

**PREMIÈRE OCCURRENCE D'UN MÉGACHIROPTÈRE
PTÉROPODIDÉ DANS LE MIOCÈNE MOYEN D'EUROPE
(GISEMENT DE LO FOURNAS-II, PYRÉNÉES-ORIENTALES, FRANCE)**

par

Jean-Pierre AGUILAR*, Marc CALVET**, Jean-Yves CROCHET*,
Serge LEGENDRE*, Jacques MICHAUX*** et Bernard SIGÉ*

SOMMAIRE

	page
Résumé, Abstract	174
Introduction	174
Le gisement, sa faune, son âge	175
Le mégachiroptère	176
1. Description	176
Rangée dentaire supérieure	176
Rangée dentaire inférieure	177
Nombre minimum d'individus	177
Dimensions	177
2. Discussion des affinités	178
Conclusions	181
Remerciements	182
Bibliographie	182
Légende de la planche	184

*Institut des Sciences de l'Evolution, U.S.T.L. (U.A. 327 du C.N.R.S.), place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

** Faculté pluridisciplinaire des Sciences Humaines et Sociales, Université de Perpignan, Chemin de Passio Viella, 66025 Perpignan Cedex.

*** Ecole Pratique des Hautes Etudes, même rattachement C.N.R.S. et adresse que *.

Mots-clés : MÉGACHIROPTÈRES, DENTS, MIOCÈNE MOYEN, EUROPE, PREMIÈRE OCCURRENCE.

Key-words : MEGACHIROPTERA, TEETH, MIDDLE MIOCENE, EUROPE, FIRST OCCURRENCE.

RÉSUMÉ

De nombreuses dents isolées d'un mégachiroptère ptéropodidé ont été récemment découvertes au sein d'un assemblage de micromammifères livré par un remplissage karstique des environs de Baixas (Pyrénées-Orientales, France), Lo Fournas-II. L'âge de la faune est miocène moyen serravallien. Cette forme fossile apparaît morphologiquement proche de *Rousettus*, et ses dimensions sont celles d'un mégachiroptère moyen de la nature actuelle. Pour les mégachiroptères, très peu connus à l'état fossile, cette découverte montre la parfaite fixation au Miocène moyen d'un type dentaire actuel, et concourt ainsi à la notion de leur grande ancienneté géologique. L'une des vagues majeures de leur dispersion, d'origine sud-est asiatique présumée, s'est étendue jusqu'à l'Europe, dont la faune miocène s'enrichit ainsi d'une unité sous-ordinale.

ABSTRACT

A lot of isolated teeth of a pteropodid fruit bat has been recently found within an assemblage of micromammals recovered from a karstic fissure filling named Lo Fournas-II near the locality of Baixas (Pyrénées-Orientales, France). The fauna is Middle Miocene Serravallian age. The fossil fruit bat appears morphologically close to *Rousettus*; its size is that of a recent medium-sized fruit bat. While the fruit bats are very poorly known as fossils, this discovery shows that one of their recent types of dentitions was perfectly established by Middle Miocene times, and supports the presumed long geologic story of the suborder. One of the major invasions of the Old World fruit bats, supposed originated from SE Asia, reached up to Europe. A suborder unit is added to the miocene fauna of this continent.

INTRODUCTION

Les plus anciens Pteropodidae fossiles attestés, et non contestés en tant que tels, sont différentes formes du Miocène inférieur d'Afrique orientale. La mieux documentée, connue sous le nom de *Propotto leakeyi*, est considérée par Butler (1984) comme représentant un rameau latéral — celui des Propottinae — issu de la souche familiale. Différentes autres formes de même origine sont décrites d'après des fragments d'humérus. De rares restes dentaires sont récemment rapportés au sous-ordre du Miocène supérieur d'Asie du Sud-Est (QIU *et al.* 1985) et du Pliocène supérieur d'Afrique orientale (Wesselman 1984) : Pteropodidae gen. et sp. indet. de Lufeng, Yunnan, et *Eidolon* aff. *helvum* de l'Omo.

Un fossile européen plus ancien, *Archaeopteropus transiens* MESCHINELLI, 1903 de l'Oligocène inférieur (Sannoisien) de Vénétie, redécrit par Dal Piaz (1937) et malheureusement détruit depuis, a été classiquement et longtemps considéré comme le premier mégachiroptère. A cette identification, soutenue par certains auteurs récents qui rangent même ce fossile parmi les Pteropodidae (Smith 1977, Smith & Storch 1981), s'est opposée une autre, voyant plutôt dans *Archaeopteropus* une forme tardive du groupe souche des Eochiroptera (Russell & Sigé 1970, Smith 1976, Van Valen 1979).

Quoiqu'il en soit de ce dernier fossile, l'histoire des Megachiroptera compte surtout des pages blanches. Aucun argument paléontologique ne soutient, en particulier, l'hypothèse d'une origine indépendante des mégachiroptères et des microchiroptères, plaidée par certains (Jones & Genoways 1970, Smith 1976, 1977, Hill & Smith 1984) à l'encontre du monophylétisme ordinal traditionnellement admis, et solidement argumenté par l'approche embryologique (Luckett 1980).

Au plan paléobiogéographique, il pouvait paraître étonnant que les ptéropodidés n'aient laissé aucun vestige indiscutable dans les terrains tertiaires d'Europe. De l'Eocène supérieur jusqu'au Miocène, la faune européenne compte plusieurs familles de chiroptères (particulièrement les emballonuridés, hipposidéridés, mégadermatidés) dont les représentants actuels peuplent les régions tropicales et sub-tropicales de l'Ancien Monde. Dans ces mêmes régions les ptéropodidés sont omniprésents, et remarqua-

bles par la densité de leurs populations et leur importance écologique. Leur dispersion très étendue (depuis l'Afrique occidentale jusqu'à certains archipels du Pacifique central) et leur grande diversification (42 genres et 174 espèces admis *in* Hill & Smith 1984) rendant probable leur ancienneté géologique, il semblait que les ptéropodidés aient dû pénétrer à un moment ou l'autre dans la paléo-Europe tropicale.

Cependant, en dépit d'une documentation abondante pour ce continent, relative aux chiroptères, les fossiles probants manquaient. Le fait que dans la nature actuelle les mégachiroptères ne soient pas fondamentalement cavernicoles a été invoqué comme raison possible de leur absence du registre fossile karstique (Sigé et Legendre 1983). Mais ils manquent aussi dans les nombreuses faunes à chiroptères restituées par les dépôts de type fluvio-lacustre. Aucune explication générale de cette lacune de la paléontologie des mammifères ne semble envisageable en l'état actuel.

Une information nouvelle intervient désormais dans ce contexte. Elle provient d'un gisement karstique récemment découvert et exploité dans les Pyrénées-Orientales. Il s'agit d'une collection de 28 dents isolées d'un mégachiroptère ptéropodidé, obtenues au sein d'une faune de micromammifères d'âge miocène moyen.

LE GISEMENT, SA FAUNE, SON ÂGE

Le gisement appelé Lo Fournas-II est situé en bordure Nord du bassin du Roussillon, dans le petit massif calcaire de Baixas. Il s'agit d'un bas plateau incliné, de 200 m à 170 m d'altitude, tronquant les séries plissées du Jurassique et du Crétacé inférieur. A sa surface affleurent les vestiges d'un épandage alluvial allogène, piégé entre les têtes de lapiaz ou dans des fissures karstiques plus profondes. De nombreux gisements riches en micromammifères, comme celui de Lo Fournas-II, ont été récemment découverts dans ces dépôts. Couvrant approximativement l'intervalle de -20 à -9 MA, ils donnent accès à une meilleure connaissance des faunes et de la chronologie du Miocène, jusqu'ici assez mal documentées en Roussillon, et aideront à dater le façonnement de la surface sur laquelle ils sont formés. Ces gisements feront l'objet de publications ultérieures.

Les 19 espèces de mammifères identifiées dans le sédiment de Lo Fournas-II composent la liste suivante :

- marsupiaux : *Amphiperatherium frequens*
- insectivores Lipotyphla :
 - Galerix exilis*
 - Miochinus* sp.
 - Miosorex desnoyersianus*
 - Oligosorex prevostianus*
- chiroptères : Pteropodidae, gen. et sp. indet.
 - Hipposideros (Pseudorhinolophus) bouziguensis*
 - H. (Brachipposideros) aguilari*
 - H. (B.) ? cf. collongensis*
 - Asellia mariaetheresae*
 - Vespertilionidae, gen. et sp. indet. 1.
 - Vespertilionidae, gen. et sp. indet. 2.
- rongeurs : *Megacricetodon* sp.
 - Democricetodon* cf. *gracilis*
 - D. aff. affinis*

Keramidomys carpathicus
Microdyromys koenigswaldi
Heteroxerus cf. rubricati

- artiodactyles :

Fam., gen. et sp. indet.

A quelques éléments près, la faune de rongeurs de Lo Fournas-II est semblable à celle citée par Mein et Cornet (1973) du gisement voisin de Cases de Pène. Le *Megacricetodon* appartient à la lignée de *M. gersii*, bien représentée dans nos gisements par différents stades évolutifs, et dont les témoins les plus récents étaient signalés de Sansan et de Luc-sur-Orbieu (Aguilar 1980). La taille et la morphologie des spécimens de Lo Fournas-II indiquent un âge nettement postérieur à celui de Sansan, attribué au Langhien (Aguilar 1982). Le gisement de Lo Fournas-II apparaît en conséquence d'âge serravallien. Cette datation est compatible avec les autres éléments de la faune de rongeurs, notamment *Keramidomys carpathicus*, qui expose une morphologie évoluée et une taille entrant dans le domaine supérieur de variation de la population de Neudorf-Spalte décrite par Fejfar (1974). Les deux soricidés du nouveau gisement n'étaient connus à ce jour que de Sansan (Baudelot 1972); l'un d'eux (*O. prevostianus*) est également identifié désormais du gisement de Cases de Pène. Les deux formes de Lo Fournas-II sont plus primitives que les représentants des mêmes genres, sinon des mêmes lignées, dont l'existence est attestée à La Grive.

LE MÉGACHIROPTÈRE

1. — DESCRIPTION

Différents types de dents sont représentés dans le matériel. La référence à la morphologie dentaire des actuels conduit à une première interprétation, assortie d'un doute plus ou moins grand.

Rangée dentaire supérieure.

I2/ (Fig. 1A, Pl. 1 : A). Cette petite dent comporte une couronne à peine plus épaisse que la racine, simple, bulbeuse, dissymétrique, à grande face antéro-labiale bombée et face postéro-linguale sub-plane. L'apex se projette quelque peu mésialement (d. : FOU2-02).

C1/ : non représentée, mais une indication est fournie par la C/1.

P2/ : non représentée de façon certaine; voir P/2.

P3/ : (Fig. 1A, Pl. 1 : B). Cette prémolaire biradiculée, haute et relativement courte, a un flanc labial régulièrement bombé, un flanc lingual convexe antérieurement et déprimé postérieurement. Le sommet unique se projette à l'aplomb de la racine antérieure. Postérieurement, la crête labiale seule est bien marquée (d. : FOU2-08, 10, 11 ; g. : FOU2-09).

P4/ (Fig. 1A, Pl. 1 : C). La dent, biradiculée, a une couronne assez haute, de contour grossièrement rectangulaire. Deux crêtes sub-parallèles délimitent le flanc labial, plus élevé, et le flanc lingual, plus long et plus bombé. Elle portent de faibles renflements cuspidaires, effacés sur les spécimens usés. Le plus net, au point culminant de la crête labiale et à l'aplomb de la racine antérieure, correspond au paracône. Une crête transversale plus ou moins marquée en est issue, pouvant rejoindre la crête linguale.

Entre les crêtes longitudinales s'étend une large vallée médiane, faiblement pentue en avant et en arrière depuis le niveau du paracône. Le flanc labial peut porter un cingulum sub-horizontale et crénelé (d. : FOU2-15, 21, 27; g. : FOU2-16, 17, 24).

M1/ (Fig. 1A, Pl. 1 : D). Cet élément ressemble au précédent, à la différence d'une moindre hauteur, d'un profil labial plus faiblement ascendant vers l'avant, d'un paracône moins net, d'un bord lingual sensiblement bilobé, avec une largeur légèrement plus importante de la moitié antérieure, et d'une vallée médiane à profil plat (d. : FOU2-13,14; g. : FOU2-19).

M2/ (Fig. 1A, Pl. E : E). C'est une petite dent, de contour ovale, à bord arrondi, plus épais labialement et légèrement plus élevé à l'avant; la face occlusale est faiblement déprimée (d. : FOU2-12).

Rangée dentaire inférieure.

C/1 (Fig. 1B). D'après l'unique spécimen, endommagé et usé, le croc est vertical, élevé, à face labiale convexe et sans épaissement basal, et face linguale sub-plane. Celle-ci s'étale en un large rebord basal postéro-lingual. L'usure affectant tout le côté postéro-lingual du croc et de son rebord correspond au contact d'occlusion avec une forte et haute canine supérieure (g. : FOU2-26).

P/2 (Fig. 1B, Pl. 1 : F). Cette petite prémolaire uniradiculée possède une couronne bulbeuse, à sommet excentré vers l'avant et l'extérieur, et de profil dissymétrique, bombé vers l'avant et l'extérieur, plus oblique et plus étalé vers l'arrière et l'intérieur (d. : FOU2-03, 05, 06; g. : FOU2-01, 04, 28). (N.B. : FOU2-01, spécimen sensiblement plus petit, pourrait représenter une P2/d.).

P/4 (ou P/3) (Fig. 1B, Pl. 1 : G). Cette prémolaire biradiculée présente une couronne haute et nettement élargie distalement. Du sommet unique, très antérieur, sont issues deux crêtes, l'une labiale, l'autre linguale moins marquée et de profil plus bas. Ces crêtes délimitent une vaste vallée postérieure (d. : FOU2-07).

M/1 (fig. 1B, Pl. 1 : H). Cette molaire a une couronne très longue et basse. Le contour général est celui d'un rectangle arrondi à l'avant. Le profil général labial n'est que faiblement ascendant vers l'avant. La large vallée longitudinale médiane est déterminée par deux crêtes peu soutenues, parallèles, se rejoignant à l'avant. La crête labiale, un peu plus large et plus haute, porte un épaissement cuspidaire peu distinct, en position de protoconide (d. : FOU2-23; g. : FOU2-22).

M/2 (Fig. 1B, Pl. 1 : I). Ce type ressemble au précédent par son profil peu accentué et sa morphologie générale, et en diffère par une longueur et un relief moindres (d. : FOU2-20; g. : FOU2-18).

M/3 (Fig. 1B, Pl. 1 : J). Cette molaire biradiculée ressemble au type précédent, avec des dimensions plus réduites et un profil général pratiquement horizontal. Le bord labial reste plus épais que le bord lingual (g. : FOU2-25).

Nombre minimum d'individus :

D'après le matériel et son identification, dénombrant 3 P3/d., 3 P4/d, 3 P4/g., et 3 P/2 d., trois individus au minimum paraissent représentés.

Dimensions (cf. Tableau 1) :

D'après les dimensions de ses dents, le ptéropodidé de Lo Fournas-II semble comparable par la taille à une espèce comme l'actuel *Epomops buettikoferi* africain, dont le crâne atteint de 5 à 6 cm, l'avant-bras de 9 à 10 cm, et l'envergure près de 70 cm. Sur la même base, le poids du mégachiroptère miocène du Roussillon pouvait approcher 150 g.

	n° FOU2	L	l		n° FOU2	L	l
I2/	02	0.77	0.65	C/1	26	2.03	—
P3/	08	2.30	1.41	P/2	01	1.04	0.93
	09	—	—		03	1.14	1.09
	10	2.22	1.41		04	1.03	1.23
	11	2.28	1.36		05	1.32	1.22
P4/	15	—	—		06	1.22	1.21
	16	2.64	1.99		28	1.15	1.05
	17	2.13	1.51	P/4 (ou P/3)	07	2.23	1.42
	21	2.63	1.68				
	24	2.52	1.65	M/1	22	3.40	1.55
	27	2.41	1.64		23	3.42	1.56
M1/	13	2.61	1.68	M/2	18	2.04	1.29
	14	2.39	1.62		20	2.25	1.32
	19	2.49	1.72	M/3	25	1.37	0.91
M2/	12	1.27	0.99				

TABLEAU 1
Dimensions en mm des longueur et largeur des dents supérieures et inférieures
du mégachiroptère de Lo Fournas-II.

2. — DISCUSSION DES AFFINITÉS.

La morphologie décrite ci-dessus s'apparente sans ambiguïté à celle qui caractérise la majorité des chiroptères ptéropodidés. Si la détermination familiale s'impose rapidement, il est plus délicat de préciser les affinités génériques du nouveau fossile. Sur la base des dents isolées, l'interprétation retenue fait référence aux cas les plus communs chez les actuels, mais une interprétation quelque peu différente pourrait être envisagée pour certaines dents. Ces incertitudes seraient levées avec l'obtention, espérée, de rangées dentaires même partielles.

Cette réserve faite, deux constatations peuvent contribuer à cerner les affinités du nouveau fossile :

1 - la morphologie exposée, particulièrement celle des molaires, témoigne d'une évolution poussée dans la régression du schéma tribosphénique primitif, et dans la réalisation d'un relief sub-tabulaire à large vallée longitudinale médiane ; les prémolaires elles-mêmes (du moins P3/ et P/4) apparaissent simples, par la présence d'une cuspside antérieure unique.

2 - bien que la présence vraisemblable d'une P2/ et d'une P/3 ne soit pas sûrement attestée, la formule dentaire est relativement conservatrice, du fait de la rétention des M2/ et M/3.

En raison de ces faits, différents genres ou ensembles de genres de mégachiroptères paraissent écartés d'une étroite relation avec la forme de Lo Fournas-II.

— Chez *Propotto* du Miocène inférieur d'Afrique orientale (décrit initialement comme un primate par Simpson (1967) et identifié comme un mégachiroptère par Walker (1969)), les molaires conservent les restes distincts d'un trigonide et d'un talonide, et M3/ serait présente (Butler *o.c.*). Ces éléments sont très généralement perdus chez les formes actuelles, comme chez le fossile du Roussillon. Ces caractères s'ajoutant à d'autres (implantation très inclinée de la canine inférieure, robustesse et brièveté du ramus) font de *Propotto* un mégachiroptère très singulier, et rendent discutable son rattachement ordinal.

— Chez certains genres actuels (*Hypsignathus*, *Pteralopex*), la morphologie des dents jugales comporte des cuspidés fortes, hautes, et nombreuses de part et d'autre de la vallée médiane (cf. Fig. 11 in Rosevear 1965). Butler (*o.c.*) suggère que l'élévation des cuspidés conservées (protocône, paracône, protoconide, métaconide) et le développement de cuspidés secondaires (protostylide, métastylide) représentent ici un contexte évolué, plutôt qu'une condition primitive ainsi que Slaughter (1970) l'a envisagé. Ces formes sont en tout cas l'aboutissement d'une évolution clairement séparée de celle attestée par le fossile de Lo Fournas-II.

— D'autres genres (comme *Megaerops*, *Cynopterus*, *Scotoonycteris*) ont des dents supérieures bien caractéristiques : elles présentent une entaille en V entre deux cuspidés opposées, prépondérantes, l'une labiale, l'autre linguale, entaille séparant une fossette antérieure et un bassin postérieur. Une forte tendance homodonte rend ce schéma distinct depuis C1/ jusqu'à M2/ (cf. Fig. 18 in Rosevear 1965). Le mégachiroptère du Roussillon s'écarte nettement de ce type morphologique.

- Chez d'autres genres encore (*Kiodotus*, *Megaloglossus*, en général les Macroglossinae), les dents sont très avancées dans un processus de réduction qui d'une part les fait devenir petites et étroites, d'autre part estompe les reliefs pour aboutir à la forme d'une simple pastille allongée, et par ailleurs peut réduire la formule dentaire. Le fossile de Lo Fournas-II ne paraît pas impliqué par la tendance évolutive ayant prévalu chez ces formes.

A l'opposé, de nombreux autres genres, parmi lesquels *Eidolon*, *Myonycteris*, *Pteropus*, *Rousettus* (incl. *Lissonycteris*), *Epomops*, *Epomophorus*, *Micropterus*, etc., formant la plus grosse part des ptéropodidés, ont des dents plus semblables à celles du fossile considéré. Généralement toutefois, ces formes conservent des cuspidés plus distinctes, sous la forme d'épaississements marqués des crêtes labiales et linguales. D'autre part, plusieurs de ces genres peuvent présenter une P/4 où la cuspidé principale est doublée par une cuspidé linguale distincte, moins élevée. Certains d'entre eux ont par ailleurs une formule réduite, par la perte de l'un ou l'autre ou plusieurs des éléments P2/, P/3, M2/, M/3.

Parmi les taxons considérés, le genre *Rousettus* apparaît relativement proche du mégachiroptère de Lo Fournas-II, à la fois par les proportions des différents éléments, leur relative simplicité morphologique, et le relief très atténué des molaires. Certaines espèces du genre (*angolensis*) montrent plus que d'autres (*aegyptiacus*, *madagascariensis*) les vestiges d'une morphologie plus détaillée (P/4 bicuspide, cuspidés assez distinctes sur les crêtes des molaires) qu'elle n'apparaît chez la forme miocène du Roussillon. Nonobstant ces différences, c'est vers le groupe représenté par *Rousettus* (tribu Pteropini, sub-tribu Rousettina de la classification de Koopman & Knox Jones (1970)) que semblent en l'état actuel se situer les plus grandes affinités du mégachiroptère de Lo Fournas-II.

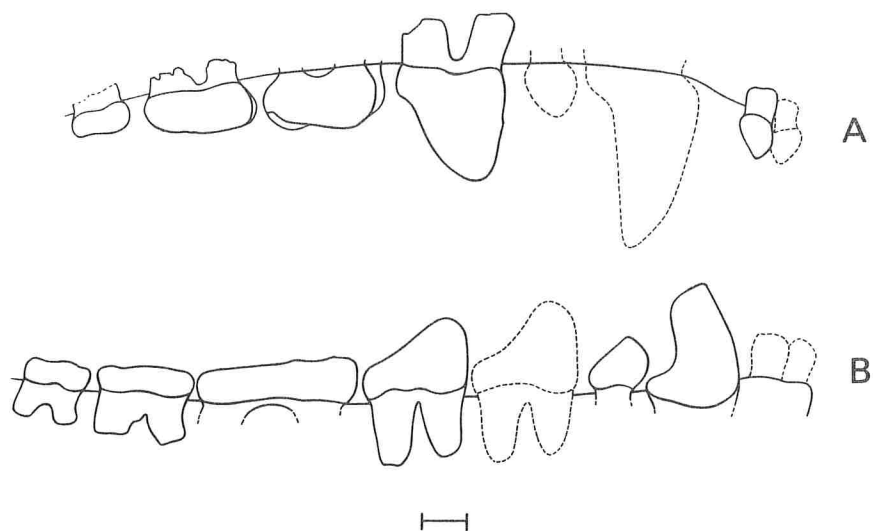


Fig. 1. — Essai de reconstitution des rangées dentaires supérieure (A) et inférieure (B) droites du ptéropodidé gen. et sp. indet. de Lo Fournas-II, à l'aide des profils des dents isolées en vue labiale (mêmes spécimens que ceux figurés Pl. 1, plus la canine inférieure FOU2-26; les dents gauches sont représentées ici inversées), x 6.

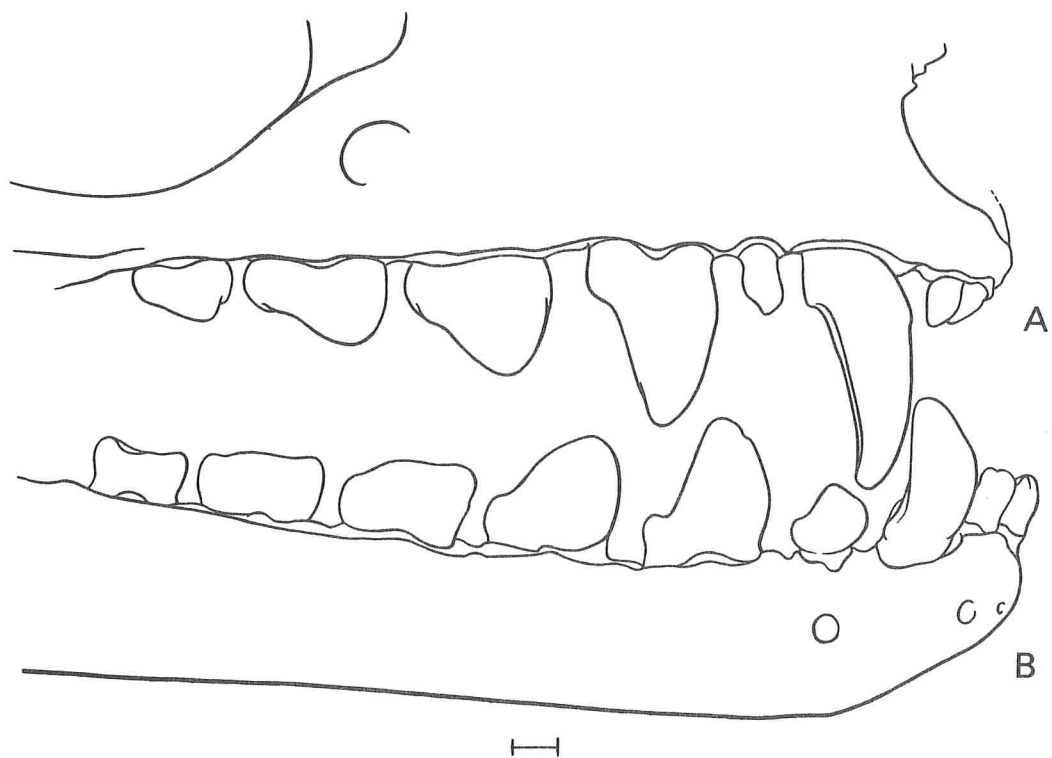


Fig. 2. — Rangées dentaires supérieure (A) et inférieure (B) droites de *Rousettus aegyptiacus* (MNHN 1975-802), x 6.

Ce dernier pourrait donc représenter un témoin précoce de ce rameau, attestant dès le Miocène moyen un stade d'évolution dentaire au moins égal à celui de ses aboutissants récents. Dans cette hypothèse doit être rappelée l'extension de *Rousettus* actuel jusqu'à la Méditerranée orientale (avec *R. aegyptiacus* présent à Chypre et en Syrie), ainsi qu'en Afrique occidentale.

Une documentation complétée pour le fossile de Lo Fournas-II et une investigation comparative exhaustive quant aux formes actuelles sont nécessaires pour l'obtention d'indications plus précises sur les parentés phylogéniques du fossile, et pour l'établissement de son statut systématique.

CONCLUSIONS

Le matériel de Lo Fournas-II établit sans équivoque la présence de mégachiroptères ptéropodidés dans la faune d'Europe au Miocène moyen. Cette faune s'accroît dès lors d'une unité sous-ordinale nouvelle.

Ce matériel montre d'autre part que la morphologie dentaire des mégachiroptères du type de *Rousettus* et affines était parfaitement établie dès le Miocène moyen. Ce fossile concourt à la notion d'une grande ancienneté géologique des mégachiroptères, notion principalement déduite de la forte diversification et de la très vaste dispersion des représentants actuels.

Au plan biogéographique, la plus grande diversité générique est réalisée dans l'Asie tropicale du Sud-Est : cette région est raisonnablement envisagée comme le centre d'origine et de différenciation des mégachiroptères. Butler (*o.c.*) considère les représentants africains actuels, qui appartiennent à trois entités systématiques bien distinctes, comme le résultat d'autant de phases d'invasion depuis le domaine asiatique. Ce scénario répond à une vraisemblance, et l'une de ces invasions, celle du groupe *Rousettus*, a également atteint le domaine européen, à la faveur d'une conjoncture géographique et/ou climatique favorable. Cette dernière pourrait être péné-contemporaine du gisement de Lo Fournas-II, ou sensiblement antérieure (Langhien ou Burdigalien supérieur). La très vaste distribution du genre *Rousettus*, de l'Afrique occidentale jusqu'à l'archipel des Salomon, atteste le pouvoir colonisateur et le succès de ce type adaptatif. Le prolongement est-méditerranéen de l'aire actuelle pourrait d'ailleurs représenter un vestige du peuplement miocène, qui aurait pu s'étendre à l'ensemble du bassin méditerranéen.

La présence à Lo Fournas-II d'un ptéropodidé typiquement frugivore implique pour la région et la période un climat assurant en quantité la maturation de fruits pendant une longue partie de l'année, ce qui correspond à des moyennes annuelles de température et d'humidité relativement élevées. Cette indication ne contredit pas les éléments paléoclimatiques récemment synthétisés par Bessedik *et al.* (1984). Brosset (1966), qui souligne l'éclatisme et la grande souplesse écologiques des roussettes, rapporte que dans l'Ouest des Indes, où des variations saisonnières déterminent une rythmicité de la fructification, ces chiroptères disparaissent pour la plupart pendant une partie de l'année.

Le caractère superficiel du remplissage de Lo Fournas-II paraît exclure la possibilité d'une fossilisation des chiroptères dans leur habitat souterrain. Mais les divers hipposidés de la faune, dont le troglophilisme n'est pas douteux, révèlent la proche présence de cavités souterraines. Par toutes ses espèces (une dizaine), et seul des mégachiroptères actuels, le genre *Rousettus* est troglophile, et par ailleurs apte à l'écholocation (Brosset

o.c., Hill & Smith 1984). L'environnement faunique du fossile de Lo Fournas-II suggère la fixation ancienne, dans le groupe de *Rousettus*, de ce caractère de l'habitat.

REMERCIEMENTS

Au Muséum National d'Histoire Naturelle, Messieurs F. Petter et M. Tranier ont facilité la consultation des collections de chiroptères actuels. Ms Suzanne Hand (The University of New South Wales, Kensington, Australie) a aimablement fourni des spécimens et moulages d'actuels aux fins de comparaisons. Au laboratoire, M. Bernard Marandat a contribué à la préparation des fossiles de Lo Fournas-II, et réalisé des moulages de formes récentes ; Mme Ariane Beaux a assuré les illustrations à l'estompe et au trait, MM. Jacques Martin et Michel Pons leurs reproductions photographiques, et Mme Joëlle Yvanoff-Limant le traitement de texte. Les auteurs les remercient ici bien sincèrement.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUILAR J.-P., 1980. — Nouvelle interprétation de l'évolution du genre *Megacricetodon* au cours du Miocène. *Palaeovertebrata*, Mém. Jubi. R. Lavocat, 355-364.
- AGUILAR J.-P. 1982. — Biozonation du Miocène d'Europe occidentale à l'aide des Rongeurs et corrélations avec l'échelle stratigraphique marine. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 294 (sér. II), 49-54, 1 pl.
- BAUDELLOT S., 1972. — Étude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). Thèse, Toulouse, n° 496, 364 p., 89 fig., 16 pl.
- BESSEDIK M., AGUILAR J.-P., CAPPETTA H., MICHAUX J., 1984. — Le climat du Néogène dans le Sud de la France (Provence, Languedoc, Roussillon), d'après l'analyse des faunes (rongeurs, séliaciens) et des flores polliniques. *Paléobiologie continentale*, 14 (2) : 181-190.
- BROSSET A. 1966. — La biologie des chiroptères. Masson éd., Paris. 240 p.
- BUTLER P. M., 1984. — Macroscelidea, Insectivora and Chiroptera from the Miocene of East Africa. *Palaeovertebrata*, 14 (3) : 117-200, 25 fig.
- DAL PIAZ G., 1937. — I mammiferi dell'Oligocene Veneto *Archaeopteropus transiens*. *Mem. Ist. geol. Univ. Padova*, 11 (6) : 1-8.
- FEJFAR O., 1974. — Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) des Miozäns der Tschechoslowakei. *Palaeontographica*, 146 : 100-180, 35 fig., 1 pl.
- HILL J. E. & SMITH J. D., 1984. — Bats, a natural history. British Museum (Natural History). 243 p.
- JONES J. K. & GENOWAYS H. H., 1970. — Chiropteran systematics. pp. 3-21 in *About Bats* (B. H. Slaughter and D.W. Walton eds.). *Southern Methodist Univ. Press*, Dallas, 339 p.
- KOOPMAN K. F. & JONES J. K. Jr., 1970. — Classification of bats. pp 22-28 in *About Bats* (B. H. Slaughter and D. W. Walton eds.). *Southern Methodist Univ. Press*, Dallas, 339 p.
- LUCKETT W. P., 1980. — The use of fetal membranes data in assessing chiropteran phylogeny. pp. 245-265 in *Fifth Internat. Bat Research Conference, Texas Tech Press*, Lubbock, 434 p.
- MEIN P. & CORNET C., 1973. — Les incidences de la découverte d'un remplissage karstique fossilifère sur l'interprétation morphologique de la surface d'arasement de Vingrau (Pyrénées-Orientales). *C. R. Somm. Soc. Géol. Fr.*, 1973 (2) : 54-55.
- MESCHINELLI L., 1903. — Un nuovo Chiroterro fossile (*Archaeopteropus transiens* MESCH.) delle ligniti di Monteviale. *Atti del R. Ist. Veneto di Scienze, Lettere et Arti* 62 (2) : 1329-44, 1 pl.
- QIU Z., HAN D., QI G., LIN Y., 1985. — A preliminary report on a micro-mammalian assemblage from the hominoid locality of Lufeng, Yunnan. *Acta Anthropol. Sinica*, 4 (1) : 14-32.
- ROSEVEAR D.R., 1965. — The bats of West Africa. British Museum (Natural History). 418 p.
- RUSSELL D.E. & SIGÉ B., 1970. — Révision des chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne). *Palaeovertebrata*, 3 (4) : 83-182, 29 fig., 6 pl.
- SIGÉ B. & LEGENDRE S., 1983. — L'histoire des peuplements de chiroptères du bassin méditerranéen : l'apport comparé des remplissages karstiques et des dépôts fluvio-lacustres. *Rev. Biospéol.*, 10 : 209-225.
- SIMPSON G.G., 1967. — The Tertiary loriform Primates of Africa. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard*, 136 : 39-62.
- SLAUGHTER B.H. 1970. — Evolutionary trends of chiropteran dentitions. pp. 51-83 in *About Bats* (B.H. Slaughter and D.W. Walton eds.). *Southern Methodist Univ. Press*, Dallas, 339 p.
- SMITH J.D., 1976. — Chiropteran evolution. pp. 49-69 in *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. Part I* (R. J. Baker, J.K. Jones Jr., and D. C. Corner eds.). *Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ.*, 10 : 218 p.

- SMITH J.D. 1977. — Comments on flight and the evolution of bats. pp. 427-437 in Major patterns in vertebrate evolution (M. K. Hecht, P. C. Goody, and B. M. Hecht eds.). *Plenum Press*, New York, 908 p.
- SMITH J.D. & STORCH G., 1981. — New Middle Eocene bats from «Grube Messel» near Darmstadt, W. Germany. *Senckenbergiana biol.*, 61 (3,4) : 153-167, 4 fig., 2 pl.
- VAN VALEN L., 1979. — The Evolution of Bats. *Evolutionary Theory*, 4 : 103-121, 2 fig.
- WALKER A., 1969. — True affinities of *Propotto leakeyi* Simpson, 1967. *Nature*, 223 : 647-648.
- WESSELMAN H.B., 1984. — The Omo Micromammals. Systematics and paleoecology of Early Man Sites from Ethiopia. *Contrib. to Vertebrate Evolution*, 7, 219 p., 59 fig.

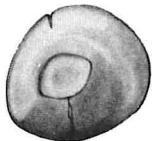
LÉGENDE DE LA PLANCHE

PLANCHE I

Ptéropodidé gen. et sp. indet. de Lo Fournas-II (Miocène moyen, Pyrénées-Orientales, France).

- A : FOU2-02, I2/d. (spécimen accidentellement détruit après l'étude);
- B : FOU2-08, P3/ d.; C : FOU2-21, P4/ d.; D : FOU2-14, M1/ d.;
- E : FOU2-12, M2/ d.; F : FOU2-03, P/2 g.; G : FOU2-07, P/4 (ou P/3) d.;
- H : FOU2-23, M/1 d.; I : FOU2-18, M/2 g.; J : FOU2-25, M/3 g.

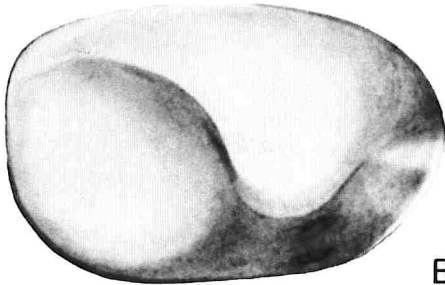
Tous les spécimens en vue occlusale, ca x 25. Dessins Ariane Beaux.



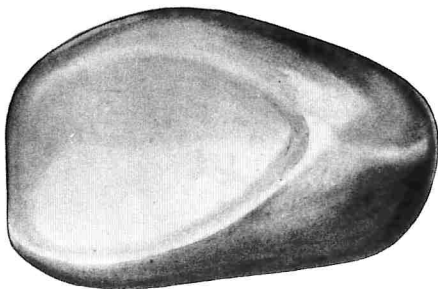
A



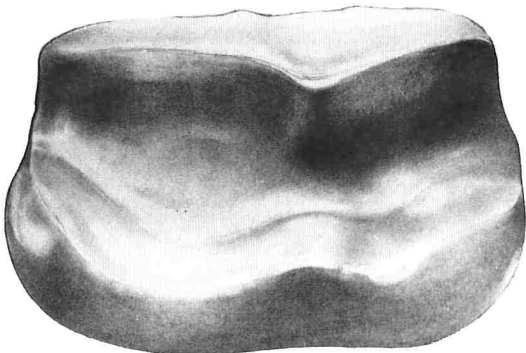
F



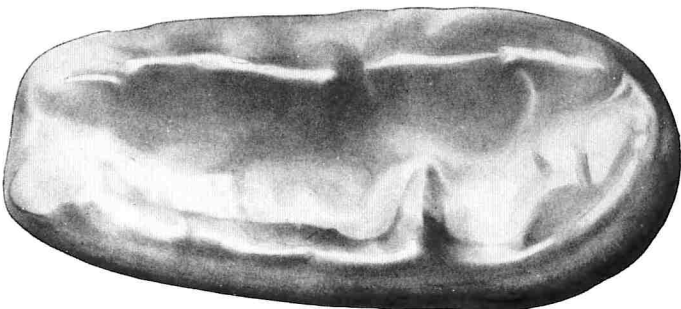
B



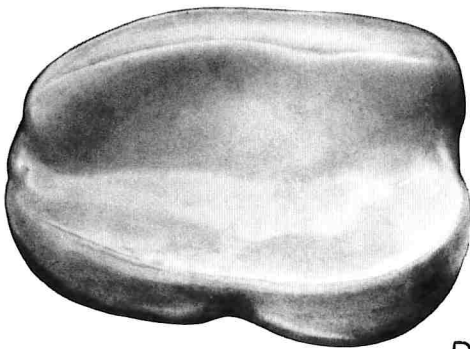
G



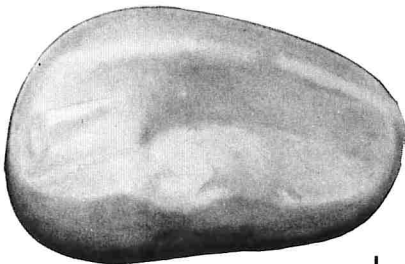
C



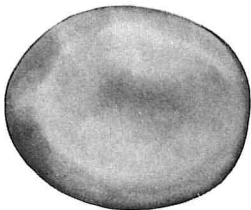
H



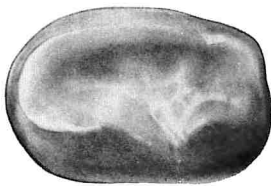
D



I



E



J