave.

Le cingulum interne est d'importance égale sur toute sa longueur, il ne s'affine qu'à son extrémité antérieure; il n'est pas caréné et se fond assez régulièrement avec la base

interne du croc, comme un bourrelet plat accolé. Il n'existe donc pas de méplat cingulaire lingual. Le point le plus bas du cingulum interne se situe approximativement à la base postérieure du pilier labial et, depuis ce point, il est régulièrement ascendant vers l'avant. Il est aussi légèrement relevé à son extrémité postérieure où il conditionne une avancée cingulaire disto-linguale, avant de devenir distal et rectiligne. Le cingulum externe, moins important que l'interne, est, sur toute sa longueur, régulièrement ascendant vers l'avant. Seule son extrême partie postérieure amorce un léger relèvement avant de devenir rapidement distale. Il ne s'épaissit en aucun point ; sa partie antérieure ascendante s'amenuise et disparaît avant d'atteindre l'extrémité mésiale du croc (5). Elle reste sans contact avec l'extrémité antérieure du cingulum interne. On constate la réalisation d'une vallée latérale entre la base distale du croc et la bordure cingulaire.

L'espèce retenue pour la description du type A1 a volontairement été choisie parmi celles dont la canine inférieure possède les caractères les plus primitifs. La marge de variabilité dont il a été fait état permet d'associer à ce type des morphologies proches qui, parfois, reflètent l'amorce de tendances évolutives menant à des formes plus évoluées.

Parmi ces tendances, citons la plus grande hauteur de la canine par rapport à celle de P/4. Les deux dents ont la même taille chez les petits *Leuconoe*. L'accroissement de la canine est léger chez les *Selysius*, *Isotus*, *Paramyotis*. Il est plus net chez les grands *Leuconoe* et très marqué chez les *Plecotus*. Le sommet antérieur du cingulum interne, souvent émoussé, peut gagner en importance et même devenir acuminé. Ce dernier état paraît constant chez les plécotiformes. L'importance de l'avancée cingulaire postéro-interne est fluctuante, il semble toutefois que les différences soient d'ordre individuel. Par contre, un moindre développement de la vallée latérale postérieure du côté lingual — morphologie de transition menant aux types B — est toujours observé chez les *Plecotus* et plus encore chez *Corynorhinus* et *Euderma* (6). Enfin, le méplat cingulaire interne, absent ou très incomplet chez les *Leuconoe* de petite taille, est net et constant chez tous les autres leuconoïdes.

Type A2 (Fig. 11)

Le type A2 est établi sur *Myotis blythii*.

La base de la couronne est pratiquement ovale, exception faite d'une légère troncature postérieure. Le croc est haut, son sommet se situe à l'aplomb de la partie antérieure de la dent.

Une crête mésiale (a), bien marquée, joint le sommet de la dent à l'extrémité antérieure du cingulum interne. Entre le tranchant de cette crête et celui de la carène du bourrelet cingulaire interne, un décalage horizontal, léger mais bien visible, rompt la continuité de l'ensemble. Il existe cependant un tranchant lingual effectif sur toute la hauteur de la dent, ce qui la distingue nettement de celles référables au type A1.

Une seconde crête (b), linguale et nettement dessinée, unit le sommet de la dent au niveau le plus bas du méplat cingulaire interne. La crête linguale est verticale dans sa moitié supérieure, elle s'oriente ensuite légèrement vers l'arrière. Une troisième crête, postéro-labiale, nette sur les 2/3 supérieurs du croc s'estompe vers sa base et reste sans contact avec le méplat cingulaire. Cette crête est pratiquement verticale.

En vue occlusale, l'ensemble des faces labiale et antéro-labiale du croc est régulièrement convexe. La face linguale consiste en une vallée comprise entre la crête (a), prolongée de la carène cingulaire, et la crête (b). Elle est sub-plane et étroite.

Le cingulum interne, plus volumineux que l'externe, est ascendant vers l'avant depuis le niveau de la base de la crête linguale. Il atteint son plus important volume en sa

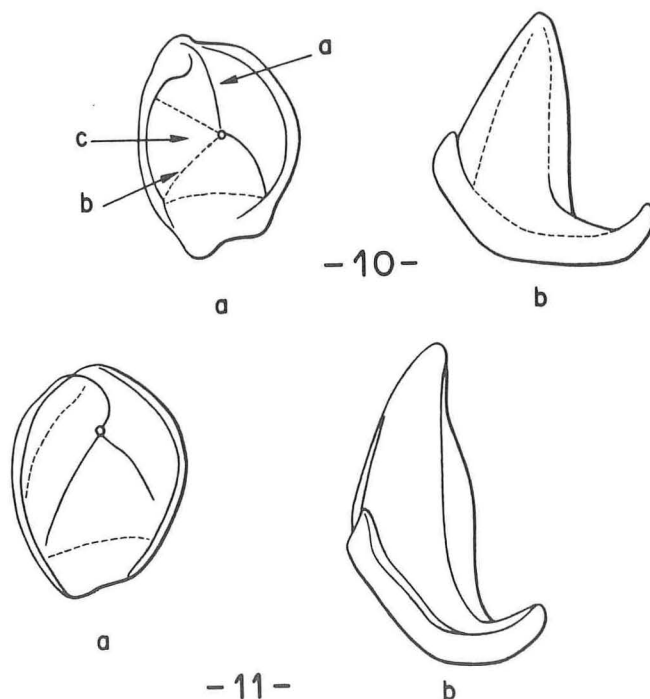


Fig. 10-11. — Schématisation de la canine inférieure (C inf. g.) des chiroptères vespertilioninés.
 10 : type A1, *Myotis daubentoni* (HM. 26.031);
 11 : type A2, *Myotis blythii* (HM. 26.049).
 a : vue occlusale; b : vue linguale (légende : a : crête mésiale; b : ébauche de crête linguale; c : pilier lingual).

partie médiane et s'affine brusquement à l'approche de son sommet. Ce dernier est nettement plus élevé que celui, correspondant, du cingulum externe. Dans sa partie postérieure le cingulum interne est ascendant sur une très courte longueur, puis il se prolonge distalement après avoir amorcé la formation d'une avancée cingulaire disto-linguale, pour faire sa jonction avec le cingulum externe sous la couronne de la P/2. Le cingulum externe, les vallées latérale et distale, sont morphologiquement identiques à ceux observés sur le type A1.

3. — Morphologies B

Type B1 (Fig. 12)

Le type B1 est établi sur *Pipistrellus pipistrellus*.

La base de la couronne est subtriangulaire, voire subtrapézoïdale. Le croc est peu élevé, proche sur ce point de celui du type A1, son sommet se situe dans l'axe de la dent.

La crête mésiale (a), nettement marquée, relie le sommet de la couronne à l'extrémité antérieure du cingulum interne. Ce dernier est caréné, tout au moins dans sa partie antérieure. On constate un très fort décalage latéral dans la succession des deux crêtes, cette particularité est encore renforcée par l'importance de la partie terminale antérieure du cingulum interne qui, sur l'espèce considérée, est non seulement volumineuse mais cuspidée.

De même que sur le type A1, on relève la présence d'un pilier lingual. Il est toutefois beaucoup moins massif, et son arête postérieure est si nettement tracée qu'il est possible de l'assimiler à une crête postéro-linguale. Cette crête, verticale sur la plus grande partie de sa hauteur, s'étend distalement et effectue sa jonction avec la base de l'avancée

cingulaire disto-interne. La crête postéro-labiale est nette et verticale du sommet à la base. Il y a jonction de cette crête avec le cingulum externe.

En vue occlusale, les faces labiale et antéro-labiale du croc constituent un ensemble convexe. La face linguale, surtout structurée par le pilier lingual, est grossièrement convexe. Toutefois, on remarque, dans sa partie antérieure, un profond sillon entre le pilier lingual et la crête mésiale. Plus bas, le relief s'affirme et se creuse en vallée au niveau du cingulum interne. La face distale du croc, particulièrement excavée dans sa partie médiane, peut être qualifiée de concave.

Le cingulum interne présente une section constante sur la plus grande partie de sa longueur. Son extrémité antérieure est acuminée. Il est ascendant vers l'avant sur les 4/5^e antérieurs de sa longueur. Le cinquième postérieur amorce une remontée et fusionne avec la base de la crête postéro-linguale. Le cingulum externe est constamment ascendant entre son point le plus distal, c'est-à-dire au niveau de la crête postéro-labiale, et son extrémité antérieure. Dans son ensemble, il est plat, d'épaisseur peu variable ; son bord supérieur arrondi ne constitue pas un important méplat cingulaire. Son sommet antérieur se fond avec la couronne. Le cingulum externe ne se prolonge que très peu vers l'arrière ; il se coude très brusquement pour devenir distal, et joindre directement la base interne de l'avancée cuspidée postéro-linguale. Les conditions pour la formation d'une vallée postérieure latérale, comme cela est observé sur les types A1 et A2, ne sont pas réalisées.

La morphologie du type B1, telle que nous la proposons et dans toute la rigidité de sa description, ne correspond qu'à quelques *Pipistrellus* et à de rares eptesiformes de petite taille. La plupart des pipistrelles montrent déjà quelques modifications au niveau de la couronne. Le pilier lingual disparaît pour laisser place à une crête postéro-linguale nette, peu prolongée vers l'arrière de sa base. Le sillon vertical de la partie antérieure de la face linguale est moins profond, il ne subsiste plus qu'à la base ou même disparaît. Le triangle distal devient sub-plan.

La variabilité individuelle intervient sur la troncature distale ; il subsiste sur certains spécimens la trace d'une vallée latérale postérieure. De plus, l'accroissement de la taille par rapport à celle de P/4 est perceptible, bien que peu marqué. Cette morphologie est très fréquente, on la trouve chez les genres suivants : *Chalinolobus*, *Eptesicus* (petites formes), *Laephotis*, *Philetor*, *Pipistrellus*, *Scotoecus*, *Scotozous*, *Tylonycteris*. Cette dernière particularité est aussi observable sur des genres rattachés au type A : *Corynorhinus* et *Euderma*.

A un stade plus avancé d'évolution, le croc peut s'affiner alors que la base de la couronne s'élargit. L'avancée cingulaire postéro-interne s'estompe, et la bordure distale se courbe en retrait interne. Ce niveau évolutif, qui semble amorcer une orientation originale, est observé chez certains *Glauconycteris*, particulièrement *variegata*.

Le type B1 est très probablement issu, par une longue évolution, d'une morphologie de type A1 (7). Il paraît résulter de la réduction des rangées dentaires, ou tout au moins, être souvent lié à cette tendance.

Ce type B1 semble porteur d'un fort potentiel évolutif. Si, à partir de lui, on range les canines inférieures selon l'ordre croissant de leur degré d'évolution, on met en évidence la présence de deux grands courants menant aux formes terminales B2 et B3.

Le courant menant à B2 est linéaire, il n'implique que les espèces du seul genre *Nyctalus*. Celui menant à B3 est quelque peu buissonnant. Ce fait s'explique puisqu'il concerne de nombreux genres, bien différenciés par ailleurs, dont les canines inférieures constituent une série de morphologies intermédiaires de plus en plus proches de celle, présentement extrême, de *Scotophilus*. Dans cette série on peut citer, suivant le degré de

l'évolution constaté : *Vespertilio*, *Lasiurus*, *Dasypterus*, *Eptesicus* s.str., *Histiotus*, *Ia*, *Scotomanes*, *Otonycteris* et *Hesperoptenus*.

Type B 2 (Fig. 13)

Le type B 2 est établi sur *Nyctalus lasiopterus*.

Les bordures linguale, mésiale et labiale de la couronne, au niveau du cingulum, constituent la partie étroite d'un ovale bien tracé. Cette figure est coupée distalement par une bordure courbe et en retrait par rapport à ses extrémités. Le croc, courbé et élevé, a son sommet situé à l'aplomb de la partie postéro-interne de la couronne.

La crête mésiale, bien marquée depuis le sommet, aboutit, à mi-hauteur du croc, à la très forte terminaison antérieure du cingulum interne. La crête postéro-labiale, assez nette, ne s'efface qu'à sa base, très en retrait de la bordure cingulaire. Ces dispositions des crêtes déterminent un croc ayant une face mésio-labiale arrondie, et une large face distale sub-plane. La face linguale, étroite, est sub-plane à sa partie supérieure, alors que sa partie basale est presque complètement couverte par le bourrelet cingulaire.

Le cingulum interne, d'importance régulière dans ses parties médiane et postérieure, devient de plus en plus volumineux au fur et à mesure qu'il s'élève vers l'avant. Il atteint sur ce type de dent un développement unique chez les vespertilioninés. Le cingulum externe, peu épais, conditionne un méplat cingulaire étroit. Sa hauteur est régulière sur la plus grande partie de sa longueur. Il s'affine, à l'avant, jusqu'à l'extrémité de la partie ascendante, c'est-à-dire au niveau de 1/3, soit beaucoup plus bas que l'extrémité antérieure du cingulum interne. Postérieurement il contourne l'arrondi postéro-externe, respectant un écart constant avec la base du croc. Légèrement ascendant dès qu'il devient distal, il le reste jusqu'à mi-longueur pour redescendre ensuite et atteindre l'extrême base interne de la cuspide cingulaire postéro-interne. Sur ce type de dent, le point le plus bas du méplat cingulaire interne n'est que légèrement plus élevé que le même point du méplat cingulaire externe.

Type B 3 (Fig. 14)

Le type de B 3 est établi sur *Scotophilus gigas*.

La base de la couronne, au niveau du cingulum, figure une circonférence coupée par une sécante distale. Cette bordure distale est rectiligne et en retrait de l'avancée cingulaire postéro-interne. Le croc, courbe et élevé, a son sommet situé à l'aplomb de la partie postéro-interne de la couronne.

La crête mésiale, nulle au sommet du croc, est pratiquement remplacée par un fin prolongement ascendant et légèrement caréné du cingulum interne. La crête linguale est mieux marquée, son profil décrit un tracé régulier arqué, qui aboutit à l'extrémité postérieure ascendante du cingulum interne. Ces dispositions conditionnent une face linguale en lunule régulière et sub-plane. La crête postéro-labiale, bien dessinée au sommet, mousse à la base, sépare très nettement l'arrondi labial de la face distale sub-plane.

Le cingulum interne, fort et régulier dans la zone linguale, s'affine dans sa partie antérieure ascendante, alors que distalement il s'enroule en un court colimaçon et constitue la cuspide postéro-interne. Le cingulum externe est de faible épaisseur. Sa hauteur, importante dans sa partie médiane, est très affinée vers l'avant. Aucun relief n'est visible à son extrémité mésiale; le méplat labial est étroit. Postérieurement il contourne régulièrement et étroitement la base du croc; son prolongement distal est fortement ascendant jusqu'au niveau, très nettement plus élevé, de la base du relief

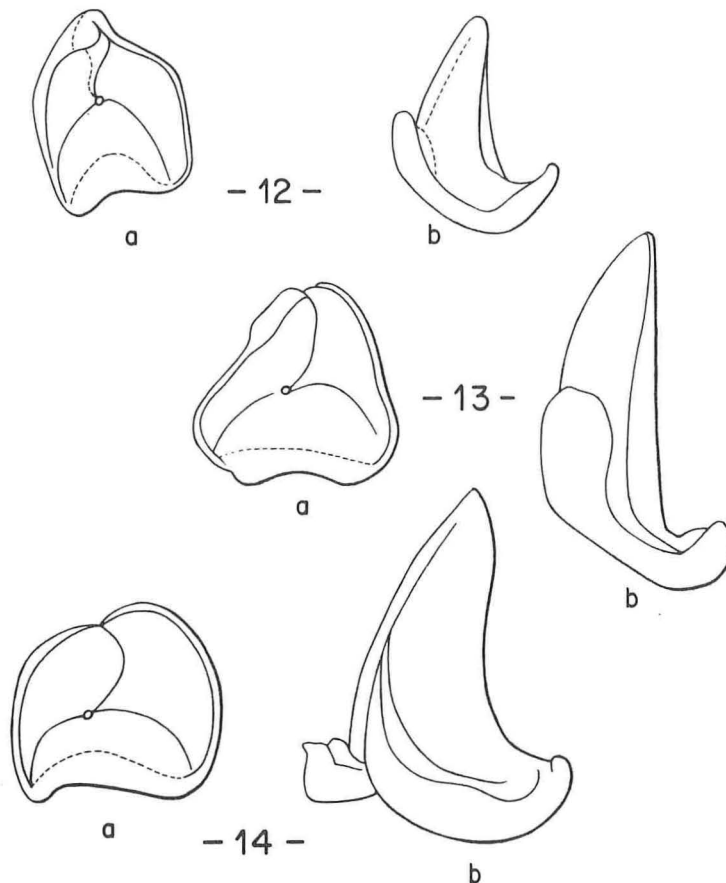


Fig. 12 à 14. — Schématisation de la canine inférieure (C inf. g.) des chiroptères vespertilioninés.

12 : type B1, *Pipistrellus pipistrellus* (HM. 008);

13 : type B2, *Nyctalus lasiopterus* (MNHN. 1896.2431);

14 : type B3, *Scotophilus gigas* (BMNH 47.7).

a : vue occlusale; b : vue linguale (sur 14 b est indiquée la disposition de I/3).

cuspidaire postéro-lingual. Sur ce type de dent, le point le plus bas du méplat cingulaire interne est beaucoup plus élevé que le même point du méplat cingulaire externe.

IV. DEUXIÈME ET TROISIÈME PRÉMOLAIRES SUPÉRIEURES : P2/ - P3/

1. — *Rappel général*

Suivant en cela tous les auteurs actuels nous avons considéré comme P2/ la première prémolaire observable sur la rangée dentaire. On suppose que, les chiroptères paraissant très liés phylogéniquement aux insectivores, les ancêtres des premiers possédaient comme ces derniers quatre prémolaires. Toutefois, le fait n'est pas prouvé, tous les chiroptères fossiles connus à ce jour n'ont jamais présenté plus de trois prémolaires.

La variabilité individuelle complique la description de ces dents. En outre, leur orientation et leur position dans la rangée dentaire ne sont pas constantes.

Deux types morphologiques doivent néanmoins être isolés, sans qu'il soit possible de les considérer comme rigoureusement représentatifs de l'un ou l'autre des deux grands rameaux leuconoïde et nyctaloïde. Cette constatation confirme, une nouvelle fois, combien les mêmes tendances évolutives affectent, sans discrimination, les diverses subdivisions supragénériques du grand ensemble vespertilioniné.

2. — *Type A*

Le type A est établi sur *Myotis bechsteini*.

Le plus souvent, chez les leuconoïdes mais aussi chez les genres *Eudiscopus* et *Lasionycteris*, les P2/ et P3/ ont une base ovale, voire circulaire. Elles sont unicuspidées comme cela est d'ailleurs le cas chez tous les autres vespertilioninés. Leur sommet est médian, et le méplat cingulaire toujours complet. En profil interne, le cingulum dessine, dans la majorité des cas, une courbe régulière, ascendante mésialement et distalement. La couronne est conique. En principe, une crête distale est distincte, mais son orientation dépend de celle prise par la dent elle-même.

Chez les espèces porteuses de prémolaires supérieures référables au type A, ces dernières, y compris P4/, sont disposées dans le prolongement du plus grand axe de la canine.

3. — *Type B*

Le type B est établi sur *Pipistrellus pipistrellus*.

C'est une morphologie de type B qui est observée, à de rares exceptions près, chez les nyctaloïdes ayant conservé une P2/. Toutes proportions gardées, l'aspect de cette dent est presque caniniforme. La couronne, arrondie mésialement, porte une crête distale nette. La face postéro-labiale est convexe, alors que le côté lingual est souvent sub-plan. Le cingulum, en principe complet, est très marqué sur la face linguale. En profil interne, le cingulum constitue un « V » profondément échancré. Chez les espèces référables à ce type, la P3/ a disparu et P2/ est en pleine phase de régression. Quand une morphologie de type B est observable, le prolongement théorique du plus grand axe de la canine passe à l'extérieur de l'alignement P2/ - P4/.

4. — *Processus de régression de P2/ - P3/, voire disparition de P3/, chez les espèces référables au type A*

La régression des petites prémolaires supérieures est en corrélation directe avec la réduction de la longueur de la rangée dentaire. Cette remarque est d'ailleurs valable pour les espèces référables à la morphologie B.

Un cas de moindre réduction est constaté sur *Myotis bechsteini*; les P2/ - P3/ de cette espèce sont placées dans l'axe de la rangée dentaire. Les surfaces de leurs bases sont encore proches, bien que P3/ soit déjà moins volumineuse et haute que P2/, et qu'un léger diastème sépare P3/ de P4/. *Myotis mystacinus* présente une morphologie et une disposition plus évoluées; P3/ est nettement plus réduite que P2/, et les deux dents tendent vers un déplacement interne. Des proportions et implantations voisines sont enregistrées sur *Myotis daubentoni* et *Myotis capaccinii*. C'est parfois à partir de structures semblables qu'apparaissent les premières disparitions « accidentelles » de P3/. C'est ainsi que chez *Myotis nattereri* P3/ fait parfois défaut; nous avons constaté les faits sur plusieurs spécimens champenois. Des remarques analogues ont été faites par Miller et Allen (1928) pour *Myotis thysanodes*, espèce américaine extrêmement proche de *nattereri*. Avec *Myotis emarginatus* la réduction de P3/ s'accroît, la dent est partiellement chevauchée par P2/ et P4/.

A partir de ce stade, divers modes évolutifs sont observés. *Rickettia* a une P3/ réduite et fortement déplacée vers l'intérieur; la combinaison des deux effets place l'ensemble des prémolaires dans une phase très avancée de la disparition de P3/. Les remarques concernant *Chrysopteron* sont proches; alors que, chez *Cistugo*, ce sont les deux premières prémolaires qui régressent simultanément.

La disparition de P3/ est spécifiquement stabilisée chez *Myotis fortidens*, qui conserve une P2/ relativement forte, située comme P4/ dans le prolongement du plus grand axe de la canine; sur cette espèce il n'y a plus de diastème P2/ - P4/. La même disparition de P3/ est effective chez *Myotis ridleyi* et *Myotis rosseti*. Pour ces deux dernières espèces, P2/ est un peu plus réduite, et il subsiste un très faible diastème entre P2/ et P4/.

Pizonyx montre une morphologie des P2/ et P3/ très particulière. Ce genre, bien différencié par de nombreuses particularités, n'est pas affecté par la tendance à la réduction des petites prémolaires supérieures. L'allongement global de la partie antérieure de la rangée dentaire est manifeste au niveau des P2/ et P3/, qui sont modifiés et allongés. Ces dents à base nettement ovalaire sont munies d'un fort tranchant distal qui aboutit à un relief cingulaire, légèrement cuspidé, d'une même facture que celui observé sur la canine. Contrairement à la règle générale, valable pour tous les autres genres, c'est la P3/ qui est, ici, légèrement plus importante que la P2/. Cette différence de taille apparaît particulièrement lorsqu'on compare les surfaces basales au niveau des cingulum.

Chez les plécotiformes la morphologie des petites prémolaires supérieures est identique à celle décrite pour les leuconofomes. P3/ est toujours absente et P2/ atteint son maximum de réduction sur *Corynorhinus*.

5. — *Processus de régression menant à la disparition de P2/ chez les espèces référables au type B*

Chez les espèces porteuses de prémolaires supérieures de type B, la réduction de la rangée dentaire est nettement marquée. En conséquence le rapprochement de la canine et de P4/ est déjà très engagé. En de nombreuses occasions, l'accolement de ces deux dents est chose faite. Ce processus a pour complément normal le rejet de P2/ vers l'intérieur de la rangée dentaire. Ce déplacement reste cependant modeste puisque la morphologie de la canine et celle de P4/ ménagent, le plus souvent, le logement de P2/. Cette dernière conserve durant toutes les phases de sa régression sa morphologie initiale, et ne la perd qu'à l'extrême limite de sa réduction.

De nombreuses espèces de pipistrelles constituent une série qui matérialise bien les états successifs de la régression de P2/. Le genre *Pipistrellus* n'est pas le seul concerné, et le même mode évolutif se retrouve chez les *Nyctalus*. Un autre genre nyctalodonte, *Barbastella*, montre une réduction telle de P2/ qu'il ne subsiste pratiquement qu'un vestige dentaire.

La disparition de P2/, fluctuante chez *Hypsugo*, est, à de rares exceptions près, spécifiquement stabilisée chez les petits eptésiformes (Groupe Collectif - cf. II^e Partie).

V. QUATRIÈME PRÉMOLAIRE SUPÉRIEURE : P4/.

1. — *Rappel général*

La morphologie de cette dent, chez les formes éocènes, est connue par les genres : *Icaronycteris*, *Palaeochiropteryx*, *Archaeonycteris*, *Ageina*, *Matthesia* et *Hassianycteris* (cf. p. 128). Sur toutes ces formes, P4/ présente une couronne à base sub-triangulaire et à sommet médian. Ce dernier est relié par une crête à l'angle postéro-externe. Le cingulum est plus fort labialement et sur l'arrondi interne. Chez ces formes fossiles existent d'importantes variations de la P4/, différences aussi nettes, d'ailleurs, que celles observées sur les molaires des mêmes.

Chez une forme plus récente, *Stehlinia*, (Sigé *op.cit.*, fig. 1), la P4/ présente des caractéristiques particulières. La section de la couronne est sub-triangulaire et son sommet occupe une position pratiquement médiane. Les faces antérieure et postérieure de la couronne sont sub-planes. La face labiale montre une section convexe vers l'avant, alors qu'elle est légèrement concave postérieurement. Les crêtes linguale et postéro-labiale sont vives; l'antéro-labiale est peu marquée. La crête postéro-labiale présente une indentation. Le talon postéro-lingual est peu développé. Le cingulum est complet. Les angles antéro-labial et postéro-labial sont arrondis et sans saillie, l'angle antéro-lingual est légèrement relevé.

Le contour de la dent est en principe plus sinueux chez les actuels. Il semble que la tendance va dans le sens d'un plus important développement du talon et du bourrelet postéro-lingual.

La création de quatre types, strictement basés sur la morphologie de la couronne (8), peut paraître particulièrement arbitraire tant il est certain que ces types ont de réels liens entre eux. Il faut les considérer comme autant de repères inclus dans une série pratiquement continue. Ce découpage offre toutefois la possibilité de permettre la mise en évidence de la tendance qui prévaut dans certains groupements naturels d'espèces.

2. — *Type A* (Fig. 15)

Le type A est établi sur *Myotis emarginatus*.

La position relativement médiane du sommet de la couronne fait que la base antéro-labiale de cette dernière ne provoque que très peu la formation d'une saillie du même angle au niveau du cingulum. La base de la couronne, en vue occlusale, est sub-triangulaire, et le flexus labial est pratiquement nul. L'angle antéro-labial, le bord mésial et l'ensemble du talon postéro-lingual constituent un arrondi continu, seulement interrompu au niveau du bord mésial par une avancée angulaire du cingulum, qui paraît constante. La face postéro-interne de la couronne est verticale dans sa partie supérieure, mais la pente s'adoucit vers la base en direction du talon, qui est très peu développé. Le méplat cingulaire est relativement étroit sur les bords labial et mésial, plus marqué sur la partie postéro-linguale; mais il est nul sur l'avancée distale. Il n'existe pas de cuspide cingulaire antéro-linguale, mais ce relief est présent sur bon nombre d'espèces référa- bles au type A. En profil interne, la crête antéro-linguale, peu marquée sauf au sommet, est presque verticale. Il n'y a pas de crête antéro-labiale; la postéro-labiale est forte et tranchante; son profil est peu concave et ne s'incurve que vers la base postérieure.

3. — *Type B* (Fig. 16)

Le type B est établi sur *Pipistrellus abramus*.

Comme sur le type A, la position relativement médiane du sommet de la couronne fait que la base antéro-labiale de cette dernière ne provoque que très peu la formation d'une saillie antéro-externe au niveau du cingulum. La partie antéro-labiale du flexus et la face mésiale de la dent forment un arrondi assez régulier. Une avancée angulaire mésiale du cingulum est parfois observable, comme sur le type A. Le flexus labial est très peu sinué: sa partie convexe antérieure est à peine séparée de la partie postérieure par une inflexion concave. La face postéro-interne de la couronne est verticale vers le sommet et s'infléchit peu vers la base; ainsi se constitue la cuvette du talon postéro-lingual. La présence d'une cuspide cingulaire antéro-linguale est habituelle. Toutefois, elle manque chez certaines formes et son degré de développement est très variable. Le méplat cingulaire est complet mais inégal dans son importance. Il est en principe étroit

sur la partie distale alors qu'il est fort sur tout le talon postéro-lingual. Il est assez régulier le long du flexus labial, et présente des variations au niveau de l'angle antéro-labial et sur la bordure mésiale. La crête linguale est peu tranchante; elle atteint la base de la couronne au niveau de la cuspside cingulaire antéro-linguale, mais il existe une nette et fine vallée entre ces deux reliefs. En profil interne, la crête antéro-linguale est oblique. La crête antéro-labiale est peu marquée, presque en bourrelet. La postéro-labiale est tranchante, son profil est relativement concave et sans indentation.

4. — *Type C* (Fig. 17)

Le type C est établi sur *Eptesicus serotinus*.

Ce type de P4/ présente quelques points communs avec le type B dont il pourrait être un des aboutissants. Il présente en outre la particularité de n'être observé que sur les espèces de moyenne et grande tailles. La couronne, à pointe encore médiane, montre une base nettement trilobée. Elle est forte; sa partie antéro-labiale conditionne la saillie antéro-externe visible au niveau du cingulum. Le bord labial présente deux sections, une antérieure, convexe, séparée de la postérieure par un retrait concave. A cet égard, la position de C est intermédiaire entre celles des types B et D. L'angle antéro-labial est arrondi; son tracé se poursuit mésialement avant d'amorcer, sur une faible section, un retrait concave qui aboutit au talon de la dent. Le cingulum est partout présent sauf au niveau de l'angle postéro-labial, comme c'est d'ailleurs le cas pour les quatre types décrits. Sur le pourtour du talon postéro-lingual le cingulum est plus fort et revêt l'aspect d'un bourrelet. Il n'existe pas de cuspside cingulaire antéro-linguale chez *Eptesicus serotinus*, mais ce relief est présent sur diverses espèces référables au type C. Comme pour les espèces des types B et D, la bordure distale du talon est très variable. Elle peut être pratiquement rectiligne, infléchie vers l'intérieur suivant une courbe régulière ou nettement marquée par un angle rentrant, comme c'est le cas chez *Eptesicus serotinus*. De même l'importance de la cuvette interne du talon varie spécifiquement et parfois d'un individu à l'autre. Sur l'espèce prise pour type, elle est de moyenne importance. La crête linguale est bien marquée; l'antéro-labiale est à l'état d'ébauche vers la base; la postéro-labiale est nette et tranchante, à peine concave, et ne présente pas d'indentation.

5. — *Type D* (Fig. 18)

Le type D est établi sur *Eptesicus rendalli*.

Sur ce type de P4/ le sommet de la couronne est moins médian, et le lobe antéro-labial est moins important. Ces deux caractères donnent à la dent sa morphologie particulière. De plus, ces dispositions conditionnent une nette modification du flexus, dont les deux sections sont très différenciées. La postérieure conserve sa morphologie primitive comme sur les types A, B et C, alors que l'antérieure se situe très en retrait par rapport à la précédente. Il en résulte que la partie antéro-labiale et le bord mésial de la dent forment un angle, à sommet arrondi, proche de 90°. La faible échancrure relevée sur le bord mésial correspond au point de contact avec la canine. Elle est plus ou moins variable spécifiquement et individuellement, d'où le peu d'importance qu'on peut attacher à ce caractère dans un contexte systématique au niveau générique. Le cingulum, très net sur le bord labial et la face mésiale, est beaucoup plus important sur le pourtour du talon postéro-lingual. Peu important sur le bord distal, il disparaît au niveau de l'angle postéro-labial. Sur l'espèce choisie pour établir ce type de P4/, il n'existe pas de cuspside cingulaire antéro-linguale, mais cette dernière est très nette sur certaines P4/ rattachables au type D. Comme pour les types B et C, il existe une grande

variabilité dans l'importance du talon et de la cuvette interne. Cette dernière s'accroît en fossette à l'aplomb de la racine linguale. Les types B, C, et D ont en commun un bord distal très fluctuant : il peut être rectiligne ou, à l'inverse, constituer un angle rentrant très prononcé. Ce caractère a une grande incidence sur la morphologie générale du talon. La crête linguale est faiblement marquée; l'antéro-labiale est nulle. La crête postéro-labiale est tranchante, légèrement sinuée en vue occlusale. Elle n'atteint pas le cingulum, mais le sommet d'un très léger relief postéro-labial. Cette petite proéminence, située à l'extrémité de l'avancée postéro-labiale, ne semble pas exister sur les autres types de P4/.

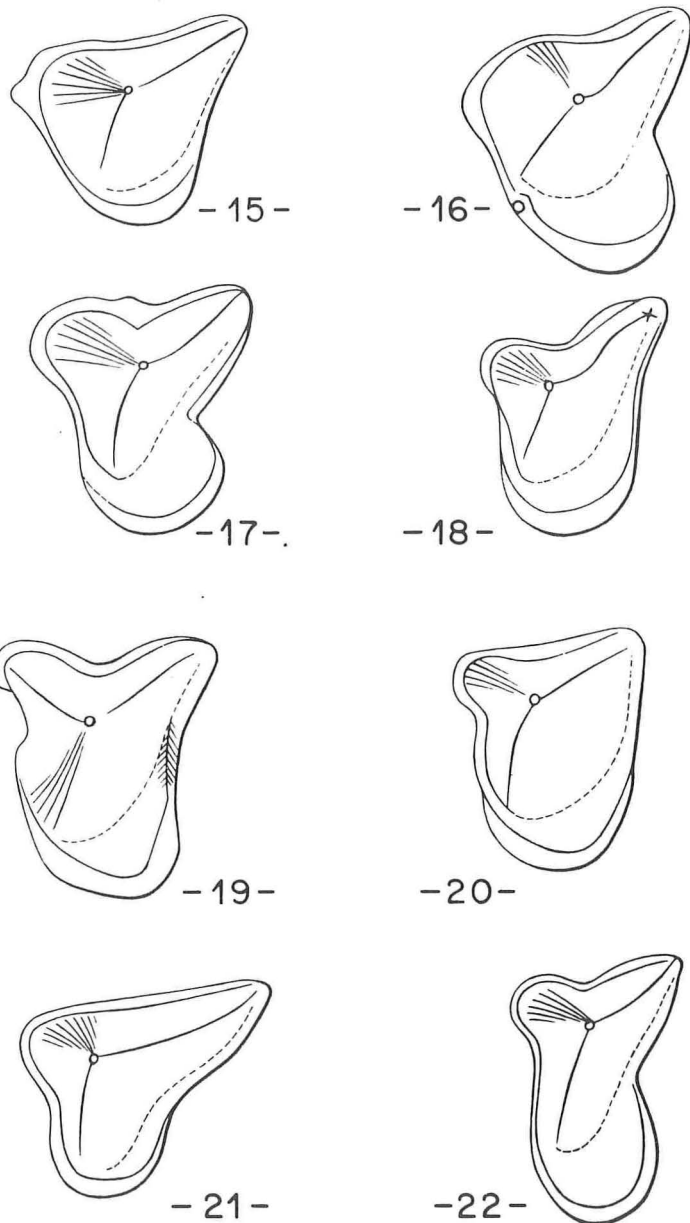


Fig. 15 à 22. — Schématisation de la dernière prémo-laire supérieure (P4/ g.) des chiroptères vespertilionnés.

15 : type A, *Myotis emarginatus* (HM. 26.018);

16 : type B, *Pipistrellus abramus* (RNH. Coll. Kuroda 499);

17 : type C, *Eptesicus serotinus* (HM. 29.002);

18 : type D, *Eptesicus rendalli* (MNHN. 1895.400);

19 : type particulier, *Scotophilus gigas* (BMNH. 47.7);

20 : type particulier, *Nycticeius (Scotorepens) greyii* (BMNH. 12.2.2.8);

21 : type particulier, *Plecotus austriacus* (BMNH. 67.2322);

22 : type particulier, *Glauconycteris variegata* (CB. 009).

Vue occlusale.

6. — Essai de répartition des types de P4/ chez les vespertilioninés

Ces types une fois définis, il a été procédé à une vérification de leur répartition chez les vespertilioninés. En résumé, il ressort que les formes fossiles éocènes, citées précédemment, ont une P4/ rattachable au type A.

La confrontation générale laisse supposer que les types C et D sont issus, par le jeu de combinaisons très diverses, des types A et B, moins spécialisés.

Parmi les actuels, le type A est uniquement représenté chez les leuconofomes, il n'y est toutefois pas exclusif, certains *Leuconoe* ont une P4/ plus évoluée dont la morphologie est conforme au type B.

Le type B est constant chez de nombreux nyctaliformes, c'est le cas des genres *Pipistrellus*, *Scotozous* et *Nyctalus*. Les *Pipistrellus* du groupe *kuhlii*, odontologiquement plus évolués que les autres espèces congénériques, ont une P4/ référable au type B tendant vers le type D. Chez les *Tylonycteris*, qui sont des eptésiformes, la P4/ est encore du type B.

Le type C caractérise particulièrement les *Eptesicus* s.str. et les genres morphologiquement associables : *Ia*, *Histiotus*, *Otonycteris*. Des observations faites sur l'ensemble des vespertilioninés, il ressort que cette morphologie n'est constatée que chez des espèces de moyenne et forte tailles.

Le type D est réalisé chez de nombreuses formes. Tous les eptésiformes de petite taille, rattachables au Groupe Collectif (cf. II^e Partie), qu'ils soient euro-asiatiques ou africains, présentent une P4/ du type D. Seul, *Eptesicus pumillus*, moins évolué sur le plan dentaire, a conservé une P4/ de type B. Le type D est également observé sur les genres suivants : *Baeodon*, *Euderma*, *Laephotis*, *Lasionycteris*, *Mimetillus*, *Nycticeius*, *Philetor*, *Rhogeëssa*, *Scoteanax*, *Scotoecus*, *Scotomanes*, *Scotorepens*. Malgré quelques légères modifications morphologiques, les P4/ des genres : *Barbastella*, *Chalinolobus*, *Glauconycteris*, *Vespertilio*, peuvent être rattachées au type D.

D'autres genres présentent une morphologie de la P4/ qui s'apparente aux types définis plus avant, tout en étant manifestement l'objet de tendances évolutives particulières. *Scotophilus* en est un exemple remarquable (Fig. 19). Chez les espèces de ce genre, toutes les dents subissent de profondes modifications, et la P4/ n'échappe pas à cette règle. Le resserrement général de la rangée dentaire a provoqué une régression du lobe postéro-labial de cette dent. Les deux lobes constituant le flexus labial sont sub-égaux, et séparés par une légère inflexion concave. Un stade plus avancé peut être observé chez *Nycticeius (Scotorepens) greyii* (Fig. 20), ici la régression simultanée des deux lobes fait que la bordure labiale devient rectiligne.

Par ailleurs, la morphologie de P4/ relevée sur les diverses espèces référables au genre *Plecotus* (Fig. 21) pourrait être un des aboutissements possibles de l'évolution du type A. Elle est caractérisée par un net allongement du lobe postéro-labial, qui conditionne un flexus labial pratiquement rectiligne. En outre, le talon lingual est très peu développé. Cette particularité sépare *Plecotus* de *Corynorhinus*, dont la P4/ peut être assimilée au type B.

Référé au type D, la P4/ de *Glauconycteris variegata* (Fig. 22) montre le cas extrême de développement transversal minimum observé chez les vespertilioninés. Elle a surtout été schématisée pour mettre en évidence la grande différence de structure qui existe entre cette dent et son homologue chez les *Plecotus*.

VI. PRÉMOLAIRES INFÉRIEURES : P/2 - P/3 - P/4.

1. — *Rappel général*

L'examen des petites prémolaires, P/2 et P/3, quand cette dernière existe, montre une pluralité de morphologies, proches et imbriquées, difficilement classables selon un ordre qui reflèterait une réelle succession de degrés évolutifs. Toutefois la distinction de deux types principaux est possible; elle est principalement fondée sur le dessin de la couronne au niveau du méplat cingulaire. On constate qu'en général les espèces qui présentent une rangée dentaire de longueur peu réduite ont des P/2 et P/3 circulaires ou ovalaires, à méplat cingulaire régulier. Chez celles ayant une rangée dentaire de longueur réduite, et le plus souvent dépourvue de P/3, le dessin de la base quitte les formes géométriques régulières; l'importance du méplat cingulaire est irrégulière; surtout, il existe des avancées cingulaires, antéro et postéro-internes, cuspidées ou non.

D'autre part, et concurremment, les espèces dont la longueur de la rangée dentaire est peu réduite, ont une P/4 sub-trapézoïdale toujours et nettement plus longue que large. Par contre, chez les espèces dont la longueur de la rangée dentaire est en régression, la P/4 est, à de rares exceptions près, aussi large que longue ou parfois même plus large que longue. En outre, dans le premier cas, la face interne de la dent, et particulièrement la partie postérieure de cette face, se situe dans l'axe de la rangée dentaire. Dans le second cas, cette même face, privée partiellement ou totalement de sa partie postérieure, tend vers une même orientation que celle de la face homologue de la canine.

A la différence de P/2 et P/3, la prise en considération des formes et dimensions de la P/4 permet d'envisager une classification reflétant la continuité des divers niveaux évolutifs.

Ces constatations suggèrent une première discrimination : la division des prémolaires inférieures en deux grands groupes très inégalement répartis chez les vespertilioninés. Elles permettent aussi, si l'on considère l'ensemble « Canine-P/4 », d'isoler, non sans certaines restrictions, des caractères utiles à une meilleure connaissance de la systématique de cette sous-famille. Pour ces raisons, l'étude de ces dents requiert un plan quelque peu différent de celui suivi habituellement. Dans un premier temps, il sera procédé à la description des types morphologiques de chacune des prémolaires et de leur variabilité respective. Les ensembles seront examinés dans un second temps.

2. — *Deuxième prémolaire inférieure : P/2**Type A :*

Le type A est établi sur *Myotis daubentoni*.

Cette espèce s'inscrit parfaitement dans le cadre de celles dont la longueur de la rangée dentaire est peu réduite. La description de sa P/2 peut, au moins pour l'essentiel, être admise pour toutes les autres P/2 référables au type A. La couronne est ovale, son sommet se situe dans l'axe de la dent. Le cingulum, peu saillant, est légèrement relevé mésialement et distalement. Le méplat cingulaire est complet, régulier sauf à l'arrière où il est un peu plus large. Il n'existe pas d'avancée cingulaire, tant antéro que postéro-interne.

L'unique cuspside porte deux crêtes, l'une mésiale, l'autre distale. La face labiale est régulièrement convexe, la linguale est sub-plane. La partie médiane du côté interne est verticalement renforcée par un épaississement de l'émail, qui s'estompe de façon progressive latéralement. Cette disposition contribue à accentuer l'importance des crêtes.

Les observations réalisées sur les P/2 des vespertilioninés montrent qu'il existe entre elles des différences, souvent minimes, et que ces dernières ne sont pas spécifiques mais relèvent surtout de la variabilité individuelle. Cette instabilité morphologique de la couronne affecte divers points. La face interne peut être totalement dépourvue de renfort vertical, dans ce cas elle tend à devenir régulièrement convexe, mais cette convexité est toujours beaucoup moins marquée que celle de la face externe; ces structures s'observent chez *Myotis macrotarsus* et *Myotis ricketti*. Les crêtes peuvent aboutir à l'intérieur du méplat cingulaire : *Myotis capaccinii*, ou atteindre la partie externe du méplat cingulaire avec formation d'un bourgeon discrètement cuspidé : *Myotis emarginatus*, *Myotis mystacinus*. Le cingulum, particulièrement du côté externe, est parfois légèrement saillant, il se présente alors en « V » largement ouvert : *Myotis emarginatus*.

Type B :

Le type B a été établi sur *Pipistrellus abramus*.

Ce second type de P/2, observé sur les espèces dont la longueur de la rangée dentaire est en voie de réduction, est, de beaucoup, le plus fréquent chez les vespertilioninés. Il est décrit sur une espèce dont la P/2 réunit tous les caractères essentiels qui en font un type moyen très représentatif de l'ensemble.

La base de la couronne peut être qualifiée de sub-trapézoïdale si l'on excepte la bordure externe qui constitue un arondi régulier. Le méplat cingulaire, peu saillant, est complet mais d'importance très inégale. Large en sa partie mésiale, il conditionne une avancée antéro-linguale cuspidée, puis sa largeur va en s'amenuisant régulièrement, jusqu'à un point situé avant la base de la crête postéro-linguale. Il devient ensuite ascendant, et se termine par une avancée postéro-linguale. Distalement le méplat cingulaire est uniformément large, et le demeure sur tout l'arrondi postéro-labial, puis se réduit pour disparaître, ou presque, à la base antéro-labiale de l'unique cuspidé.

Cette dernière est pyramidale; sa crête mésiale est bien marquée, et la postéro-linguale très nette. Au niveau postéro-labial, la courbure de l'émail s'accroît et tend à devenir angulaire; cette particularité est cependant suffisante pour bien délimiter le triangle distal. La face labiale est convexe; la linguale, très faiblement renforcée en sa partie médiane, est sub-plane, comme l'est d'ailleurs la face distale.

Les fluctuations morphologiques sont plus nombreuses que celles relevées autour du premier type de P/2. Elles portent principalement sur les points suivants :

- a.- les avancées cingulaires antéro et postéro-internes peuvent être plus importantes et les reliefs cuspidés plus accentués; c'est ce qui est observé sur les *Pipistrellus* du groupe *javanicus*;
- b.- le renfort vertical médian de la face interne peut être plus ou moins important : pratiquement nul sur *Pipistrellus pipistrellus*, il est beaucoup plus marqué sur *Pipistrellus coromandra*;
 - ce renfort peut prendre l'aspect d'un bourrelet nettement délimité latéralement, sur *Pipistrellus rueppelli* par exemple; ou d'un bourrelet crêté, comme nous l'avons remarqué chez *Vespertilio superans* et *Glauconycteris variegata*;
 - il peut aussi avoir disparu en partie; sa base, encore bien marquée, n'est plus médiane mais déplacée vers l'arrière de la cuspidé, le relief s'élève verticalement, tout en régressant régulièrement de volume, pour atteindre la crête postéro-linguale à mi-hauteur; cette particularité est visible sur les *Pipistrellus* du groupe *javanicus*;
 - dans d'autres cas, on ne décelé qu'un faible relief linéaire et médian, notamment chez *Scotozous dormeri*, *Dasypterus ega*, *Eptesicus matroka* et *Eptesicus nilsoni*.

Lorsque ces diverses dispositions sont présentes, on constate que, le plus souvent, la base du renfort correspond à la partie la plus basse du méplat cingulaire interne.

Par ailleurs, la courbure, à tendance angulaire, de l'émail au niveau postéro-labial peut s'oblitérer jusqu'à disparaître, la P/2 est alors dépourvue de triangle distal; ces particularités ont été remarquées chez *Pipistrellus rueppelli* et les *Scotoecus*.

Sur un autre plan, le resserrement longitudinal de P/2 est parfois bien visible; la dent est comprimée entre la canine et la P/4. La crête postéro-linguale s'émousse, la bordure cingulaire interne devient fortement convexe, et conséquemment les avancées cingulaires cuspidées sont pratiquement mésiales et distales. Cette morphologie s'observe tout autant sur les P/2 dépourvues de renfort vertical de la face interne, comme chez *Ia io*, que sur celles qui en possèdent un. Dans ce dernier cas, le relief accentué par la déformation de la cuspidé devient une crête à tranchant rectiligne; cette structure est réalisée chez *Glauconycteris variegata*.

On constate aussi, sur certaines P/2, une tendance régressive consistant en une réduction du volume et de la hauteur de la cuspidé, qui devient conique alors que la largeur du méplat cingulaire est visiblement augmentée. Ce processus amorcé sur la P/2 de *Nycticeius humeralis* s'affirme chez *Hesperoptenus (Milithronycteris) tickelli*, et plus encore chez *Eptesicus rendalli*.

Cette variabilité, compliquée d'une instabilité individuelle, s'oppose de façon évidente à tout essai d'interprétation systématique au niveau du genre.

3. — Troisième prémolaire inférieure : P/3

La P/3 ne subsiste que chez une petite partie des vespertilioninés. Elle est présente chez les *Plecotus*, *Corynorhinus*, *Eudiscopus*, *Lasionycteris* et *Myotis*, encore que des exceptions aient été relevées pour ce dernier genre.

Quand il existe une P/3 chez les vespertilioninés, la dent est toujours en voie de régression. Nous n'avons constaté qu'une seule exception, celle de *Pisonyx*, espèce leuconoïde, qui évolue de façon divergente à bien des égards. *Pisonyx* présente en effet une morphologie très particulière des prémolaires inférieures. Très allongées et étroites, ces dents, lancéolées, aux arêtes mésiale et distale tranchantes, tendent vers leur standardisation. Une telle morphologie n'est observée que chez une sous-famille proche, celle des Kerivoulinae, sur les genres *Phoniscus* et *Kerivoula*.

La régression de P/3 mène à sa disparition, souvent constatée, et cette tendance pourrait être très ancienne. Déjà, *Ancyonycteris*, du Miocène supérieur nord-américain (J.F. Sutton and H.H. Genoways, 1974), forme leuconoïde peu éloignée des *Myotis* actuels, est dépourvue de P/3.

Chez les actuels, le dessin général de P/3 est en principe semblable ou proche de celui de P/2. Sur une même espèce les deux dents sont rattachables au même type morphologique. La régression débute, soit par un fort resserrement longitudinal qui provoque une déformation assez marquée de la couronne, soit par une simple diminution des volumes, sans incidence notable sur la morphologie.

La tendance régressive est souvent accompagnée d'un léger déplacement de la dent vers le côté interne de la rangée dentaire. Ce dernier caractère est particulièrement net chez *Eudiscopus denticulus*, alors que sa P/3 atteint l'ultime stade de la régression.

Ici, comme pour P/2, et même plus encore, aucune utilisation systématique ne peut être envisagée, tant on constate de fluctuations individuelles.

4. — *Quatrième prémolaire inférieure : P/4*

Type A (Fig. 23)

Le type A est établi sur *Myotis emarginatus*.

Parmi les vespertilioninés actuels, *Myotis emarginatus* est une des espèces dont la P/4 est très peu réduite. Cette particularité permet d'établir un type bien défini, qu'il sera possible de comparer aux morphologies plus évoluées des P/4 référables au type B.

La couronne est sub-trapézoïdale. L'unique cuspide est bien développée, et son sommet se situe au niveau de la partie antérieure de la dent.

Le méplat cingulaire lingual est régulier, sauf dans sa partie antérieure où il devient nettement plus important. Mésialement, labialement et distalement, il est constant. En profil externe, l'observation montre un cingulum de hauteur régulière qui, de part et d'autre d'un point médian, s'abaisse pour atteindre ses niveaux les plus bas au-dessus des racines. Antérieurement, il s'élève jusqu'à son extrémité mésiale et, à l'arrière, jusqu'à la base du relief cingulaire postéro-interne. En profil interne, le cingulum, plus important dans sa partie antérieure, est nettement ascendant jusqu'à son point de rencontre avec la crête antéro-linguale.

Le relief cingulaire antéro-lingual n'est pas en contact avec l'extrémité mésiale du cingulum, qui se situe à un niveau moins élevé. La rupture cingulaire au niveau antéro-interne de la couronne pourrait être un caractère peu évolué. Il est souvent présent chez *Myotis emarginatus*, fluctuant chez *Myotis bechsteini* et *Myotis nattereri*. Ce caractère paraît instable chez *Stehlinia*, vespertilionoïde du Paléogène moyen d'Europe, déjà cité. Dans une population provenant d'un même gisement (Escamps, Oligocène inférieur), il peut être présent ou absent. Chaque fois que cette rupture cingulaire est observée, elle l'est sur une P/4 dont la longueur est restée importante.

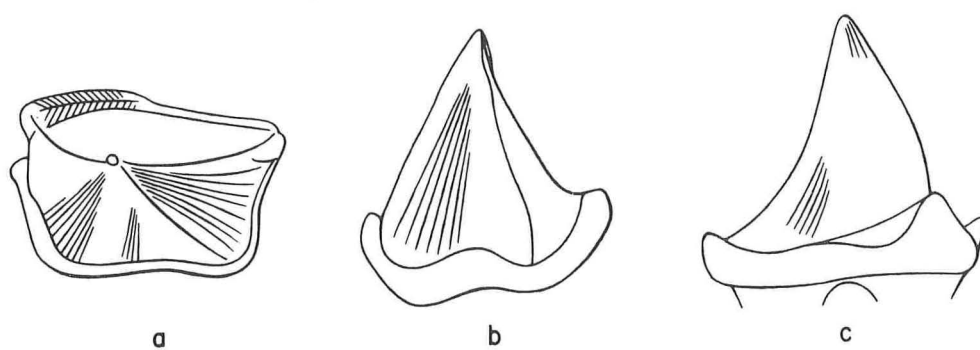
La face mésiale de la cuspide ainsi que sa partie mésio-labiale constituent un arrondi régulier. La face interne est sub-plane. Il existe une crête postéro-labiale, peu nette à la base, dont l'inclinaison est moins marquée que celle de la crête postéro-linguale. Le triangle distal, bien délimité, légèrement concave, est orienté dans la direction postéro-externe. Une crête postéro-linguale, légèrement incurvée, aboutit à l'angle postéro-interne de la couronne où elle s'élève pour faire sa jonction avec le relief cuspidé postéro-lingual. L'inclinaison faible de cette crête est l'une des particularités qui caractérisent les P/4 peu évoluées dont la longueur n'est pas réduite. La crête antéro-interne joint le sommet de la dent à la base interne du relief cingulaire antéro-lingual.

Les P/4 référables à ce premier groupe peuvent évoluer vers une simplification des formes et une réduction de la longueur. *Myotis capaccinii* peut être pris comme exemple de ce niveau évolutif (Fig. 24). Chez cette espèce, la base de la couronne, au niveau cingulaire, reste trapézoïdale mais le rapport longueur/largeur décroît, tout en étant toujours supérieur à 1. La cuspide est moins volumineuse : il en résulte un méplat cingulaire plus large. Les reliefs cingulaires antéro- et postéro-linguaux sont atténués ou nuls. La disparition du relief antéro-interne favorise la continuité du cingulum et du méplat cingulaire, qui s'élargit au niveau antéro-lingual. Le sommet de la cuspide est plus central. L'inclinaison de la crête postéro-interne demeure faible vers la base, mais son ultime partie supérieure est verticale.

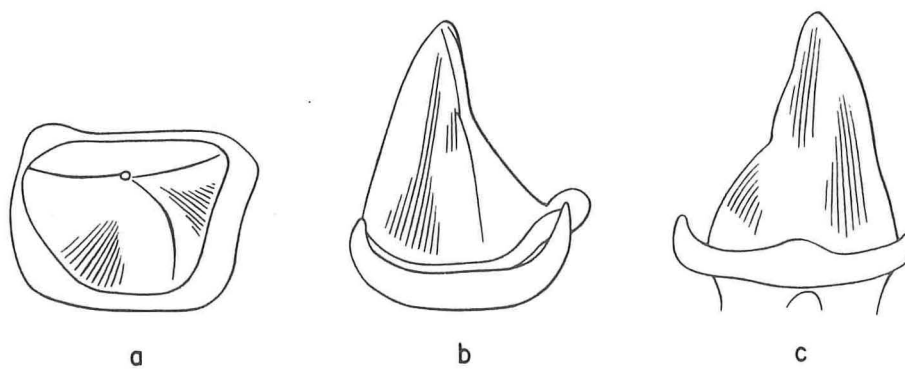
Type B (Fig. 25) :

Le type B est établi sur *Pipistrellus abramus*.

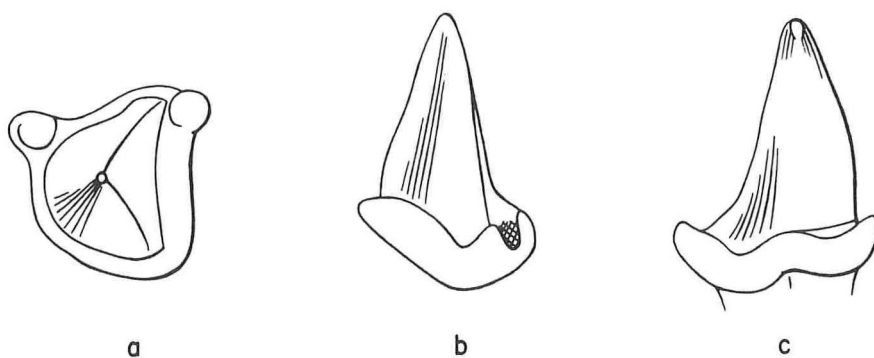
Cette espèce présente tous les caractères propres à concrétiser le type moyen d'une morphologie plus évoluée.



- 23 -



- 24 -



- 25 -

Fig. 23 à 25. — Schématisation de la dernière prémolaire inférieure (P/4 g.) des chiroptères vespertilioninés.

23 : type A, *Myotis emarginatus* (HM. 26.002);
 24 : type A évolué, *Myotis capaccinii* (HM. 26.058);
 25 : type B, *Pipistrellus abramus* (MNHN. 1903.120).
 a : vue occlusale; b : vue labiale; c : vue linguale.

Le dessin de la couronne, au niveau cingulaire, est moins régulier. La tendance trapézoïdale subsiste, mais à l'angle antéro-externe se substitue un arrondi constant, qui s'étend depuis le bord interne du relief cingulaire antéro-interne jusqu'à l'angle postéro-labial, qui est émoussé. La bordure distale est rectiligne. Le bord interne est fortement sinué dans son tiers antérieur. Le sommet de la cuspidé est proche de l'axe de la dent.

Le méplat cingulaire n'est pas interrompu; il est régulier lingualement, mésialement, et sur tout l'arrondi labial. Il est nettement plus large distalement. La réduction du volume de la cuspidé, le rétrécissement général de la partie externe de la dent, par opposition au resserrement moindre de la portion linguale, favorisent la présence d'une nette avancée cingulaire antéro-interne. En profil externe, le cingulum est ascendant de part et d'autre d'un point situé approximativement au tiers postérieur de sa longueur. Son degré d'élévation sur les deux tiers antérieurs est plus important que celui observé postérieurement. Le cingulum interne, élevé à l'arrière, décrit une double courbe avant de revenir ascendant à l'avant, c'est-à-dire au niveau de la plage cingulaire antéro-interne. Ses points les plus bas se situent à l'aplomb des racines, mais sa hauteur est constante.

La base de la cuspidé constitue, en vue occlusale, un triangle dans lequel un fort arc de cercle se substitue au côté antéro-externe. La crête antéro-labiale, très émoussée, et la crête postéro-labiale délimitent une face antéro-labiale convexe. La crête postéro-interne, inclinée sur toute sa longueur, et la crête antéro-labiale marquent les limites d'une face qui s'oriente perpendiculairement à l'axe de l'avancée cingulaire antéro-interne. L'orientation de cette face, qui tend à s'aligner sur son homologue de la canine inférieure, constitue un des critères possibles de discrimination entre les deux types de P/4. Le triangle distal est plan, sa position est parallèle à celle du même triangle sur la canine inférieure.

Sur les P/4 du type B le rapport longueur/largeur est, sauf exception (*Eptesicus nilssoni*), moins élevé que celui relevé sur les mêmes dents référables au type A. Il se rapproche le plus souvent de la valeur 1, mais peut être inférieur à l'unité.

Il existe aussi des P/4 référables au type B qui présentent des caractères plus évolués que ceux décrits pour *Pipistrellus abramus*, tant par la forte réduction de leur longueur que par certains détails morphologiques. Ces dents tendent à devenir caniniformes. Si l'on excepte les différences de hauteur, il est même possible de les comparer aux canines inférieures, et de rendre ainsi évidentes d'importantes analogies.

La P/4 d'*Eptesicus (Rhinopterus) floweri* peut être tenue comme l'un des meilleurs exemples de ce degré évolutif, et sa comparaison avec la canine inférieure du même spécimen montre combien les points communs sont nombreux. Le dessin de la base de la couronne est proche pour les deux dents; la seule différence de quelque importance se situe dans l'avancée cingulaire antéro-interne; celle de P/4 est encore plus forte que celle de la canine malgré sa nette tendance à la régression. Les crêtes sont peu marquées sur les deux dents; l'orientation des faces homologues est similaire. Les dispositions cingulaires externes sont identiques, et la bordure interne de P/4 est morphologiquement très voisine de celle de la canine. Sur les deux dents, la crête postéro-interne, peu inclinée, aboutit largement en retrait de l'angle postéro-lingual.

Le cas du sous-genre *Rhinopterus* n'est pas unique. On constate la même tendance, moins typée il est vrai, sur plusieurs espèces, dont *Pipistrellus raptor*, «*Pipistrellus*» *savii*, «*Pipistrellus*» *tasmaniensis*, *Lasiurus brachyotis*, *Dasypterus ega*, *Vespertilio superans*.

Certaines P/4 référables au type B montrent les phases successives du passage de la structure d'une dent biradiculée à celle d'une dent uniradiculée. Non seulement ce

caractère se situe dans le contexte de la caninisation de P/4, mais surtout, il témoigne qu'une nette évolution de la dent est en cours. Quand la longueur de la couronne n'est pas réduite, ou l'est peu, les parties hautes des deux racines restent nettement séparées. La réduction de la longueur de la dent conditionne le rapprochement des racines. A ce stade, on remarque souvent que la racine antérieure est en régression. Si ce niveau évolutif est dépassé, on constate l'accolement puis la soudure des deux racines à leurs parties proximales; seules les deux extrémités inférieures restent libres. Le stade suivant montre la fusion totale et la réalisation d'une racine unique bien développée.

L'accolement et la soudure des deux racines sont observés sur *Pipistrellus mimus* (9). Un début de fusion est visible sur divers *Eptesicus* de petite taille tels : *E. tenuipinnis*, *E. groupe somalicus*, « *Pipistrellus* » *vordermanni*, et certains *Lasiurus*. La structure unira-diculée est bien réalisée chez : *Pipistrellus dormeri*, *Eptesicus rendalli*, et chez les genres *Corynorhinus*, *Euderma*, *Scotoecus*, *Tylonycteris*, ainsi que les *Nycticeius* du groupe *schlieffeni*.

Cette tendance touche donc un nombre limité de genres; d'autre part elle agit indifféremment sur les formes nyctalodontes et mytodontes (10).

5. — Dispositions des prémolaires inférieures

On distingue deux dispositions principales des prémolaires sur les rangées inférieures.

Disposition A : Les sommets des C, P/2, P/3 éventuellement, et P/4 se situent sur un même axe (Fig. 26).

Disposition B : Le sommet de P/2 est nettement situé à l'extérieur de l'axe tracé entre les sommets de la canine et de P/4. Dans ce cas, il n'y a jamais de P/3 (Fig. 27).

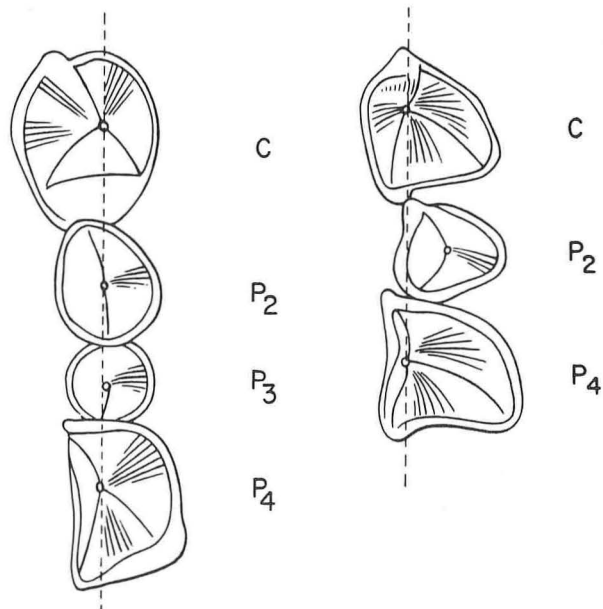


Fig. 26-27. — Schématisation de la disposition des prémolaires inférieures chez les chiroptères vespertilioninés.

26 : disposition A; 27 : disposition B.

- 26 -

- 27 -

La première impression est que la disposition B est liée à la disparition de P/3. Après examen de tous les genres, cette hypothèse ne peut être maintenue puisque, dans de nombreux cas, des espèces dépourvues de P/3 sont référables à la disposition A.

Il apparaît que la disposition B n'affecte que certains sous-groupes du rameau nyctaloïde. Nous l'avons observée sur les genres *Pipistrellus*, *Scotoecus* et *Nyctalus*. Toutefois, chez ces derniers, le décalage des sommets, relativement net sur les plus petites formes, diminue d'importance avec l'accroissement de la taille de l'espèce considérée. Il n'est pratiquement plus visible sur le très grand *Nyctalus lasiopterus*.

Chez les vespertilioninés, seule sous-famille étudiée, la disposition B s'observe toujours sur des formes nyctalodontes. Un faible décalage de P/2 est parfois constaté sur des spécimens isolés appartenant aux petites formes du genre *Eptesicus*. Il s'agit d'espèces peu évoluées par ailleurs sur le plan dentaire, et chez lesquelles la myotodontie est d'acquisition récente, voire non encore parfaitement stabilisée.

VII. PREMIÈRE ET DEUXIÈME MOLAIRES SUPÉRIEURES : M1/ ET M2/.

1. — *Rappel général*

Les molaires supérieures constituent une série constante de morphologies intermédiaires entre le type le moins évolué, observé sur certains *Myotis*, et le plus modifié, réalisé chez les espèces du genre *Scotophilus*. Aussi n'est-il pas souhaitable de multiplier les descriptions; il en résulterait un ensemble dépourvu de toute clarté. Nous décrirons donc les deux types extrêmes, et un intermédiaire considéré comme représentatif d'un type moyen, acquis par de nombreux genres. Après la description de chacun d'eux il sera fait une analyse de sa variabilité, et surtout des tendances évolutives qui, progressivement, mènent à une structure extrême.

La comparaison des molaires supérieures des vespertilioninés actuels avec celles de tous les Echioptera (Van Valen 1979) connus, montre de très profondes différences morphologiques.

Par ailleurs, il est intéressant de souligner que, chez *Stehlinia* (cf. p. 128), la morphologie des actuels est déjà pleinement réalisée. Ses molaires supérieures peuvent être considérées, sans difficulté, comme appartenant au type A évolué.

Pour ce travail, seuls les caractères morphologiques ont été retenus. Un essai de biométrie a cependant été effectué. Il portait sur les rapports de taille entre M1/ et M2/, sur les rapports longueur/largeur de chacune des deux dents, sur les hauteurs comparées des paracône et métacône. Mais ces paramètres n'ont pas une valeur évidente dans une étude systématique au niveau du genre. D'une manière générale, M1/ est moins large que M2/. Sur M1/, le paracône est toujours moins élevé que le métacône, alors que sur M2/ il a été observé divers spécimens ayant les deux cuspides au même niveau.

2. — *Type A* (Fig. 28)

Le type A est établi sur *Myotis capaccinii*.

Le flexus labial est régulier sur les deux dents. Sur M1/, le métacône est plus élevé que le paracône, et le volume de ce dernier est moindre. Il en découle que les deux crêtes du paracône sont plus courtes que celles du métacône, et que le W classique est disymétrique. La même disposition est aussi visible, mais beaucoup moins marquée, sur M2/. Le protocône est une forte cuspide; l'importance de sa base conditionne le dessin du méplat cingulaire de la partie antéro-interne de la dent. La régression du métaconule

est engagée. Sa base, par contre, est encore nettement tracée; son développement détermine la ligne de l'arrondi cingulaire postéro-interne.

Le protocône est relié au parastyle par une préprotocrista qui porte, au point de contact avec le paralophe, un net relief cuspidé : le paraconule. En vue occlusale, on constate la présence d'une marge nette entre la base mésiale du paracône et la préprotocrista. Le protocône et le métaconule sont reliés par une crête tranchante, presque rectiligne, dite postprotocrista, dont l'extrémité distale constitue le sommet du métaconule. Un métalophe sinueux joint la base interne du métacône à la postprotocrista nettement en avant du sommet du métaconule. Cette disposition ferme la profossa du côté postérieur; elle caractérise particulièrement le type .

Le bord postérieur de la dent est sinué en sa partie médiane. Le méplat cingulaire est constant distalement et, sur le pourtour interne, sauf à l'aplomb du protocône où il est distinctement plus étroit. Le cingulum présente partout la même hauteur; il devient ascendant mésialement à l'aplomb du paraconule, mais disparaît avant d'atteindre le niveau de la préprotocrista.

Si le type A devait être restreint à cette définition, peu de formes seraient concernées. Seuls, parmi les vespertilioninés, les *Myotis* du sous-genre *Leuconoe* gardent encore un paraconule. Toutes les autres molaires du type A, c'est-à-dire à profossa fermée à l'arrière, ont perdu ce vestige cuspidaire; mais elles ont, le plus souvent, conservé tout ou partie des autres caractères.

C'est à ce niveau évolutif qu'il faut placer les *Myotis* du sous-genre *Selysius*, les genres *Pipistrellus*, *Nyctalus* p.p., *Vespertilio*, *Glischropus*, *Pizonyx*, *Scotoecus*, *Nycticeius*, et même quelques rares petites espèces eptésiformes.

Parmi toutes ces formes, diverses tendances évolutives sont clairement perceptibles et, de différentes manières, mènent au type B, plus évolué, à morphologie simplifiée et à profossa ouverte vers l'arrière. A ce stade on constate une régression du paralophe pouvant aller jusqu'à sa disparition. Le métalophe, lui aussi, tend à s'effacer selon un processus identique; son vestige peut se trouver décalé vers l'intérieur de la profossa.

Les modifications du métaconule sont remarquables. Il régresse tant en hauteur qu'en volume. Son sommet peut devenir moins acuminé, voire insituable. Sa surface, au niveau de la base, est des plus fluctuantes, alors que son incidence est incontestable sur le tracé de l'arrondi cingulaire postéro-interne. De même, on remarque parfois un resserrement entre le métaconule et la base interne du métacône. Il est à noter que le degré de régression du métaconule est souvent sans corrélation avec l'ensemble des autres caractères évolutifs. Il n'est pas rare d'observer des métaconules en forte régression sur des dents d'un type peu évolué, tout autant que des métaconules encore nettement marqués sur des dents ayant fortement progressé par ailleurs. Suivant l'importance du métaconule, la postprotocrista peut, en profil interne, être horizontale, incurvée, ou marquer une nette déclivité d'avant vers l'arrière; cette dernière disposition étant, d'ailleurs, souvent observée. Quel que soit le degré d'inclinaison de la postprotocrista, cette dernière peut cesser au sommet du métaconule ou se prolonger sur le flanc distal de cette cuspide pour atteindre, ou non, le méplat cingulaire.

Sur toutes les espèces dont les molaires sont rattachables au type A, le flexus labial est régulier. Sa variabilité est de très faible amplitude. On constate parfois l'ébauche d'une réduction du mésostyle, ou de la fusion des mésostyle et métastyle, mais ce sont des cas isolés, inconstants, ils n'atteignent jamais la même importance que chez certaines formes des types B et C.

Les précisions qui ont été données sur le cingulum et son développement, à l'occasion de la description des molaires supérieures de *M. capaccinii*, ne reflètent pas une

morphologie caractéristique du type A. Sur ce point, la variabilité est extrême, on la constate parfois même au niveau de l'individu.

3. — *Type B* (Fig. 29)

Le type B est établi sur *Pipistrellus savii*.

Sur les molaires supérieures de ce spécimen, diverses tendances, déjà pressenties chez quelques espèces référables au type A, s'accroissent et se révèlent pour réaliser un nouveau type morphologique.

Le flexus labial, encore régulier sur M1/, devient souvent quelque peu fluctuant sur M2/. Les trois grandes cuspidés principales ne présentent aucun caractère susceptible de les distinguer de celles observées sur le type A. Leurs morphologies respectives, leur disposition sur la couronne et les structures qui en résultent sont inchangées. Le cingulum n'appelle qu'une remarque : il est toujours interrompu à l'aplomb du protocône, dont la base constitue un angle antéro-interne très saillant. La préprotocrista est complète et régulière du parastyle au sommet du protocône. Elle n'est pas affectée par les vestiges d'un paralophe qui peuvent parfois subsister. Le métaconule est très fuyant, relativement bas, mais toujours bien marqué à sa base. La postprotocrista est en nette déclivité entre le sommet du protocône et celui du métaconule. Elle se prolonge ensuite sur le flanc distal du métaconule en direction de l'angle postéro-interne, sans le plus souvent atteindre le niveau cingulaire. L'absence totale de métalophe laisse la protofossa nettement ouverte vers l'arrière.

Ce stade évolutif est atteint par de nombreuses petites espèces eptésiformes, et chez les genres suivants : *Hypsugo*, *Tylonycteris*, *Rhogeessa*, *Mimetillus*, *Laephotis*, *Chalinolobus*, *Euderma*, *Plecotus* et *Corynorhinus*.

Quelques variantes morphologiques peuvent être observées chez ces genres. Elles paraissent d'importance secondaire et affectent particulièrement la régularité du flexus labial.

Le mésostyle est en retrait sur la M2/ de certains d'entre eux : *Euderma*, *Plecotus*, *Corynorhinus*; alors que sa taille est fluctuante chez *Scotoecus*. Une réduction du mésostyle, tant sur M1/ que sur M2/, est remarquable chez *Barbastella*. Avec *Philetor*, on note un tout début de fusion du mésostyle et du métastyle; ce caractère est doublé d'un retrait du mésostyle, léger sur M1/, très net sur M2/.

C'est probablement à partir d'un type morphologique semblable de molaire supérieure que d'importantes tendances évolutives se sont développées. Elles ont mené, au travers d'une évolution longue et buissonnante, à des morphologies bien caractérisées. Ces dernières donnent une notion, certes relative, de ce que furent les morphologies successives qui aboutirent au type C, exclusivement réalisé par le genre *Scotophilus*.

Eptesicus serotinus présente une de ces morphologies caractéristiques (Fig. 30). Sur les molaires supérieures de cette espèce, le rapport de taille paracône-métacône est encore inchangé. Par contre, le protocône est proportionnellement plus bas, moins saillant, et le métaconule est réduit en hauteur et en volume, bien que sa base reste étendue. Ces deux particularités déterminent une morphologie sub-carrée de la partie interne de la dent. La faible hauteur du métaconule, dont le niveau est proche de celui de la base du métacône, accentue la déclivité de la postprotocrista; celle-ci s'interrompt pratiquement au sommet du métaconule. De plus, ce sommet est plus proche de la base du métacône qu'il ne l'est sur *Pipistrellus savii*. Le cingulum est épaissi sur la bordure postéro-interne de M1/, et tend à prendre l'aspect d'un bourrelet, au même niveau, sur M2/. L'extrême étroitesse du méplat cingulaire mésial est à signaler. Le flexus labial est presque régulier sur M1/, malgré une légère régression du mésostyle et un début

d'oblitération de l'échancrure séparant le mésostyle du métastyle. Sur M2/, le retrait du mésostyle est plus nettement visible.

Le genre *Hesperoptenus* se situe rigoureusement à ce niveau évolutif. Divers autres en sont très proches : *Ia*, *Histiotus*, *Baeodon*, *Scotomanes*. Ces tendances se sont surtout développées sur des grandes formes, et *Baeodon*, le plus petit concerné par cette morphologie, constitue une exception. Il présente en outre la particularité d'avoir une

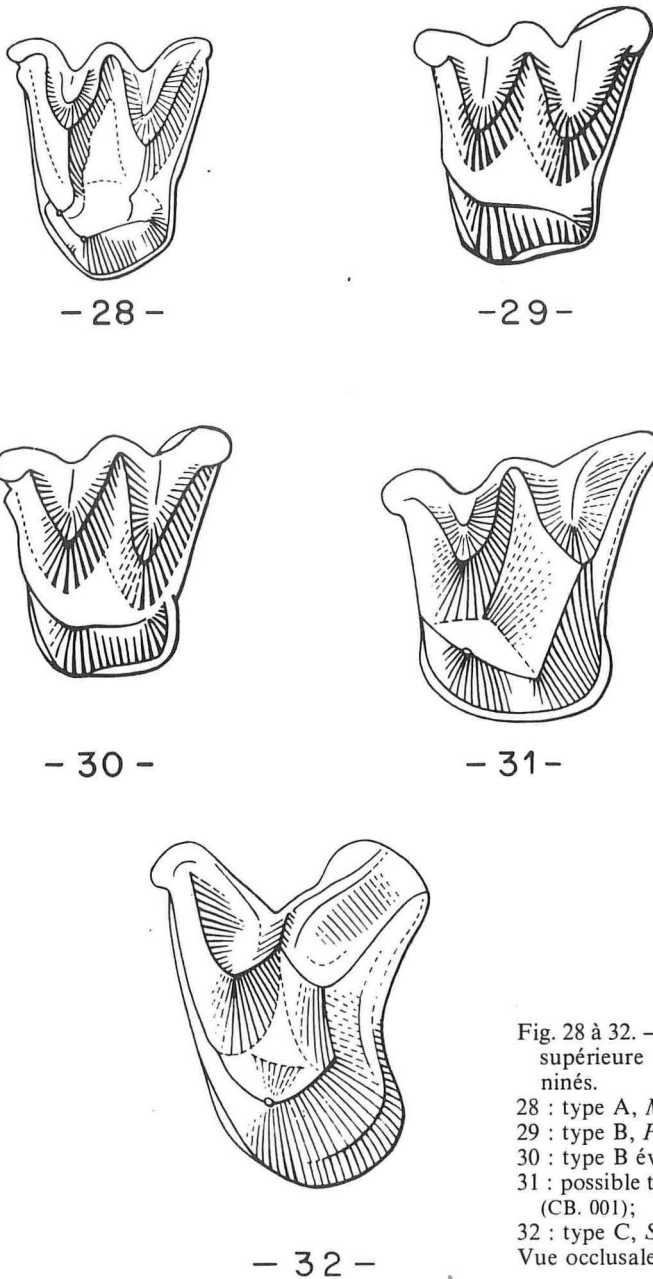


Fig. 28 à 32. — Schématisation de la première molaire supérieure (M1/ g.) des chiroptères vespertiliinés.

28 : type A, *Myotis capaccinii* (HM. 26.058);

29 : type B, *Pipistrellus savii* (MNHN. 1886.1580);

30 : type B évolué, *Eptesicus serotinus* (HM. 29.002);

31 : possible type de transition, *Otonycteris hemprichi* (CB. 001);

32 : type C, *Scotophilus heathi* (CB. 006).

Vue occlusale.

postprotocrista prolongée jusqu'à l'angle postéro-interne. Chez *Scotomanes*, la postprotocrista, relativement haute, décrit une courbe régulière qui passe par l'emplacement du métaconule et se prolonge en direction de la base du métacône, sans toutefois l'atteindre.

Avec *Otonycteris*, il nous est donné d'observer une très intéressante structure bien caractérisée (Fig. 31). Elle paraît issue d'une morphologie ancienne proche de celle de l'actuel *E. serotinus*. Elle laisse aussi supposer ce que pouvait être celle qui a mené aux *Scotophilus*. Le paracône est très réduit. Le protocône est en forte régression et le métaconule est complètement effacé. Si la dent montre toujours une base interne sub-carrée, comme chez *E. serotinus*, c'est un plan ascendant qui occupe la place du métaconule. Ce plan cesse à la rencontre de la postprotocrista et de la base du métacône; dans une position très interne. La postprotocrista, dont la déclivité est très forte, s'incurve à l'intérieur vers la base du métacône. La crête interne de cette dernière cuspidé présente une nette obliquité dirigée vers l'intérieur. Cet ensemble de caractères détermine une profossa réduite, et qui se situe plus avant par rapport à l'ensemble de la dent. Le flexus labial est encore régulier. Contrairement à ce qui est observé sur *E. serotinus*, il n'y a pas trace de régression du mésostyle. Par contre, l'échancre séparant le mésostyle du métastyle s'estompe.

Il semble qu'on puisse considérer ce genre *Otonycteris* comme représentatif d'une des formes possibles de transition entre les types B et C. Cette présomption s'appuie sur l'existence de trois tendances évolutives communes :

- resserrement de la partie mésiale de la dent;
- oblitération du métaconule;
- nette déclivité vers l'avant de la crête interne du métacône.

4. — Type C (Fig. 32)

Le type C est établi sur *Scotophilus heathi*.

La morphologie de ses molaires supérieures correspond à la limite actuelle des possibilités évolutives déjà réalisées dans la sous-famille des vespertilioninés.

La partie labiale de la dent, et ceci est valable pour M1/ et M2/, montre un caractère résultant d'une importante évolution : l'absence d'un mésostyle. Le flexus labial est donc représenté par deux lobes égaux, ceux du parastyle et du métastyle, séparés par une profonde échancre. Il n'y a jamais disparition totale du mésostyle, mais plutôt oblitération, car une trace vestigiale, plus ou moins importante, subsiste sur toutes les espèces étudiées. Sur *Scotophilus heathi*, seule persiste une petite crête linéaire dont la base se situe dans le prolongement du méplat cingulaire observable le long du métastyle. Ce cingulum labial est, ici, plus développé que sur toutes les espèces étudiées antérieurement, pour lesquelles nous l'avons considéré comme un caractère secondaire.

La forte réduction du paracône ajoutée à l'absence de mésostyle font que le W classique est très irrégulier. En vue occlusale, la bordure mésiale prend un aspect curviligne convexe. Quant à la bordure distale, l'échancre habituelle est encore accentuée par le fort développement de l'arrondi postéro-interne de la dent. On remarque en outre une importante réduction du protocône, dont le sommet devient mésial, et l'oblitération du métaconule, dont ne subsiste que la courbure basale. La partie interne du paracône est à l'aplomb de la préprotocrista. Les segments de crête protocône-base du paracône et protocône-base du métacône sont égaux. Les deux crêtes se trouvent au même niveau. A l'emplacement du métaconule on remarque un plan ascendant, qui se fond régulièrement avec la base du protocône ainsi que, postérieurement, à celle du métacône. La très forte déclivité de la partie saillante interne du

métacône contribue, avec la réduction du protocône et l'absence du métaconule, à délimiter une protofossa réduite et pratiquement mésiale. Le cingulum, très atténué mésialement, est interrompu à l'aplomb du protocône, et délimite ensuite, sous forme de bourrelet, le lobe postéro-interne.

5. — *Morphologies particulières*

L'examen de nombreux spécimens a cependant permis d'isoler certains cas particuliers, dont nous ferons mention ci-après.

En effet, quelques molaires supérieures présentent des caractères dont la réalisation, à partir des types A et B, n'apparaît pas clairement. Il nous a semblé utile de relater ces cas séparément.

Chez *Lasiurus*, le flexus labial comprend un mésostyle légèrement en retrait, et réduit en volume; il semble « pincé ». En profil interne le métaconule est nul; à sa place, un plan ascendant s'étend jusqu'à la postprotocrista qui se situe relativement haut. En vue occlusale, les pré- et postprotocrista constituent deux lignes courbes opposées et identiques, la dernière joignant directement le sommet du protocône à la partie basse du métacône. Ces particularités favorisent la formation d'une protofossa profonde, en cône inversé, médiane et fermée vers l'arrière.

La morphologie de *Dasypterus* est, à certains égards, proche de celle de *Lasiurus*. Toutefois, la crête interne du paracône est déportée mésialement, et sa base fusionne avec la préprotocrista dans une courbe régulière. C'est le seul genre sur lequel la préprotocrista ne se prolonge pas jusqu'à la base du parastyle.

Chez *Glauconycteris*, la partie labiale de la dent ne présente pas de particularité, exception faite, le plus souvent, d'un retrait du mésostyle. La partie interne est, morphologiquement, très proche de celle décrite pour *Lasiurus*. Mais la différence marquante est que la postprotocrista est très nettement déclive, et relie le sommet du protocône à l'extrême base du métacône par un arrondi régulier. Cette disposition laisse la protofossa ouverte vers l'arrière.

VIII. MOLAIRES INFÉRIEURES : M/1 ET M/2.

1. — *Rappel général*

La très homogène morphologie des première et deuxième molaires inférieures nous a incité à réunir dans un même chapitre les observations faites sur l'une ou l'autre de ces dents. Il est d'ailleurs difficile de dégager un critère qui permette de distinguer sans ambiguïté une M/1 d'une M/2. Si des différences, souvent minimes, apparaissent quand l'observation porte sur une rangée dentaire, elles ne sont absolument plus évidentes lorsqu'il s'agit d'opérer sur un lot de dents isolées. Une seule remarque : on constate souvent que la largeur du talonide par rapport à celle du trigonide est plus importante sur M/1 que sur M/2.

D'autre part, il n'existe pas de règle sûre pour attribuer d'emblée une de ces dents à un genre donné. Certains caractères sont plus fréquents dans un groupe que dans un autre, mais leur distribution n'est pas suffisamment rigoureuse pour qu'il puisse en être tenu compte dans le contexte systématique que nous présentons. S'il paraît probable que quelques particularités des molaires inférieures peuvent orienter une détermination, à de rares exceptions près (11), elles n'ont jamais valeur de preuve.

L'observation montre qu'il existe des différences entre les rapports qu'ont entre elles les diverses parties de la dent. Ces constatations, qui nous paraissaient devoir être traduites en indices, nous ont conduit à effectuer un essai de biométrie, lequel a été tenté

sur M/1. Malheureusement, la portée pratique des résultats est des plus limitée; c'est donc succinctement qu'il en sera fait rappel.

Parmi les divers indices envisagés un seul, obtenu en divisant la longueur sommet du paraconide-sommet de l'entoconide par la longueur-sommet de l'entoconide-sommet de l'hypoconide, justifie quelques remarques.

Sur les *Myotis* de petite taille, c'est-à-dire les sous-genres *Leuconoe*, *Selysius*, *Paramyotis* et *Isotus*, la valeur moyenne de cet indice est de 1,715, pour un écart type de 0,072. Si l'on compte deux fois ce paramètre de part et d'autre de la moyenne (soit 1,571 et 1,859) on couvre, sans exception, toute la population observée. Si l'on considère l'ensemble des *Eptesicus* de petite taille, on obtient un indice beaucoup plus faible ayant pour moyenne 1,424. Dans cette population, l'écart type est de 0,078, soit, pour une probabilité de 95 %, une dispersion comprise entre 1,268 et 1,580. Mais ce ne sont là que des éléments facilitant la comparaison des molaires inférieures de deux genres importants, sous réserve expresse que le lot étudié ne comporte pas d'autres genres myotodentes (p. 120); ce qui constitue une restriction géographique de son utilisation.

Il a aussi été constaté que, dans les genres qui comportent un sous-genre distingué d'après la grande taille des espèces composantes, l'indice obtenu pour cette subdivision est plus élevé que celui calculé pour les espèces des autres sous-genres. L'observation en a été faite sur le sous-genre *Myotis*, dont l'indice moyen est de 1,900, alors que le même indice pour les petites formes est de 1,715. La même constatation est possible dans le genre *Eptesicus* : les grandes formes (groupes *serotinus* et *fuscus*) ont un indice moyen de 1,735, alors que pour les petites formes nous avons relevé un indice moyen de 1,424. Chez les nyctaliformes, les petites espèces du genre *Pipistrellus* ont un indice moyen de 1,369, alors que ce dernier s'élève à 1,580 pour les fortes espèces du genre *Nyctalus*.

Ces constatations, et les conséquences qui en découlent, nous ont conduit à traiter des molaires inférieures selon un plan quelque peu différent de celui suivi dans ce travail pour les autres dents, c'est-à-dire à ne décrire qu'un seul type de référence, qui mette en évidence les structures les moins spécialisées, afin qu'il puisse servir de base à toutes nos éventuelles comparaisons. Les M/1 et M/2 de *Stehlinia* nous paraissent convenir particulièrement bien à ce rôle.

La description sera suivie de quelques précisions sur les particularités mineures observées chez les actuels. Toutefois, les diverses dispositions de la postcristide, dont l'importance est primordiale, seront commentées à part.

2. — Morphologie de référence du groupe M/1-M/2

Ce type est établi sur *Stehlinia minor*.

Sur les molaires inférieures de *Stehlinia*, comme d'ailleurs sur celles de tous les chiroptères, il existe un cingulum labial ininterrompu. Le méplat cingulaire est, lui aussi, distinct et régulier. Il prend naissance sur la partie mésiale basse du paraconide, contourne la dent pour disparaître, après un rétrécissement progressif mais rapide, un peu en dessous de la base interne de l'hypoconulide. En outre, si nous observons l'ensemble des molaires inférieures de *Stehlinia* en profil externe, nous constatons que le cingulum est disposé parallèlement au bord supérieur de la mandibule.

Des trois cuspidés qui constituent le trigonide, le protoconide est, très nettement, la plus importante. Le paraconide est bas, peu volumineux; il diffère en cela du métaconide qui est plus étoffé et élevé. En profil postérieur, le protolophide est échancré en « V », alors que le paralophide plonge brusquement le long du flanc interne du protoconide sur les 2/3 supérieurs de sa longueur, pour devenir horizontal ensuite avant d'aboutir au paraconide.

La préfosside est une vallée profonde, à partie basale linéaire, et bien ouverte lingualemment. On devine à son extrême base la trace d'une problématique métacristide.

Sur le talonide, l'hypoconide est à peine plus élevé que l'entoconide, mais sa base est plus massive. L'hypoconulide, assez peu volumineux, se situe très exactement à la base distale de l'entoconide. L'hypoconide et l'entoconide ne sont pas reliés par la postcristide, puisque cette dernière plonge depuis le sommet de l'hypoconide, se stabilise à un niveau très bas, et dès lors devient sinueuse avant de joindre l'hypoconulide. La crista obliqua, régulière, atteint le flanc interne du protoconide approximativement en son milieu. Sur cette crête, aucune trace d'ectostylide n'est visible, tant sur M/1 que sur M/2. Une entocristide, surtout développée du côté de l'entoconide, ferme lingualemment la postfosside. La partie la plus profonde de cette dernière se situe à l'extrême base distale du protoconide.

En profil interne, les trois cuspidés ont des dimensions inégales. Le paraconide est visiblement le moins haut et son sommet est légèrement dirigé vers l'avant. Le métaconide, malgré une base qui n'est pas plus importante que celle du paraconide, est plus élevé et sa hauteur correspond à celle de l'entoconide. Les volumes respectifs des paraconide et métaconide sont très proches; ils sont inférieurs à celui de l'entoconide. Ces dispositions font que les sommets des trois cuspidés internes ne sont pas équidistants, et que les paraconide et métaconide sont plus rapprochés entre eux que le dernier ne l'est de l'entoconide.

Les particularités morphologiques qui ressortent de l'examen d'un fort échantillon de M/1 et M/2 de vespertilioninés sont peu nombreuses. Elles portent essentiellement sur trois points :

- la position de la dent par rapport au niveau supérieur de la mandibule;
- les dimensions et la disposition réciproques des cuspidés internes;
- les diverses dispositions de la postcristide qui feront l'objet du paragraphe 3.

Les exceptions et les fluctuations relevées font qu'il serait imprudent d'accorder une signification systématique, ou même pratique, à ces caractères. Leur rôle doit être restreint à celui de possible moyen d'orientation au cours des déterminations.

Nous retiendrons que, chez la plupart des leuconoïdes, le cingulum est disposé parallèlement au bord supérieur de la mandibule. Cette disposition est celle observée sur l'espèce de référence *Stehlinia minor*. Sur la grande majorité des nyctaloïdes, le cingulum n'est pas parallèle au bord supérieur de la mandibule. Il est plus élevé à l'avant. En certaines circonstances il peut être sinueux et ascendant.

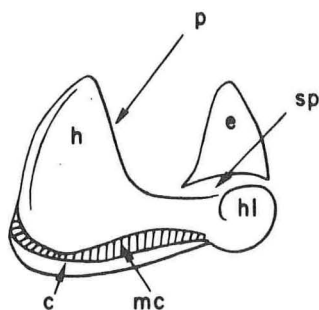
Par ailleurs, les dimensions et volumes des cuspidés internes, de même que leur disposition, décrits pour l'espèce de référence, sont très proches, voire semblables, chez de très nombreux nyctaloïdes. Chez ces derniers, la tendance générale serait à la régression du paraconide. Par contre, chez la plupart des leuconoïdes, les trois cuspidés internes ont pratiquement la même taille et sont équidistants.

3. — *Nyctalodontie et myotodontie* (Fig. 33-34), *définitions, répartition générique*

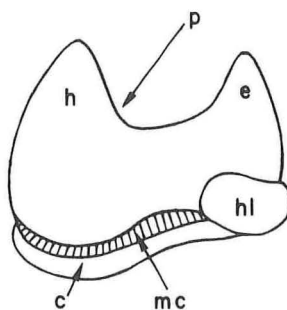
Le grand intérêt des molaires inférieures est de présenter un caractère morphologique, la disposition de la postcristide, qui permet la distinction majeure de deux types structuraux très différents. Ces structures, dont nous avons signalé l'existence (Menu et Sigé, 1971), correspondent à des grades évolutifs.

La nyctalodontie est caractérisée par la position de la postcristide qui relie l'hypoconide à l'hypoconulide sans atteindre l'entoconide.

La myotodontie est caractérisée par la position de la postcristide qui relie directement l'hypoconide à l'entoconide en ménageant l'isolement distal de l'hypoconulide.



- 33 -



- 34 -

Légende : c : cingulum; e : entoconide; h : hypoconide; hl : hypoconulide; mc : méplat cingulaire; p : postcristide; sp : espace libre.

Fig. 33-34. — Schématisation des dispositions nyctalodonte et myotodonte des molaires inférieures (M/1-M/2) des chiroptères vespertilioninés; vue distale du talonide.

- 33 : disposition nyctalodonte, *Pipistrellus pipistrellus* (HM. 27.008); la postcristide aboutit au niveau supérieur de l'hypoconulide; l'hypoconide et l'entoconide ont une face distale plane; un espace libre formant vallée sépare la postcristide de la base de l'entoconide.
- 34 : disposition myotodonte, *Eptesicus serotinus* (HM. 29.002); la postcristide relie directement l'hypoconide à l'entoconide; l'hypoconulide est isolé distalement; il n'y a pas d'espace libre entre l'entoconide et l'hypoconulide.

L'observation a démontré que ces caractères sont distribués par groupes d'espèces parentes. Leur distinction est donc primordiale dans une recherche systématique supraspécifique. Elle peut en effet être considérée comme l'un des éléments essentiels permettant de tester la réelle parenté entre les espèces ou groupes d'espèces. Cette propriété lui confère un intérêt privilégié lors de tout essai de reconstitution phylogénique.

Ces dispositions différentes de la postcristide apparaissent comme autonomes : il ne semble pas possible en effet d'isoler des dispositions corrélatives sur les molaires supérieures.

Chez les vespertilioninés actuels, la répartition générique de ces grades évolutifs s'établit comme suit :

Genres nyctalodontes : *Barbastella*, *Glischropus*, *Lasionycteris*, *Lasiurus*, (p.p.), *Nyctalus*, *Philetor*, *Pipistrellus* et *Scotoecus*.

Genres myotodontes : *Baeodon*, *Chalinolobus*, *Corynorhinus*, *Dasypterus*, *Eptesicus*, *Euderma*, *Eudiscopus*, *Glauconycteris*, *Histiotus*, *Hesperoptenus*, *Ia*, *Idionycteris*, *Laephotis*, *Lasiurus* (p.p.), *Mimetillus*, *Myotis*, *Nycticeius*, *Otonycteris*, *Pizonyx*, *Plecotus*, *Rhogeëssa*, *Vespertilio*, *Scoteanax*, *Scotomanes*, *Scotophilus* et *Tylonycteris*.

4. — Origine et formes transitoires

La morphologie nyctalodonte procède d'un type plus primitif, généralisé chez les euthériens les plus anciens (Crétacé supérieur) et encore très répandu chez les formes du Tertiaire inférieur de plusieurs groupes, notamment : Primates, Proteuthériens, Lipotyphlés, Créodontes.

Cette morphologie généralisée est caractérisée par la position médiane de l'hypoconulide, et par une postcristide segmentée, dont la première partie joint l'hypoconide à

l'hypoconulide, et la seconde cette dernière cuspidée à l'entoconide. La régression marquée de l'hypoconulide, sa migration vers la bordure linguale, son accollement à la couronne constituent les éléments nécessaires à la réalisation de la structure nyctalodonte. Cette transition morphologique est illustrée par les molaires inférieures des Icaronycteridae décrits du Sparnacien européen (Russell, Louis et Savage 1973). Ceux-ci sont remarquables par la fréquence des morphologies transitoires que présentent leurs M/1 et M/2, et sur lesquelles des vestiges du type primitif sont encore nombreux.

Le passage à la structure myotodonte, plus évoluée (12), a, cela paraît probable, donné lieu à de nombreuses fluctuations morphologiques individuelles. Cependant la documentation paléontologique ne permet pas, présentement, de le démontrer clairement. Toutefois, l'information fournie par l'examen d'un matériel relativement important, composé exclusivement d'actuels, a permis de discerner quelles sont, et ont été, les morphologies successives de transition adoptées par une lignée lors de son accession à la myotodontie. Ce processus d'acquisition de la structure myotodonte depuis une morphologie nyctalodonte peut se résumer comme suit :

- a/ resserrement de l'espace libre entre l'entoconide et l'hypoconulide;
- b/ disparition totale de l'espace libre avec accollement de l'hypoconulide à la base de l'entoconide, mais maintien de la connexion hypoconide-hypoconulide;
- c/ dichotomie terminale de la postcristide avec envoi d'une branche mineure vers la base de l'entoconide;
- d/ réalisation définitive du type myotodonte par progression ascendante de la branche mineure sur l'entoconide, régression, puis disparition de la branche externe provoquant l'isolement de l'hypoconulide.

Le stade a est relativement fréquent chez les genres nyctalodontes très diversifiés spécifiquement, en particulier *Pipistrellus*. Le stade b est beaucoup moins observé chez les mêmes. Le stade c représente une morphologie d'exception. Nous l'avons observé uniquement, mais à plusieurs reprises, chez *Pipistrellus nanus* et *Lasionycteris noctivagans*. Ce niveau évolutif est plus fréquent chez les molossidés, notamment chez les genres *Cheiromeles*, *Mormopterus* (p.p.) et *Micronomus* (p.p.). Il a été qualifié de stade sub-myotodonte par Legendre (1984, Fig. 3). Le stade d est atteint quand la structure myotodonte est réalisée sans variation dans les populations spécifiques; nous n'avons relevé d'exception que chez *Pipistrellus pulveratus*.

Dans les rares cas d'indétermination de la morphologie de la postcristide, la structure peut différer d'une rangée à l'autre chez le même individu.

IX. TROISIÈME MOLAIRE SUPÉRIEURE : M3/.

1. — *Rappel général*

Chez les actuels cette dent marque une nette tendance à la régression, laquelle affecte particulièrement la partie distale de la couronne qui subit de profondes modifications structurales. Cette tendance était déjà très active chez diverses formes fossiles : *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Palaeochiropteryx* avaient une M3/ plus évoluée que celles de certains actuels. Par contre, le genre sparnacien *Ageina* gardait une M3/ beaucoup plus archaïque puisque la dent conservait une quatrième crête rudimentaire (métacrasta), (Russell, Louis, Savage, *op. cit.*, Fig. 8c).

Les M3/ des vespertilioninés permettent d'établir une série de stades évolutifs successifs allant de la dent la moins réduite, observée sur les *Pipistrellus* du groupe *abramus*, au type le plus modifié réalisé chez *Otonycteris*. Ce sont ces morphologies

extrêmes qui seront retenues pour la description des morphotypes; nous y adjoindrons un type moyen établi sur *Ia io*.

2. — *Type A* (Fig. 35)

Le type A est établi sur *Pipistrellus abramus*.

Chez l'espèce considérée, le parastyle, très important, ne diffère en rien de celui observé sur M1/ et M2/. Le mésostyle, nettement indiqué, est très en retrait, de sorte que la seconde crête est beaucoup plus courte que la première. Le métastyle a complètement disparu, et la troisième crête, plus longue que la seconde, aboutit à un métacône encore élevé. Comme sur les autres molaires, la préprotocrista relie le parastyle au sommet du protocône. La postprotocrista, issue du protocône, rejoint le métacône au tiers inférieur de sa partie interne, ce qui ferme la profossa à l'arrière. Il existe un très faible méplat cingulaire mésial et un méplat cingulaire distal, non moins réduit. Ils sont sans continuité à l'aplomb du protocône. La présence d'un paralophe, peu développé, est à noter.

3. — *Type B* (Fig. 36)

Le type B est établi sur *Ia io*.

Un stade plus important de réduction s'observe sur cette espèce. La morphologie de sa M3/ est dans le prolongement normal de celle décrite précédemment. La réduction dans le sens de la longueur est beaucoup plus avancée. Elle est conditionnée par le mésostyle, qui fait à peine saillie, et par un métacône encore moins important, tant en volume qu'en hauteur. Les deuxième et troisième crêtes sont plus courtes et subégales; leurs longueurs correspondent, à peu près, à la moitié de celle de la première. Malgré la régression globale, la marge située entre le bord mésial et l'aplomb du paracône est relativement large. Le protocône est aussi en légère régression, il est plus proche de la base du paracône. Un paralophe rudimentaire est présent. La postprotocrista atteint la base du métacône; il existe encore une profossa réduite et ouverte vers l'arrière.

4. — *Type C* (Fig. 37, 38, 39)

Le type C est établi sur *Lasiurus brachyotis* (Fig. 37).

La M3/ de cette espèce montre, à la fois, la disparition de la troisième crête, et un stade très avancé de réduction du mésostyle. Partant de ce niveau évolutif, le processus de régression mène, par oblitérations successives, aux morphologies encore plus simplifiées des *Scotophilus* et *Otonycteris*.

Sur *Lasiurus*, le paracône et le parastyle sont encore normaux. L'avancée constituée par le vestige du mésostyle conditionne une fine, mais nette, vallée résiduelle de l'ectolophe. Le métacône a totalement disparu. A son emplacement se trouve un espace libre limité à l'avant par la face distale du paracône et, à l'opposé, par la partie interne du protocône. Cette dernière cuspidée, subconique, à base linguale arrondie, à sommet médian, porte deux crêtes opposées qui n'atteignent pas sa base, et correspondent à des pré- et postprotocrista résiduelles. Par rapport au type précédent, la largeur de la dent est en nette diminution.

Sur *Scotophilus dinganii* (Fig. 38), il ne subsiste du mésostyle qu'un léger relief, sans base distincte, accolé au paracône. Une courte crête relie le sommet du paracône à son relief latéral. Chez des espèces voisines, *Scotophilus gigas*, *Scotophilus heathi*, la régression est encore plus avancée: le mésostyle est plus effacé, et la crête venant du paracône s'estompe au niveau cingulaire. Le protocône, à base circulaire, est très réduit, tant en volume qu'en taille, et son sommet est légèrement déporté vers l'avant. La diminution de la taille dans le sens de la largeur dépasse celle observée sur *Lasiurus*.

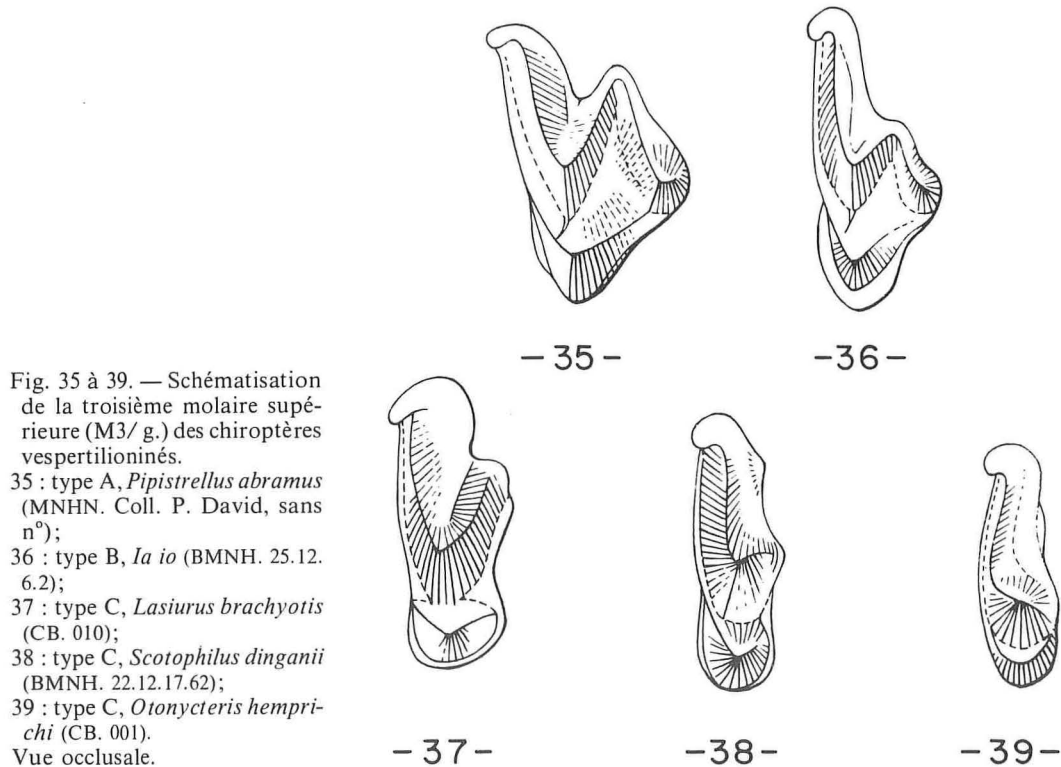


Fig. 35 à 39. — Schématisation de la troisième molaire supérieure (M3/ g.) des chiroptères vespertilioninés.

35 : type A, *Pipistrellus abramus* (MNHN. Coll. P. David, sans n°);

36 : type B, *Ia io* (BMNH. 25.12.6.2);

37 : type C, *Lasiurus brachyotis* (CB. 010);

38 : type C, *Scotophilus dinganii* (BMNH. 22.12.17.62);

39 : type C, *Otonycteris hemprichi* (CB. 001).

Vue occlusale.

Le stade limite de réduction est réalisé chez *Otonycteris* (Fig. 39). Il résulte de la disparition presque totale du protocône, laquelle s'ajoute aux autres processus de régression qui affectent ce type de M3/. Cette dent est dépourvue de cingulum interne, c'est le protocône vestigial qui constitue le bord lingual de la couronne.

5. — *Distribution générique des types de M3/.*

Chez les vespertilioninés actuels on constate que la distribution générique des types de M3/ est la suivante :

Type A : *Barbastella*, *Chalinolobus*, *Corynorhinus*, *Eptesicus* (petites formes), *Euderma*, *Glischropus*, *Hesperoptenus*, *Histiotus*, *Laephotis*, *Lasionycteris*, *Mimetillus*, *Myotis* (petites formes), *Cistugo*, *Rickettia*, *Nyctalus*, *Nycticeius*, *Philetor*, *Pipistrellus*, *Scotoecus*, *Scotozous*, *Tylonycteris*, *Vespertilio*.

Type B : *Eptesicus* s.str. (uniquement groupe américain *fuscus*), *Glauconycteris*, *Ia*, *Myotis* s.str., *Chrysopteron*, *Plecotus*.

Type C : *Baeodon*, *Dasypterus*, *Eptesicus* (grandes formes euro-asiatiques du groupe *serotinus*), *Lasiurus*, *Otonycteris*, *Rhogeëssa*, *Scotomanes*, *Scotophilus*.

X. TROISIÈME MOLAIRE INFÉRIEURE : M/3.

1. — *Rappel général*

Un état de moindre réduction de cette dent est constaté sur *Stehlinia*. Malgré l'âge éocène supérieur de cette forme, la tendance réductrice était déjà active. Nous détaillerons d'abord cette morphologie, encore relativement primitive, puis nous décrirons celles qui, très probablement, sont issues de structures semblables.

Si l'on considère uniquement les actuels, on remarque une grande différence entre les morphologies extrêmes des diverses M/3. Mais, comme pour les autres molaires, il est possible de classer ces dents en une série continue de morphologies intermédiaires. Par contre, la répartition des espèces n'est pas régulière dans cette série et un essai de synthèse des observations fait apparaître qu'un stade évolutif moyen, plus ou moins fluctuant, est atteint par une importante partie des vespertilioninés.

2. — *Type A* (Fig. 40)

Le type A est établi sur *Stehlinia minor*.

Cette dent conserve des structures très proches de celles des M/1 et M/2. La longueur de la couronne est peu affectée, mais la largeur est moindre que sur les autres molaires. La morphologie du trigonide est conforme à celles des M/1 et M/2. La réduction de la largeur du talonide montre que le processus de régression est amorcé. A l'inverse des deux premières molaires, le talonide est, sur M/3, moins large que le trigonide. Cependant, l'hypoconide est semblable à celui des M/1 et M/2; la perte de hauteur est à peine sensible. La même remarque s'applique à l'entoconide. Les entocristide et crista obliqua sont disposées comme sur les autres molaires; la postfosside est ici un peu moins large. L'hypoconulide, accolé à la base de l'entoconide, est rejoint par la postcristide. En profil interne, les trois cuspides conservent la même disposition que sur M/1 et M/2, cependant la régression de l'entoconide est ici visible, et c'est le métaconide qui est, de peu, le plus élevé. Chez tous les actuels, les M/3 présentent un degré de réduction plus accusé.

3. — *Type B* (Fig. 41)

Le type B est établi sur *Myotis capaccinii*.

Le choix de ce *Myotis* pour la description d'un morphotype dentaire est fortuit, de nombreuses autres espèces pouvaient être retenues puisqu'il est question d'une morphologie « moyenne » très répandue.

Sur *Myotis capaccinii* la régression affecte pratiquement l'ensemble de la dent; seule la morphologie du trigonide est peu modifiée; elle est encore très proche de celle visible sur M/2. L'hypoconide conserve sa forme propre, mais sa taille, par rapport à celle du protoconide, est beaucoup plus réduite qu'elle ne l'est chez *Stehlinia*. L'entoconide subit une importante régression en taille et en volume. La cuspide se fond avec l'extrémité distale de l'entocristide; de sa morphologie habituelle, il ne subsiste plus qu'une étroite face distale plane. La disposition myotodonte est nettement réalisée; l'hypoconulide, encore fort, est bien isolé postérieurement.

Ce type dentaire, qualifié de « moyen », correspond à un si grand nombre d'espèces qu'il est normal de l'interpréter en tenant compte d'une certaine variabilité des caractères mineurs. La taille de l'hypoconulide peut varier; cette cuspide peut même disparaître. La postcristide prend toujours une disposition myotodonte sur les espèces dont la nyctalodontie de M/1 et M/2 est incontestable; ce fait est régulièrement observable

sur tous les genres nyctalodontes. Il est toutefois important de signaler que l'inverse ne se produit pas. Nous n'avons jamais constaté la présence d'une M/3 nyctalodonte sur une espèce porteuse de M/1 et M/2 myotodontes.

Ce type moyen de M/3 a été trouvé sur toutes les formes nyctalodontes, c'est-à-dire les genres : *Glischropus*, *Nyctalus*, *Philetor*, *Pipistrellus* et *Scotoecus*. *Pipistrellus dormeri* nous paraît être l'espèce dont la morphologie de la M/3 est la plus proche de celle qui est observée chez *Stehlinia*, cependant la myotodontie est réalisée. Par ailleurs, ce même type de référence est aussi observé sur de nombreux genres myotodontes tels : *Chrysopteron*, *Cistugo*, *Corynorhinus*, *Eudiscopus*, *Eptesicus* (formes de petite taille), *Euderma*, *Histiotes*, *Laephotis*, *Myotis* (petites formes), *Pizonyx*, *Plecotus*, *Rickettia*, *Tylonycteris* et *Vespertilio*.

4. — Type C (Fig. 42)

Le type C est établi sur *Eptesicus serotinus*.

Divers genres tendent vers une morphologie encore plus réduite de la M/3, et l'espèce choisie est très caractéristique de ce stade évolutif.

En vue occlusale, la dent est sub-triangulaire. Le trigonide est lui-même atteint par la régression. Le paralophide conserve des dimensions normales, mais le protolophide est nettement raccourci. Le talonide est fortement réduit en longueur, mais plus encore en largeur et hauteur. La transition entre l'entocristide, la postcristide et la crista obliqua est à peine marquée par les petits reliefs que sont l'entoconide et l'hypoconide. L'hypoconulide a disparu. Un étroit cingulum distal subsiste.

Parmi les genres qui illustrent la transition morphologique entre ceux référables au type B et ceux ayant réalisé le présent type C, il faut citer : *Myotis* s.str., certains *Chrysopteron*, quelques rares petits eptésiformes, les *Eptesicus* du groupe *fuscus* et les formes affines, ainsi que *Chalinolobus*, *Glauconycteris*, *Lasiurus* et *Nycticeius*. Le type C n'est donc parfaitement réalisé que par les *Eptesicus* du groupe *serotinus*, *Baeodon*, *Dasypterus*, *Ia*, *Rhogeëssa*, *Scotomanes* et *Scotophilus*.

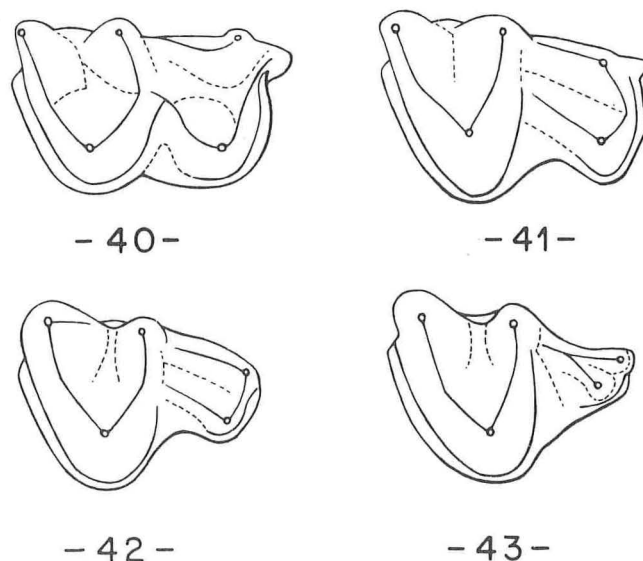


Fig. 40 à 43. — Schématisation de la troisième molaire inférieure (M/3 g.) des chiroptères vespertilioninés.
 40 : type A, *Stehlinia minor* (USTL, ECA);
 41 : type B, *Myotis capaccinii* (HM. 26.058);
 42 : type C, *Eptesicus serotinus* (HM. 29.002);
 43 : type D, *Otonycteris hemprichi* (CB. 001).
 Vue occlusale.

5. — *Type D* (Fig. 43)

Le type D est établi sur *Otonycteris hemprichi*.

Ce genre présente la réduction maximale observée. Le trigonide est normal; le protolophide est à peine un peu plus court que le paralophide. Le talonide, par contre, est réduit tant en hauteur qu'en longueur et largeur. Malgré la régression générale, le cingulum distal subsiste toujours. En vue occlusale, la dent figure un triangle équilatéral dans lequel le talonide n'occupe que la faible partie postéro-linguale. L'hypoconide et l'entoconide ne sont plus que deux vestiges; l'entocristide et la crista obliqua fusionnent à mi-longueur. L'étranglement du talonide est telle que la postfosside est réduite à un sillon linéaire, s'ouvrant distalement. Il ne reste plus trace de l'hypoconulide ni de la postcristide. En profil interne, les paraconide et métaconide apparaissent égaux, élevés sur des bases étroites, comme cela est visible sur la M/2 du même spécimen; l'entoconide n'apparaît pas, et l'entocristide est horizontale.

Des remarques qui précèdent, il ressort que les possibilités d'utilisation de la M/3 à des fins systématiques sont extrêmement restreintes. Cette dent seule ne permet pas de préciser si l'espèce est nyctalodonte ou mytodonte. Le type morphologique moyen est si répandu qu'il est dépourvu de signification générique. En outre, différents types morphologiques de M/3 peuvent être observés au sein d'un même genre; en principe, dans ce cas, la stabilité spécifique est respectée, ce qui ménage quelques possibilités pratiques au niveau de la distinction de l'espèce.

RÉSUMÉ

Les classifications des vespertilioninés, proposées jusqu'alors, étaient élaborées sans qu'il soit suffisamment tenu compte de la morphologie dentaire. Par ailleurs, une utilisation abusive des formules dentaires a conduit à la conception de genres souvent artificiels. Ces deux conditions défavorables ont fait des taxons génériques des aboutissants mal définis, et peu adaptés aux indispensables comparaisons avec les formes fossiles. Cette pratique a eu pour résultat de retarder la valorisation d'éléments concrets, susceptibles de structurer une phylogénie de la sous-famille. Nous avons tenté d'apurer les genres admis, et de définir le degré de proximité de la parenté qu'ils ont entre eux.

Dans une première partie, objet de la présente publication, les morphologies dentaires sont décrites et analysées; l'investigation porte sur la diversité mondiale des vespertilioninés. Des types morphologiques de référence ont été établis pour chacune des dents. Leur représentativité les rendent aptes à favoriser le rapprochement des espèces porteuses de caractères identiques. Ces types référentiels peuvent aussi être classés selon le niveau d'évolution atteint et, éventuellement, permettre d'isoler des grades évolutifs. Le cumul de ces éléments, les imbrications possibles de certains, ont vocation pour aider à l'établissement de critères génériques de comparaison. Les réponses des espèces à ces critères multiples mènent, après regroupement par affinités, à la constitution de genres naturels chez lesquels la part de l'arbitraire est en nette régression.

Cette méthodologie doit être considérée hors de toute exclusive, et ne tend pas à minimiser l'opportunité des démarches systématiques antérieures. Les cas pour lesquels l'odontologie se montre insuffisante sont toujours précisés, et les éventuels moyens d'y suppléer sont exposés; l'analyse des karyotypes, notamment, peut alors tenir un rôle important.

Dans la seconde partie de l'étude (à paraître), les implications systématiques seront développées, et les bases d'une approche phylogénique de la sous-famille établies. Un résumé complémentaire sera adjoint à la deuxième publication.

BIBLIOGRAPHIE

- HELLER K.-G. & VOLLETH M., 1984. — Taxonomic position of «*Pipistrellus societatis*» Hill, 1972 and the karyological characteristics of the genus *Eptesicus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Z.f. zool. Syst.u. Evol.*, **22** (1) : 65-77, 5 fig.
- JEPSEN G.-L., 1966. — Early Eocene Bat from Wyoming. *Science*, **154** (3754) : 1333-1339, 2 fig.
- JEPSEN G.-L., 1970. — Bat origins and evolution, in *Biology of bats*. Academic Press, New York, London 1 : 1-64, 10 fig.
- LEGENDRE S., 1984. — Étude odontologique des représentants actuels du groupe *Tadarida* (Chiroptera, Molossidae). Implications phylogéniques, systématiques et zoogéographiques. *Rev. suisse Zool.*, **91** (2) : 399-442, 18 fig., 1 pl.
- MAYR E., 1942. — *Systematics and the origine of species*. Columbia Univ. Press, New York, 364 p.
- MENU H. & SIGÉ B., 1971. — Nyctalodontie et myotodontie, importants caractères de grades évolutifs chez les chiroptères entomophages. *C.R. Acad. Sci., Paris*, **272 D** : 1735-1738, 1 pl.
- MENU H., 1984. — Révision du statut de *Pipistrellus subflavus* (F. Cuvier, 1832). Proposition d'un taxon générique nouveau : *Perimyotis* nov. gen. *Mammalia*, **48** (3) : 409-416, 2 fig.
- MILLER G.-S. & ALLEN G.-M., 1928. — The american bats of the genera *Myotis* and *Pisonyx*. *Smithsonian Inst., Univ. St. Nat. Mus. Bull.*, **144** : 1-218, 1 fig., 13 cartes.
- REVILLIOD P., 1917. — Fledermäuse aus der Braunkohle von Messel bei Darmstadt. *Abhandl. Hess. Geol. Landes. zu Darmstadt*, **7** (2) : 157-201, 18 fig., 1 pl.
- RUSSELL D.-E., LOUIS P. & SAVAGE D.-E., 1973. — Chiroptera and Dermoptera of the french early Eocene. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, **95** : 1-57, 13 fig.
- RUSSELL D.-E. & SIGÉ B., 1970. — Révision des chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne). *Palaeovertebrata*, **3** (4) : 83-182, 29 fig., 6 pl., 5 tab.
- SIGÉ B., 1974. — Données nouvelles sur le genre *Stehlinia* (Vespertilionoidea, Chiroptera) du Paléogène d'Europe. *Palaeovertebrata*, **6** (3-4) : 253-272, 5 fig.
- SIGÉ B. & RUSSELL D.-E., 1980. — Compléments sur les chiroptères de l'Éocène moyen d'Europe. Les genres *Palaeochiropteryx* et *Cecilionycteris*. *Palaeovertebrata, Mém. Jubil. Lavocat* : 91-126, 1 fig., 8 pl.
- SIMPSON G.-G., 1943. — Criteria for genera, species and subspecies in Zoology and Paleozoology. *Ann. New York Acad. Sci.*, **44** : 145-178.
- SMITH J.-D. & STORCH G., 1981. — New Middle Eocene bats from «Grube Messel» near Darmstadt, W. Germany (Mammalia, Chiroptera). *Senckenbergiana biol.*, **61** (3/4) : 153-157, 4 fig., 2 tab., 2 pl.
- SUTTON J.-F. & GENOWAYS H.-H., 1974. — A new vespertilionine bat from barstovian deposits of Montana. *Occasional papers, Mus. Texas Tech. Univ.*, **20** : 1-8, 1 pl.
- TATE G.-H.-H., 1942. — Results of the Archbold expeditions, N° 47. Review of the vespertilionine bats. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **80** (7) : 221-297, 5 fig.
- VAN VALEN L., 1966. — Deltatheria, a new order of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **132** (1) : 1-126, 17 fig., 8 pl.
- VAN VALEN L., 1979. — The evolution of bats. *Evolutionary theory*, **4** : 103-121, 2 fig.

NOTES DE LA I^e PARTIE

- (1). — Le sigle figurant entre parenthèses après le nom d'un taxon est celui retenu pour l'identification des spécimens cités dans le texte. On le trouvera suivi du numéro d'ordre dans la collection, sans report de l'indication de provenance (sauf cas particulier).
- (2). — Pour la prise des négatifs le Rhodorsil CAF 4/60 Rhône-Poulenc a donné de très bons résultats. Les positifs ont été réalisés par l'utilisation combinée de l'Araldite M 06 Prochal et du durcisseur HY 956 de même provenance. L'Araldite DW 06 s'est révélée être un colorant satisfaisant. La coulée des positifs est grandement facilitée par l'emploi d'un centrifugeur.
- (3). — Ce genre fossile européen, plurispécifique, est principalement représenté dans les dépôts des phosphorites du Quercy (Éocène supérieur, Oligocène inférieur et moyen). Sa morphologie dentaire est actuellement connue de façon complète (Sigé 1974). *Stehlinia*, considéré comme distinct des vespertilioninés, documente cependant une morphologie ancienne de l'ensemble vespertilionoïde, et fournit à ce titre une référence de première importance.
- (4). — Les chiroptères les plus anciens présentent des structures dentaires très intéressantes à titre comparatif. Ces formes, morphologiquement proches des formes ancestrales réelles, peuvent aider à interpréter en termes évolutifs les structures des vespertilioninés récents. Il s'agit pour l'essentiel des espèces suivantes : *Icaronycteris index* de l'Éocène inférieur du Wyoming (Jepsen, 1966, 1970), *Icaronycteris ? menui*, *Archaeonycteris brailloni*, *Ageina tobieni*, cf. *Ageina* sp., *Palaeochiropteryx* cf. *tupaïodon* de l'Éocène inférieur du Bassin de Paris (Russell, Louis, Savage 1973), *Palaeochiropteryx tupaïodon*, *P. spiegelii*, *Archaeonycteris trigonodon*, *A. revilliodi*, *A. sp.*, *Cecilonycteris prisca*, *Matthesia germanica*, *M. ? insolita*, *Hassianycteris magna* et *H. messelensis* de l'Éocène moyen d'Allemagne (Revilliod, 1917; Russel & Sigé, 1970; Sigé et Russel, 1980; Smith & Storch, 1981).
- (5). — Ce caractère, valable sur l'espèce étudiée et sur de nombreuses autres, peut manquer. Le cingulum externe peut être plus marqué, former un fin méplat cingulaire, et même, parfois, se terminer par un léger renflement antérieur. Ce caractère, variable individuellement, est bien visible sur certains *Myotis mystacinus*.
- (6). — Cet exemple, pris chez les plécotiformes, montre que la morphologie de leur canine inférieure emprunte aux types A 1, A 2 et B. Il prouve aussi combien ces types dentaires sont liés entre eux.
- (7). — La canine inférieure de certaines pipistrelles, particulièrement du groupe *abramus*, pourrait être classée presque indifféremment dans les types A 1 ou B 1.
- (8). — Pour ces quatre types de P4/, il a été constaté de fortes variations entre les rapports longueur/largeur. Les mensurations effectuées n'ont pas donné la possibilité d'établir des critères pratiques de distinction générique. Par contre, une utilisation au niveau spécifique pourrait être envisagée.
- (9). — Cette particularité pourrait être un caractère distinctif entre les pipistrelles des groupes *mimus* et *coromandra*.
- (10). — Le processus n'est pas amorcé chez les *Myotis*, les *Nyctalus* et les *Eptesicus* de grande taille, ni chez toutes les formes ayant vraisemblablement une origine proche de ces derniers, tels que : *Histiotus*, *Ia*, *Scotomanes*, *Scoteanax*, *Hesperoptenus*, *Otonycteris* et *Scotophilus*.
- (11). — La morphologie des molaires inférieures des *Scotophilus* est particulière. Le talonide est extrêmement réduit en hauteur et en longueur. Les hypoconide et entoconide deviennent des cuspides basses; l'ensemble talonidien est accolé au flanc distal du trigonide. En profil externe, le cingulum est sinueux; la partie affectant le talonide est beaucoup plus basse que la partie antérieure. Si, au niveau des molaires supérieures, il existe des morphologies de transition menant à celle, extrême, de *Scotophilus*, il n'en a pas été trouvé pour les molaires inférieures.
- (12). — La structure myotodonte peut apparaître précocement dans l'histoire de la paléontologie des chiroptères, ainsi que l'attestent deux molaires (Coll. Louis N° 285 et 290) d'un vraisemblable Eochiroptera du Cuisien supérieur de Prémontré, Aisne (Louis *et al.* à paraître).

PALAEOVERTEBRATA

Fascicules parus, disponibles à PALAEOVERTEBRATA - DIFFUSION :

- Vol. 1 (1967), 1. J.A. REMY. — Les Palaeotheriidae (Perissodactyla) de la faune de Mammifères de Fons 1 (Éocène supérieur), 1-46, 20 fig., 8 pl.
- Vol. 1 (1967), 2. J.-L. HARTENBERGER. — Contribution à l'étude de l'anatomie crânienne des Rongeurs. I. Principaux types de Cricétodontinés, 47-64, 2 fig., 4 pl.
- Vol. 1 (1968), 3. B. SIGÉ. — Les Chiroptères du Miocène inférieur de Bouzigues. 1. Etude systématique, 65-133, 28 fig.
- Vol. 1 (1968), 4. J. MICHAUX. — Les Paramyidae (Rodentia) de l'Éocène inférieur du Bassin de Paris, 135-194, 4 fig., 10 pl.
- Vol. 2 (1968), 1. M. HUGUENEY. — Les Gliridés (Rodentia) de l'Oligocène supérieur de St-Victor-la-Coste (Gard), 1-16, 3 pl.
- Vol. 2 (1968), 2. J.E. GUILDAY, H.W. HAMILTON and A.D. Mc CRADY. — Pleistocene vertebrate fauna of Robinson Cave, Overton County, Tennessee, 25-75, 15 fig., 28 tab.
J. de PORTA. — Les Vertébrés fossiles de Colombie et les problèmes posés par l'isolement du continent sud-américain, 77-94, 2 fig.
- Vol. 2 (1969), 3. J. SUDRE. — Les gisements de Robiac (Éocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères, 95-156, 21 fig.
- Vol. 2 (1969), 4. M.R. DAWSON. — Osteology of *Prolagus sardus*, a Quaternary ochotonid (Mammalia, Lagomorpha), 157-190, 38 fig., 1 pl.
- Vol. 2 (1969), 5. L. THALER. — Rongeurs nouveaux de l'Oligocène moyen d'Espagne, 191-207, 9 fig.
M. VIANEY-LIAUD. — Rongeurs de l'Oligocène moyen provenant de nouvelles fouilles dans les Phosphorites du Quercy, 209-239, 16 fig.
- Vol. 3 (1969), 1. J. MICHAUX. — Muridae (Rodentia) du Pliocène supérieur d'Espagne et du Midi de la France, 1-25, 1 fig., 2 pl.
- Vol. 3 (1969), 2. J.-L. HARTENBERGER. — Les Pseudosciuridae (Mammalia, Rodentia) de l'Éocène moyen de Bouxwiller, Egerkingen et Lissieu, 27-61, 6 fig., 4 pl.
- Vol. 3 (1970), 3. J.-J. JAEGER. — Pantolestidae (Mammalia, Insectivora) de l'Éocène moyen de Bouxwiller (Alsace), 63-82, 7 fig., 3 pl.
- Vol. 3 (1970), 4. D.E. RUSSELL et B. SIGÉ. — Révision des Chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne), 83-182, 29 fig., 6 pl.
- Mém. extr. (1970). H. CAPPETTA. — Les Sélaciens du Miocène de la région de Montpellier, 1-139, 22 fig. + 19 p. 27 pl.
- Vol. 4 (1971), 1. B. SIGÉ. — Anatomie du membre antérieur chez un Chiroptère molossidé (*Tadarida* sp.) du Stampien de Céreste (Alpes de Haute-Provence), 1-38, 9 fig., 1 pl.
- Vol. 4 (1971), 2. R. MARTIN. — Les affinités de *Nyctereutes megamastoides* (POMEL), canidé du gisement villafanchien de Saint-Vallier (Drôme, France), 39-58, 8 fig.
M. CRUSAFONT et P. SONDAAR. — Une nouvelle espèce d'*Hipparion* du Pliocène terminal d'Espagne, 59-66, 1 pl.
- Vol. 4 (1971), 3. J. SUDRE. — Etude de la variabilité chez *Lophiodon lautricense* Noulet, 67-95, 11 fig., 4 pl.
- Vol. 4 (1971), 4. J.-L. HARTENBERGER. — Contribution à l'étude des genres *Gliravus* et *Microparamys* (Rodentia) de l'Éocène d'Europe, 97-135, 18 fig., 5 pl.
- Vol. 4 (1971), 5. J. MICHAUX. — Arvicolinae (Rodentia) du Pliocène terminal et du Quaternaire ancien de France et d'Espagne, 137-214, 31 fig.
- Vol. 5 (1972), 1. M. VIANEY-LIAUD. — Contribution à l'étude des Cricétidés oligocènes d'Europe occidentale, 1-44, 12 fig., 5 pl.
- Vol. 5 (1972), 2. J.-A. REMY. — Etude du crâne de *Pachynolophus lavocati* n. sp. (Perissodactyla, Palaeotheriidae) des Phosphorites du Quercy, 45-78, 14 fig., 5 pl.
- Vol. 5 (1972), 3. D. SIGOGNEAU and P.K. TCHUDINOV. — Reflection on some Russian Eotheriodonts (Reptilia, Synapsida, Therapsida), 79-109, 29 fig.
- Vol. 5 (1972), 4. J. SUDRE. — Révision des Artiodactyles de l'Éocène moyen de Lissieu (Rhône), 115-156, 17 fig.
C. VERGNAUD-GRAZZINI et R. HOFFSTETTER. — Présence de Palaeobatrachidae (Anura) dans des gisements tertiaires français. Caractérisation, distribution et affinités de la famille, 155-177, 2 fig., 2 pl.
- Vol. 5 (1972), 5. H. CAPPETTA. — Les poissons crétacés et tertiaires du bassin des lullemeden (République du Niger), 179-251, 10 fig., 13 pl.
M. CRUSAFONT. — Les *Ischyricitis* de la transition Vindobonien-Vallésien, 253-259, 1 fig., 1 pl.
G. HAAS. — The Microfauna of the Djebel Qafze Cave, 261-270, 2 tab., 1 pl.
- Mém. extr. (1972). P. ELLENBERGER. — Contribution à la classification des pistes des Vertébrés du Trias : les types du Stormberg d'Afrique du Sud (I), 150 p., 18 pl., 2 tab.
- Vol. 6 (1974), 1-2. Table ronde sur les phosphorites du Quercy. Géologie, carnivores, insectivores, ongulés, 1-59, 3 pl.
- Vol. 6 (1974), 3-4. Table ronde sur les phosphorites du Quercy. Taphonomie, squamates, chiroptères, rongeurs, primates et lagomorphes, 161-303, 44 fig., 5 pl.
- Mém. extr. (1974). P. ELLENBERGER. — Contribution à la classification des pistes de Vertébrés du Trias : les types du Stormberg d'Afrique du Sud (II), 148 p., 31 pl., 1 dépl. (ÉPUISE).

- Vol. 7 (1976), 1-2. M. VIANEY-LIAUD. — Les Issiodoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur en Europe occidentale, 1-115, 60 fig.
A.E. WOOD. — The paramyid rodent *Ailuravus* from the middle and late Eocene of Europe, and its relationships, 117-149, 6 fig.
- Vol. 7 (1976), 3. R. HOFFSTETTER et R. LAVOCAT. — Rongeurs caviomorphes de l'Oligocène de Bolivie. I. Introduction au Déséadien de Bolivie, par R. Hoffstetter, p. 1-14, 3 fig., 1 pl. II. Rongeurs du bassin Déséadien de Salla-Luribay, par R. Lavocat, p. 15-90, 4 fig., 6 pl. (Nouveau format).
- Vol. 7 (1977), 4. J.-J. JAEGER. — Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène de Beni-Mellal, 91-125, 10 fig., 2 pl.
P. JANVIER. — Description des restes d'Elasmobranches (Pisces) du Dévonien moyen de Bolivie, 126-132, 1 fig.
- Vol. 8 (1977), 1. J.-J. JAEGER. — Les Rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb, 1-166, 33 fig., 7 pl.
- Vol. 8 (1978), 2-4. J.-J. JAEGER. — La poche à phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur, 167-326, 48 fig., 10 pl. (Recueil de 14 articles.)
- Vol. 8 (1979), 5. J.-P. AGUILAR et G. CLAUZON. — Un gisement à mammifères dans la formation lacustre d'âge miocène moyen du Collet Redon près de Saint-Cannat (Bouches-du-Rhône). Implications stratigraphiques, 327-341, 2 fig., 1 pl.
- Vol. 9 (1979), 1. J.-L. HARTENBERGER et M. CRUSAFONT. — Rongeurs miocènes dans le Valles-Penedes. 1. Les rongeurs de Can Ponsic I, 1-15, 3 fig., 1-2.
J.-P. AGUILAR, J. AGUSTI et J. GIBERT. — Rongeurs miocènes dans le Valles-Penedes. 2. Les rongeurs de Castell de Barbera, 17-31, pl. 3-5.
- Vol. 9 (1979), 2. N. SCHMIDT-KITTLER et M. VIANEY-LIAUD. — Évolution des Aplodontidae oligocènes européens, 33-82, 19 fig., pl. 1-4.
- Vol. 9 (1979), 3. J. SUDRE. — Nouveaux mammifères éocènes du Sahara occidental, 83-115, 1 fig., pl. 1-2.
- Vol. 9 (1979), 4. M. VIANEY-LIAUD. — Les mammifères montiens de Hainin (Paléocène moyen de Belgique). Part I : Multituberculés, 117-131, 5 fig., pl. 1-3.
- Vol. 9 (1980), 5. A. BLIECK, F. GOLSHANI, D. GOUJET, A. HAMDY, P. JANVIER, E. MARK-KURIK and M. MARTIN. — A new vertebrate locality in the Eifelian of the Khush-Yellagh Formation, Eastern Alborz, Iran, 133-154, 7 fig., 1 pl.
- Vol. 9 (1980), 6. J.-P. AGUILAR. — Rongeurs du Miocène inférieur et moyen en Languedoc. Leur apport pour les corrélations marin-continental et la stratigraphie, 155-203, 1 fig., 6 pl.
- Mémoire Jubilaire en hommage à R. Lavocat (1980). — Recueil de 18 articles originaux de Paléontologie des vertébrés concernant des groupes fossiles d'âge et de provenance très variés, 382 pages, 65 fig., 36 pl.
- Vol. 10 (1980), 1. D. NOLF et H. CAPPETTA. — Les otolithes de Téléostéens du Miocène de Montpeyroux (Hérault, France), 1-28, 1 fig., 4 pl.
H. CAPPETTA. — Modification du statut générique de quelques espèces de sélaciens crétacés et tertiaires, 29-42, 6 fig.
- Vol. 10 (1981), 2. M. GODINOT. — Les Mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence), 43-126, 28 fig., 4 pl.
- Vol. 10 (1981), 3-4. V. EISENMANN. — Étude des dents jugales inférieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles, 127-226, 19 fig., 4 pl.
- Vol. 11 (1981), 1. B. COIFFAIT et P.-E. COIFFAIT. — Découverte d'un gisement de micromammifères d'âge pliocène dans le Bassin de Constantine (Algérie). Présence d'un Muridé nouveau : *Paraethomys athmeniae* n. sp., 1-15, 3 fig., 2 pl.
- Vol. 11 (1981), 2-3. P. JANVIER. — *Norselaspis glacialis* n. g., n. sp. et les relations phylogénétiques entre les Kiaerapidiens (Osteostraci) du Dévonien inférieur du Spitsberg, 19-131, 43 fig., 3 pl.
- Vol. 11 (1981), 4. L.-D. BRANDY. — Rongeurs Muroïdés du Néogène supérieur d'Afghanistan. Évolution, biogéographie, corrélations, 133-179, 7 fig., 10 pl.
- Vol. 12 (1982), 1. M. SABATIER. — Les Rongeurs du site pliocène à Hominidés de Hadar (Ethiopie), 1-56, 26 fig., 4 pl.
- Vol. 12 (1982), 2. C. GROMOLARD. — Étude paléoneurologique comparative de *Parabos cordieri* (de CHRISTOL), un Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pliocène d'Europe occidentale, 57-74, 6 fig., 3 pl.
- Vol. 12 (1982), 3. J.-P. AGUILAR, J.-Y. CROCHET, M. GREEN et B. SIGÉ. — Contributions à l'étude des micromammifères du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault), 75-140, 13 fig., 4 pl.
- Vol. 12 (1982), 4. Ph. KÉROURIO. — Un nouveau type de coquille d'œuf présumé dinosaurien dans le Campanien et le Maestrichtien continental de Provence, 141-147, 3 pl.
- Vol. 12 (1982), 5. B. SIGÉ, S. HAND, and M. ARCHER. — An Australian Miocene *Brachiposideros* (Mammalia, Chiroptera) related to Miocene representatives from France, 149-172, 9 fig., 2 pl.
- Vol. 12 (1982), 6. J. SUDRE et D.E. RUSSELL. — Les Mammifères montiens de Hainin (Paléocène moyen de Belgique). Part 2 : Condylarthres, 173-184, 1 pl.
- Mém. extr. (1982). D.E. RUSSELL, J.-L. HARTENBERGER, Ch. POMEROL, S. SEN, N. SCHMIDT-KITTLER, and M. VIANEY-LIAUD. — Mammals and Stratigraphy: The Paleogene of Europe, 77 p., 23 fig.
- Vol. 13 (1983), 1-2. Z. KIELAN-JAWOROWSKA. — Multituberculate endocranial casts, 1-12, 1 fig., 1 pl.
J.-M. MAZIN et P. JANVIER. — L'anatomie de *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trématosaure du Trias inférieur du Spitsberg : arrière-crâne, squelette axial et ceinture scapulaire, 13-21, 12 fig., 2 pl.
- Vol. 13 (1983), 3. D. HEYLER et C. POPLIN. — Actinoptérygiens du Stéphanien de Montceau-les-Mines (Saône-et-Loire, France), 33-50, 4 fig., 5 pl.
J.-Y. CROCHET et B. SIGÉ. — Les mammifères montiens de Hainin (Paléocène moyen de Belgique). Part III : Marsupiaux, 51-64, 5 fig.
Z. QIU et N. SCHMIDT-KITTLER. — *Agriotherium intermedium* (STACH 1957) from a Pliocene fissure filling of Xiaoxian county (Anhui Province, China) and the phylogenetic position of the genus, 65-81, 1 fig., 1 pl.