

***Tetracus daamsi*, une nouvelle espèce de Galericinae (Erinaceidae, Mammalia) dans l'Oligocène de Majorque (Espagne).**

***Tetracus daamsi*, nueva especie de Galericinae (Erinaceidae, Mammalia) del Oligoceno de Mallorca (España).**

***Tetracus daamsi*, a new species of Galericinae (Erinaceidae, Mammalia) from the Oligocene of Majorca (Spain).**

Marguerite Hugueney¹ & Rafael Adrover²

Résumé: *Tetracus daamsi*, nouvelle espèce d'Erinaceidae (Galericinae) trouvée dans les gisements de Paguera (île de Majorque, Espagne), diffère de la seule espèce de *Tetracus* connue à ce jour, *T. nanus*, par l'allongement et surtout l'élargissement de la denture antérieure qui semble indiquer un changement dans le régime alimentaire, peut-être en relation avec des phénomènes d'isolement dans l'Oligocène de Majorque.

Mots-Clés: Erinaceidae (Mammalia), nouvelle espèce, Oligocène, Espagne, endémisme.

Resumen: Se describe una nueva especie de Erinaceidae (Galericinae) del Oligoceno inferior de Paguera (Mallorca, España), *Tetracus daamsi*. Difiere de *T. nanus*, la única especie conocida hasta ahora, por tener los dientes anteriores más largos pero sobre todo más anchos; un cambio de alimentación podría ser la causa de esta particularidad, que puede estar relacionada con endemismo.

Palabras clave: Erinaceidae (Mammalia), nueva especie, Oligoceno, España, endemismo.

Abstract: A new species of Galericinae (Erinaceidae, Mammalia), *T. daamsi* is described from the Early Oligocene localities of Paguera (Majorca, Spain). It differs from the unique species of *Tetracus* known hitherto, *T. nanus*, by a lengthening and a widening of the anterior teeth, probably correlated with a change of feeding habits that could indicate a geographic isolation.

Key -Words: Erinaceidae (Mammalia), new species, Oligocene, Spain, endemism.

INTRODUCTION

A Majorque (Espagne), les gisements de Paguera 1 et Paguera 2 ont livré une faunule de petits mammifères attribuables à l'Oligocène inférieur, Majorque étant alors vraisemblablement encore rattachée à la Péninsule Ibérique; la plupart des rongeurs correspondent à des espèces européennes mais quelques formes dénotent une probable origine africaine (HUGUENEY & ADROVER, 1982, 1991); par ailleurs les

Gliridés, famille qui réagit très rapidement aux phénomènes d'isolement, ont livré des formes qui, du fait de leurs particularités morphologiques et de leur taille semblent bien dénoter un certain degré d'endémisme (HUGUENEY, 1997).

Parmi les insectivores, des dents isolées d'Erinacéidés ont été trouvées. Les molaires de cette forme correspondent tout à fait par leur morphologie et leur taille au genre *Tetracus*, connu dès les niveaux MP 20?/MP 21 (type dans l'Oligocène inférieur de Ron-

¹ Paléoenvironnements et Paléobiosphère - FRE CNRS 2158 - Université Claude-Bernard, Lyon 1 - Géode, 2 rue Dubois - Domaine scientifique de la Doua, 43 bvd du 11 novembre - F - 69622 Villeurbanne Cedex. Marguerite.Hugueney@univ-lyon1.fr

² Residencia La Salle - c/ La Salle 15 - E - 07009 Pont d'Inca - Mallorca.

zon, MP 21) jusqu'aux niveaux MP 26 dans le Quercy (LAVOCAT, 1952; CROCHET, 1974, 1995); cependant, les prémolaires montrent une différenciation qui n'est pas connue chez l'espèce-type et seule espèce du genre *T. nanus*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES D'ÉTUDE

Dans la "Formation détritique de Cala Blanca" décrite par RAMOS *et al.* (1985) deux niveaux, Paguera 1 (échantillon 21) et Paguera 2 (échantillon M-73) ont livré des petits mammifères. Le matériel de Paguera provient des fouilles de R. ADROVER et M. HUGUENEY (fouilles effectuées dans le cadre d'échanges scientifiques franco-espagnols). Le matériel de *Tetracus* livré par ces deux gisements a été étudié comme un seul ensemble, du fait de sa rareté et de l'absence de différences visibles. Les dents de *Tetracus* sont proportionnellement plus abondantes dans le gisement le plus ancien, Paguera 2.

Une population relativement abondante de *Tetracus* - genre connu seulement dans un petit nombre de gisements et toujours peu abondant - provenant de Montalban (Espagne; MP 23; récoltes R. ADROVER) a été utilisée à titre de comparaison, afin de mieux préciser ses caractéristiques; notons que GIBERT (1979) avait signalé la forme de Montalban sous le nom de *Galerix* sp.

Le matériel sera déposé dans les collections de l'Institut de Paléontologie de Sabadell.

Quelques rares dents de *Tetracus* provenant de deux gisements du niveau MP 24 (Heimersheim, Allemagne - prêt Schmidt-Kittler - et St-Martin-de-Castillon, coll. Lyon) ont également été comparées. Par ailleurs, le riche matériel de Galericipini de La Grive-St-Alban (France, MN 7/8; coll. Viret, coll. Mein, Lyon) a été utilisé, en particulier pour la détermination des prémolaires et canines.

Dans le texte, les dents supérieures sont représentées par des lettres majuscules, les inférieures par des minuscules. Toutes les mesures sont données en mm sous la forme Longueur L x largeur l mesurées perpendiculairement; les dents supérieures sont mesurées en prenant pour axe de référence le bord antérieur de la dent, la largeur étant mesurée perpendiculairement. La terminologie utilisée est celle de MEIN & MARTIN-SUAREZ (1993).

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille Erinaceidae FISCHER VON WALDHEIM, 1817
Sous-famille Galericinae POMEL, 1848

Tribu Galericipini POMEL, 1848

Genre *Tetracus* AYMARD, 1850 (= *Camphotherium elegans* FILHOL, 1884 et *Neurogymnurus minor* FILHOL, 1884)

Espèce-type et seule espèce actuellement décrite, *T. nanus* (AYMARD, 1848); *T. bouti* LAVOCAT, 1952 est considéré comme synonyme plus récent par CROCHET (1974).

Locus typicus: Ronzon, France; MP 21

Diagnose originale: ses "caractères consistent, pour la mâchoire inférieure, dans la couronne à quatre pointes de la dernière molaire...L'espace occupé par les dents intermédiaires doit faire supposer qu'elles dépassaient en nombre celles des Hérissons...Il diffère des *Plesiosorex* et *Mysarachne* en ce que ceux-ci ont leur dernière avant-molaire simple, à peu près unicuspidée et moins haute que la molaire principale, tandis que dans le *Tetracus* cette dent est tricuspidée et soulevée... Elle atteignait, pour la taille, seulement la moitié de celle de l'espèce actuellement vivante". Lp3-m3 = 9 mm.

Formule dentaire d'après le matériel du Quercy: 3?143/3143 (les incisives supérieures n'ont jamais été observées).

Mensurations du matériel du Quercy (mesurées sur les figures de CROCHET, 1995): Mas-de-Got (MP 22): mand. d. MGB 1571: p3-m3 = 9,2 mm; mand. d. MGB 1572: Lp3-m3 = 9,4 mm; Lp4-m3 = 8,5 mm; Lm1-3 = ± 6 mm.

Tetracus daamsi nov. sp.

(Fig. 1, Tabl.1; Pl. 1, Fig. 2; Pl. 2, Fig. 2; Pl. 3, Fig. 3-4, 6-7)

Derivatio nominis: en mémoire de notre collègue R Emmert DAAMS

Holotype: p4 d., PgT5 (2,12x1,52; Pl.1, Fig. 2)

Localité-type: Paguera 1, Majorque, Oligocène inférieur

Autre localité: Paguera 2, Majorque, Oligocène inférieur.

Diagnose: Espèce du genre *Tetracus* ayant des molaires de taille et morphologie assez semblables à celles de *T. nanus* mais des prémolaires proportionnellement très grosses, massives et très globuleuses, particulièrement p4; p4 montre de plus un métaconi-

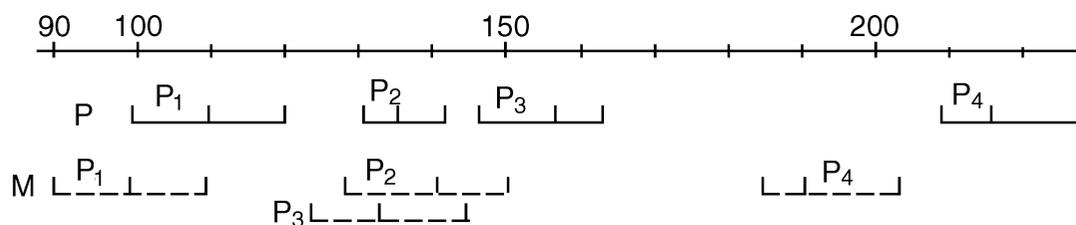


Figure 1.- Comparaison des longueurs des prémolaires inférieures (p1 à p4) de *Tetracus daamsi* nov. sp. de Paguera (P) et de *Tetracus nanus* de Montalban (M).

Figure 1.- Comparative lengths of the lower premolars (p1 to p4) of *Tetracus daamsi* nov. sp. from Paguera (P) and *Tetracus nanus* from Montalban (M).

de assez net et des cingulums épais et bien marqués.

DESCRIPTION

Holotype: c'est une dent de grande taille égale ou même un peu plus longue que m2, mais généralement un peu moins large (Fig. 1, Tabl.1). Tous les tubercules sont très arrondis et globuleux; sa pointe principale - le protoconide -, un peu courbée vers l'arrière, est assez élevée et devait atteindre ou même dépasser la hauteur du protoconide de m1. Le paraconide, situé à mi-hauteur, est peu détaché de la pointe principale; une crête courbe assez marquée en part en direction du sommet du protoconide mais s'efface avant de l'atteindre. Le métaconide, situé un peu plus haut que le paraconide, est relié au protoconide, placé juste en face de lui, par une crête rectiligne à peine oblique vers l'arrière; une deuxième crête en part vers le bas, atteignant l'angle postéro-interne de la dent. Le talonide est représenté par un épais cingulum transverse; il forme un petit tubercule médian d'où se détache une crête longitudinale se dirigeant vers la base postérieure du protoconide légèrement concave. Un cingulum un peu irrégulier marque la base labiale de la dent, il se renforce à l'avant du trigonide sans atteindre la base du paraconide; il n'y a pas de cingulum sur la face linguale. La dent a deux racines reliées par une crête inter-radulaire en relief; la racine postérieure est un peu étirée transversalement.

C'est la seule p4 intacte livrée par le gisement de Paguera 1; 4 autres fragments représentent au moins 4 individus différents.

- autre matériel: Paguera 2, par contre, a livré 5 p4 entières et 2 fragmentaires. La variation porte principalement sur l'importance du métaconide qui, dans 2 cas sur 7, forme seulement un renflement sur la crête

postéro-interne du trigonide et sur l'importance du cingulum basal qui est beaucoup moins marqué dans la moitié des cas et peut même ne pas exister à l'avant.

Une dent de morphologie semblable mais de taille plus faible (1,89x1,35), dépourvue de cingulum basal externe, à tubercules bien marqués - en particulier le paraconide qui est mieux individualisé -, pourrait représenter une d4 d.

- comparaisons: sur le matériel de Montalban (Espagne, MP 23), la hauteur du paraconide de p4 est assez variable; le métaconide est à peine individualisé sur une seule dent sur 8, sur les autres il est remplacé par une crête légèrement renflée; aucune p4 ne montre de cingulum basal sur la face externe. d4 n'a pas pu être distinguée.

Au sujet des syntypes de *T. nanus* de Ronzon décrits par LAVOCAT (1952): sur la mandibule ayant les dents les plus fraîches, les prémolaires à tubercules pointus et bien individualisés pourraient peut-être représenter d3 et d4 qui, d'après ZIEGLER (1983, p. 132) peuvent coexister avec les molaires déjà en place. Au contraire "*T. bouti*", à prémolaires massives et métaconide peu marqué sur p4 correspondrait aux prémolaires définitives. p4 semble montrer un faible bourrelet basal (CROCHET, 1974, fig.13 b,c).

Sur le matériel du Quercy, CROCHET (1974, 1995) met en relief la variabilité morphologique de p4 et voit une tendance évolutive vers la disparition du métaconide entre les niveaux les plus anciens et les niveaux MP 26.

Les p4 de Montalban (Tabl.1, Fig.1) entrent pour la plupart dans les dimensions de celles du Quercy mais se placent dans les valeurs les plus fortes, indiquant peut-être une faible augmentation de taille au cours du temps. Les dimensions des p4 de tous les gisements cités ci-dessus restent très nettement en

Tetracus nanus, Montalban

	N	L min	L moy	L max	l min	l moy	l max
c inf.	6	0,92	1,00	1,07	0,65	0,68	0,71
p1	5	0,89	1,00	1,10	0,52	0,54	0,59
p2	12	1,29	1,41	1,50	0,69	0,73	0,80
p3	10	1,24	1,33	1,45	0,74	0,79	0,87
p4	9	1,85	1,90	2,03	1,10	1,20	1,30
m1	5	2,43	2,52	2,56	1,76	1,85	2,01
m2	3	1,96	2,09	2,16	1,96	1,50	2,16
m3	2	1,47	1,48	1,49	0,73	0,78	0,83
C sup.	4	1,49	1,54	1,59	0,71	0,78	0,82
D3	2	1,47	1,48	1,49	0,73	0,78	0,83
P3	8	1,40	1,57	1,68	1,02	1,07	1,12
P4	1		2,03			2,13	
M1	1		2,29			2,88	
M2	6	1,66	1,73	1,81	2,14	2,30	2,44
M3	9	1,07	1,12	1,17	1,54	1,64	1,70

Tetracus daamsi nov. sp., Paguera

	N	L min	L moy	L max	l min	l moy	l max
c inf.	4	1,12	1,20	1,29	0,83	0,88	0,92
p1	2	1,00	1,10	1,20	0,71	0,71	0,72
p2	4	1,47	1,57	1,63	1,00	1,02	1,04
p3	3	1,31	1,36	1,42	1,04	1,08	1,14
p4	6	2,09	2,15	2,27	1,44	1,50	1,59
m1	3	2,48	2,57	2,64	1,72	1,85	1,90
m2	4	1,90	2,01	2,16	1,53	1,62	1,69
C sup.	6	1,66	1,81	1,90	0,89	0,96	1,00
D3	1		1,68			1,18	
P3	4	1,56	1,55	1,67	1,33	1,43	1,59
P4	1		2,16			2,50	
M1	2	2,14	2,14	2,15	2,57	2,65	2,73
M2	1		1,68			2,34	
M3	1		1,08			1,64	

Tableau 1.- Dimensions des dents de *Tetracus daamsi* nov. sp. de Paguera 1 et 2 en comparaison avec celles de *T. nanus* de Montalban (en mm).

Table 1.- Measurements of the teeth of *Tetracus daamsi* nov. sp. from Paguera 1 and 2 comparatively with *Tetracus nanus* from Montalban (in mm).

dessous des valeurs observées à Paguera.

Canine inférieure: les dents de Paguera déterminées comme canines inférieures sont uniradiculées et ne sont pas très hautes; elles sont souvent un peu spa-

tulées à leur pointe et une surface d'usure le long de l'arête postérieure indique le contact avec la face antérieure de la canine supérieure.

- comparaisons: les dents de Montalban sont morphologiquement semblables mais moins larges.

p1: est une petite dent montrant une grande variabilité dans sa taille et la présence ou non de cuspides accessoires, antérieure et postérieure; elle se reconnaît à la présence d'une forte racine aplatie latéralement et montrant un sillon médian, trace de la fusion de deux racines.

- comparaisons: les p1 de Montalban et Paguera sont très semblables mais celles de Paguera paraissent un peu plus massives et plus élargies.

p2: à Paguera, ce sont des dents biradiculées à symétrie bilatérale bien marquée, ovales en vue occlusale avec une pointe principale un peu comprimée latéralement; mais la dent est très globuleuse et le protoconide peu aigu; l'avant ne montre ni tubercule, ni crête antérieure marquée et forme un surplomb au dessus de la racine antérieure; seule la crête médiane postérieure est nette et rejoint le talonide en bourrelet, cuspidé en son milieu.

- comparaisons: en l'absence de rangée dentaire, il est difficile d'être certain de l'attribution des p2 et des p3; cependant, à Ronzon et dans le Quercy (LAVOCAT, 1952; CROCHET, 1995), *T. nanus* présente une p2 un peu plus longue et plus haute que p3, et nettement plus simple; en vue occlusale, elle est ovale avec une pointe principale comprimée latéralement; l'avant, avec une crête peu marquée, forme un surplomb au dessus de la racine antérieure. Vers l'arrière une crête plus marquée oblique en direction du bord externe; le talonide est pointu avec un faible bourrelet cuspidé en son milieu; de cette petite pointe, une petite crête médiane peut remonter en direction de la pointe principale. A Montalban, les p2 ne se distinguent pas de celles du Quercy; la présence

PLANCHE 1

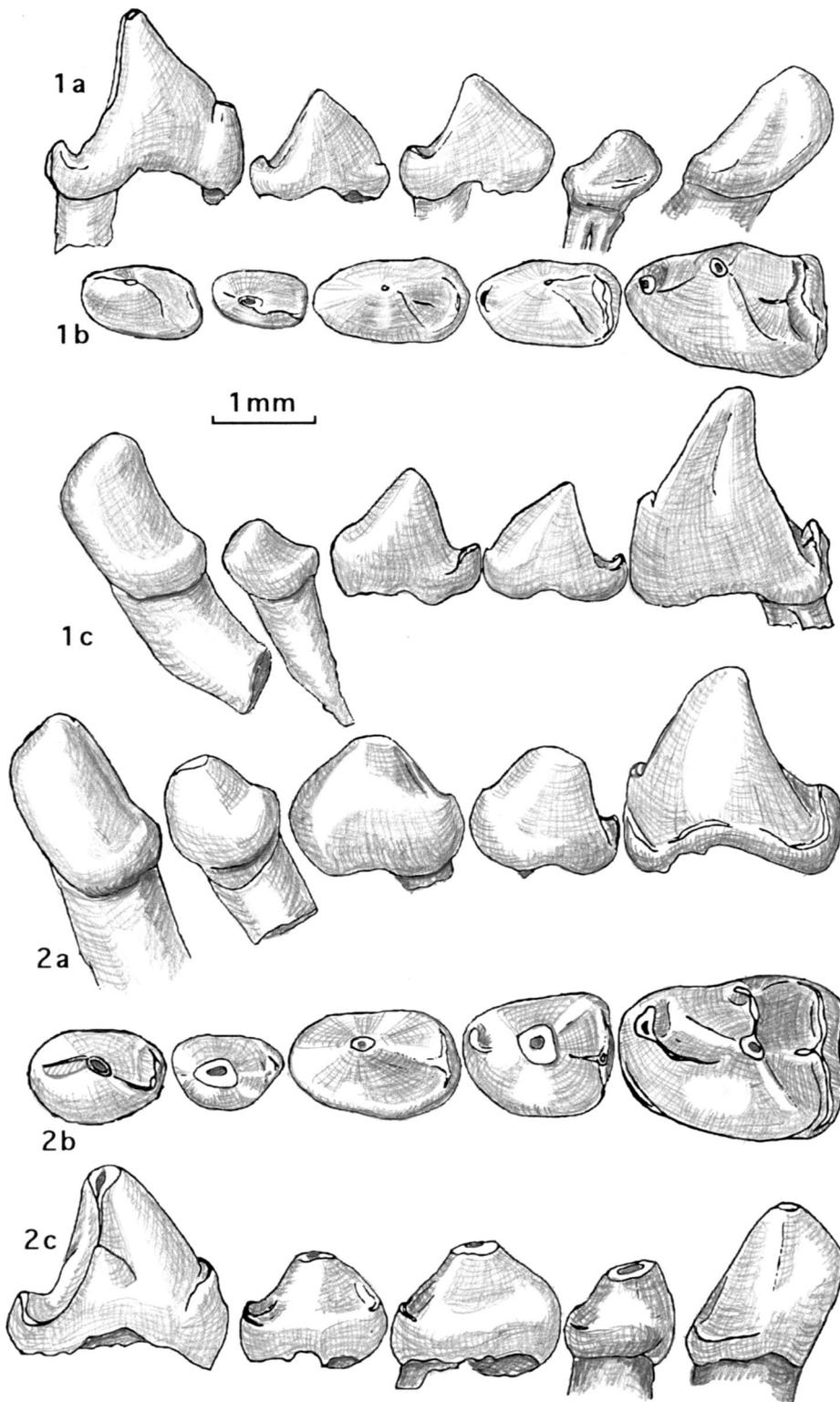
Fig. 1. Reconstitution de la série dentaire canine-p1-4 gauche de *Tetracus nanus* de Montalban. a: vue linguale; b: vue occlusale; c: vue labiale; cg, MtT 1; p1g, MtT 2; p2g, MtT 3; p3g, MtT 4; p4g, MtT 5.

Fig. 2. Reconstitution de la série dentaire canine-p1-4 gauche de *Tetracus daamsi* nov. sp. de Paguera. a: vue linguale; b: vue occlusale; c: vue labiale; cd (inversée), PgT 1; p1g, PgT 2; p2g, PgT 3; p3g, PgT 4; p4d (inversée), PgT 5.

PLATE 1

Fig. 1. Reconstructed left dental tooth-row canine-p1-4 of *Tetracus nanus* from Montalban. a: lingual view; b: occlusal view; c: labial view; left c, MtT 1; left p1, MtT 2; left p2, MtT 3; left p3, MtT 4; left p4, MtT 5.

Fig. 2. Reconstructed left dental tooth-row canine-p1-4 of *Tetracus daamsi* nov. sp. from Paguera. a: lingual view; b: occlusal view; c: labial view; right reversed c, PgT 1; left p1, PgT 2; left p2, PgT 3; left p3, PgT 4; reversed right p4, PgT 5.



d'une petite cuspidé à l'avant est plus rare que sur p3.

p3: à Paguera 1 et 2, on trouve des p3, véritables p4 en réduction, avec un paraconide marqué se poursuivant en une petite crête en direction du protoconide, un bourrelet du talonide net; en son milieu une petite cuspidé peut se prolonger par une crête médiane en direction du protoconide. La dent est proportionnellement très large, globuleuse; elle est moins longue et moins haute que p2 mais plus large.

- comparaisons: à Ronzon et dans le Quercy, p3 se différencie de p2 par sa partie postérieure tronquée formant un talonide marqué sous la forme d'un bourrelet transversal souvent cuspidé en son milieu; la plus grande largeur de la dent est à l'arrière. La pointe principale est pyramidale avec une face postérieure creusée en direction du talonide et limitée par deux crêtes; à l'avant, il y a souvent une petite pointe tuberculée. A Montalban, les p3 sont très semblables à celles du Quercy et plus comprimées qu'à Paguera; les variations concernent surtout le développement des petites cuspidés. La taille peut être plus ou moins forte mais la longueur reste presque toujours plus faible qu'à Paguera et la largeur est beaucoup moins forte.

Chez les *Galerix*, p3, assez comprimée latéralement, montre, en général beaucoup moins de ressemblances avec p4, étant souvent dépourvue de talonide transverse; lorsque le talonide existe, il est généralement dissymétrique, plus développé du côté postéro-interne.

m1: à Paguera, m1 est la dent la plus longue de la rangée dentaire. Le trigonide est à peu près de même longueur que le talonide et la largeur de la dent est maximale à l'arrière mais la différence de largeur entre trigonide et talonide est très faible. Protoconide et métaconide sont en face l'un de l'autre; ils sont en forme de pyramide triangulaire massive, plus ou moins arrondie. Du protoconide, part vers l'avant le paralophide qui descend de façon abrupte jusqu'à la hauteur du paraconide, puis oblique en restant toujours à la même hauteur; une incision marque souvent la rupture de pente. L'entoconide massif atteint presque la hauteur du métaconide; le talonide est assez creusé, bordé du côté lingual par l'entocristide formée par un épais bourrelet lingual qui se dirige vers l'avant vers un bourrelet semblable provenant du métaconide; mais ils restent séparés par une profonde encoche. La crista obliqua est courte. Les cingulums basaux sont épais et bien marqués; le cingulum antérieur s'efface un peu avant le paraconide; il se poursuit tout le long de la face externe et s'efface au

niveau de l'hypoconide. Le cingulum postérieur remonte en direction d'un faible hypoconulide qu'il rejoint souvent par usure. Il n'y a pas de cingulum sur la face linguale. L'émail est assez rugueux et chagriné du côté labial du protoconide et de l'hypoconide.

- comparaisons: m1 entre, par sa taille, dans la variabilité des m1 de *T. nanus* du Quercy mais se place dans les largeurs maximales de cette espèce; à Montalban, les m1 sont très semblables mais paraissent plus élancées, avec un talonide proportionnellement un peu plus élargi; l'entocristide peut exister, en provenance de l'entoconide mais il est moins net en provenance du métaconide; l'émail n'est pas granuleux.

m2: est nettement moins longue que m1. Sa morphologie est très semblable à celle de m1, avec des tubercules massifs, l'entocristide bien marquée, les cingulums épais mais s'effaçant à la base de l'hypoconide et sur la face linguale et l'émail souvent fortement chagriné au-dessus des cingulums. Seule la partie antérieure diffère nettement du fait du paralophide moins développé que chez m1, et moins oblique vers l'avant, rendant le trigonide plus court que le talonide. A Paguera 1, dans 3 dents sur 4, le paralophide est très court; il s'arrête au niveau de la pointe du métaconide vers lequel il envoie une petite crête. Sur la 4e dent, il est également assez court mais se poursuit en un faible cingulum qui entoure la base antérolinguale du métaconide; on observe cette dernière structure à Paguera 2 - niveau le plus ancien - dans 2 dents sur 3.

- comparaisons: cette dent aussi entre dans les dimensions des m2 du Quercy mais dans les largeurs les plus fortes. A Montalban et dans le Quercy, la structure des m2 est très semblable mais seule l'entocristide partant de l'entoconide est bien développée. De plus, toutes les m2 montrent un paralophide se poursuivant par un cingulum sur la base du métaconide; cette caractéristique est désignée par LAVOCAT (1952) sous le nom de "type *Lantanotherium*".

Sur deux m2 de niveaux plus récents (St-Martin-de-Castillon et Heimersheim), le paralophide est, au contraire, court.

m3: le matériel de Paguera ne comporte aucune m3 complète; seul un talonide fragmentaire existe à Paguera 2; il est bicuspidé avec un entoconide fort.

- comparaisons: il ne semble pas différer de celui de la m3 de *T. nanus* tel qu'on peut l'observer dans le Quercy (CROCHET, 1995) ou à Montalban; dans ces deux gisements, l'entoconide de m3 fait saillie sur le bord postérieur et semble moins fondu dans la crête du talonide que chez *Galerix*.

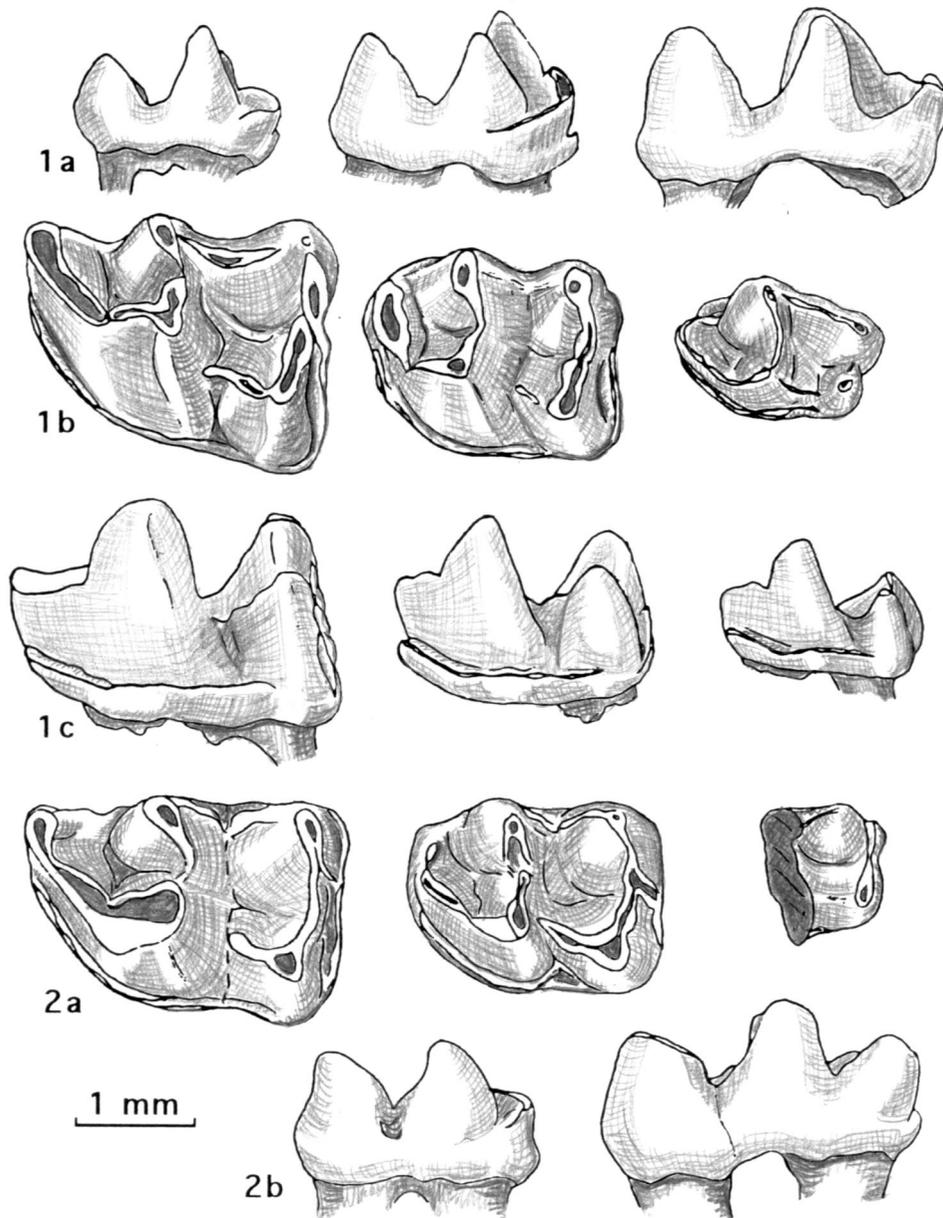


PLANCHE 2

Fig. 1. Reconstitution de la série dentaire m1-3 gauche de *Tetracus nanus* de Montalban. a: vue linguale; b: vue occlusale; c: vue labiale; m1d (inversée), MtT 6; m2g, MtT 7; m3d (inversée) MtT 8.

Fig. 2. Reconstitution de la série dentaire m1-3 gauche de *Tetracus daamsi* nov. sp. de Paguera. a: vue occlusale; b: vue linguale; m1d (inversée), PgT 6; m2d (inversée), PgT 7; m3d (endommagée et inversée), PgT 8.

PLATE 2

Fig. 1. Reconstructed left dental tooth-row m1-3 of *Tetracus nanus* from Montalban. a: lingual view; b: occlusal view; c: labial view; reversed right m1, MtT 6; left m2, MtT 7; reversed right m3, MtT 8.

Fig. 2. Reconstructed left dental tooth-row m1-3 of *Tetracus daamsi* nov. sp. from Paguera. a: occlusal view; b: lingual view; reversed right m1, PgT 6; reversed right m2, PgT 7; reversed damaged right m3, PgT 8.

Canines supérieures: à Paguera 1 et 2, la plupart des dents sont très usées à leur sommet et souvent abimées à la base (comme d'ailleurs dans les autres gisements) ce qui peut minorer leur longueur. La canine supérieure est biradiculée et de forme ovale allongée, un peu comprimée latéralement mais sans formation d'arêtes nettes. Elle comporte une seule pointe assez élevée, un peu dissymétrique, la face antérieure étant plus abrupte que la pente postérieure. L'émail est lisse et ne montre pas trace de cingulum.

A Paguera 1, du fait de l'usure assez forte, l'arête antérieure est occupée souvent sur toute sa hauteur par une facette d'usure allongée qui s'élargit un peu vers la base de la dent: c'est la trace du contact avec l'arête postérieure de la canine inférieure.

Une dent assez semblable montre deux petits tubercules basaux, l'un à l'avant, l'autre sur l'arête postérieure un peu marquée; peut-être s'agit-il d'une dent de lait.

- comparaisons: dans le Quercy, une canine supérieure (1,66x0,86) très fraîche montre un cingulum basal postérieur faiblement cuspidé (CROCHET, 1995). A Montalban, les canines supérieures sont très semblables à celles du Quercy, avec souvent de faibles indications de petits tubercules basaux; elles sont de taille plus faible mais il est possible qu'il y ait un nombre élevé de dents de lait.

A St-Martin-de-Castillon, 2 canines supérieures sont un peu plus longues mais moins élargies qu'à

Paguera (1,90x0,80 et 1,92x0,81).

P1 et *P2* n'ont pas été différenciées avec sûreté; peut-être des unicuspidés biradiculés, très globuleuses et particulièrement élargies peuvent elles correspondre à ces dents à Paguera.

- comparaisons: à Montalban, elles doivent être représentées, parmi un nombre assez élevé d'unicuspidés biradiculés, par des dents assez comprimées latéralement et parfois pourvues de petits tubercules soit d'un seul côté, antérieur ou postérieur, soit des deux.

Les dents supérieures de *P3* à *M3* montrent trois racines; sur *P4* et *M1* la racine interne est un peu étirée longitudinalement et à peine rétrécie en son milieu.

P3/D3: à Paguera 1 et 2, *P3*, triradiculée, est proportionnellement grande par rapport à *P4* et à peu près aussi large que longue; elle forme un triangle presque équilatéral à angles arrondis et bord externe légèrement arrondi vers l'arrière. Sa pointe principale, le paracône, massive et peu élevée, envoie vers l'arrière une postérocrista à peine arquée. Le protocône est petit et très bas, assez proche de la base du paracône; le parastyle est à peine visible et se fond avec le protocône dans un cingulum basal épais qui entoure la dent et disparaît seulement sur la face labiale du paracône. Il n'y a pas d'hypocône.

D3 est très semblable à *P3* mais son paracône paraît un peu plus élancé, son protocône, très petit, est complètement accolé contre le paracône; le parastyle paraît un peu plus détaché de la pointe principale.

PLANCHE 3

Fig. 1. Reconstitution de la série dentaire P3-M3 gauche de *Tetracus nanus* de Montalban. a: vue linguale; b: vue occlusale; P3g, MtT 9; P4g, MtT 10; M1g, MtT 11; M2g, MtT 12; M3g, MtT 13.

Fig. 2. D3g, MtT 14, de *Tetracus nanus* de Montalban, vue occlusale;

Fig. 3. Reconstitution de la série dentaire P3-M3 gauche de *Tetracus daamsi* nov. sp. de Paguera. a: vue occlusale; b: vue linguale; P3d (inversée), PgT 9; P4g, PgT 10; M1g (complétée), PgT 11; M2d (inversée et complétée), PgT 12; M3g (endommagée), PgT 13.

Fig. 4. D3g, PgT 14 de *Tetracus daamsi* nov. sp. de Paguera: vue occlusale;

Fig. 5. Canine supérieure gauche, MtT 15, de *Tetracus nanus* de Montalban. a: vue linguale; b: vue occlusale;

Fig. 6. Canine supérieure gauche, PgT 15, de *Tetracus daamsi* nov. sp. de Paguera. a: vue linguale; b: vue occlusale;

Fig. 7. ?Prémolaire supérieure gauche, PgT 16 de *Tetracus daamsi* nov. sp. de Paguera. a: vue linguale; b: vue occlusale;

PLATE 3

Fig. 1. Reconstructed left dental tooth-row P3-M-3 of *Tetracus nanus* from Montalban. a: lingual view; b: occlusal view; Left P3, MtT 9; left P4, MtT 10; left M1, MtT 11; left M2, MtT 12; left M3, MtT 13.

Fig. 2. Left D3, MtT 14 of *Tetracus nanus* from Montalban: occlusal view;

Fig. 3. Reconstructed left dental tooth-row P3-M3 of *Tetracus daamsi* nov. sp. from Paguera. a: occlusal view; b: lingual view; reversed right P3, PgT 9; left P4, PgT 10; completed left M1, PgT 11; reversed and completed right M2, PgT 12; damaged left M3, PgT 13.

Fig. 4. Left D3, PgT 14, from *Tetracus daamsi* nov. sp. from Paguera: occlusal view;

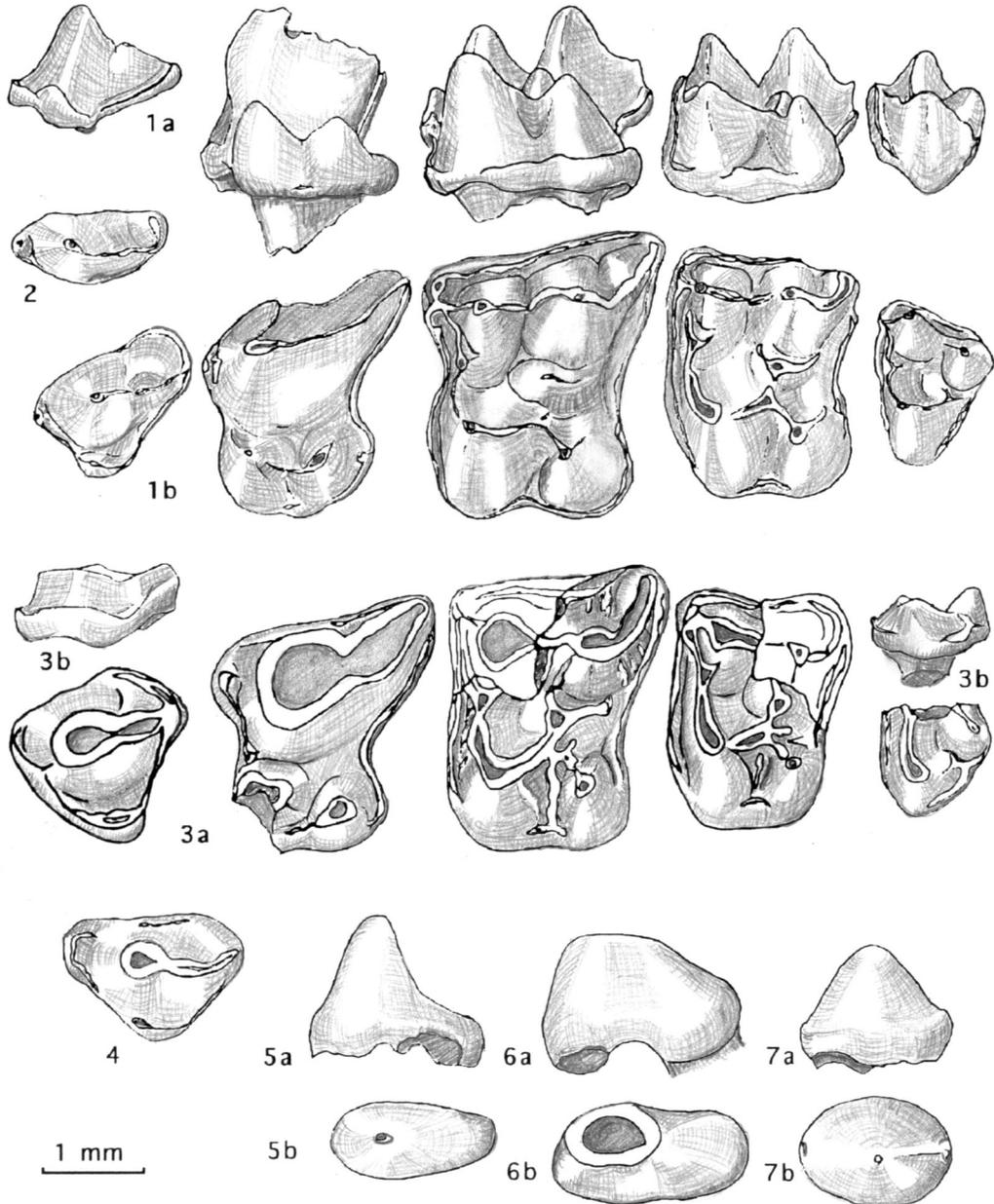
Fig. 5. Left upper canine, MtT 15, of *Tetracus nanus* from Montalban. a: lingual view; b: occlusal view;

Fig. 6. Left upper canine, PgT 15, of *Tetracus daamsi* nov. sp. from Paguera. a: lingual view; b: occlusal view;

Fig. 7. Left upper ?premol, PgT 16 of *Tetracus daamsi* nov. sp. from Paguera. a: lingual view; b: occlusal view.

- comparaisons: à Montalban, la racine postérieure de P3 est un peu étirée longitudinalement. La dent est de forme nettement plus élancée et piquante qu'à Paguera, car le paracône n'est pas très massif et la postérocrista descend de façon très abrupte sur sa pente postérieure avant de s'étirer vers l'arrière; à la rupture de pente un petit tubercule est présent dans 8

dents sur 13 dents complètes ou plus ou moins fragmentaires. Le parastyle est bien détaché. Le petit protocône pointu est également bien détaché du paracône, d'une part parce qu'il en est séparé (sauf dans un cas) par un sillon marqué et, d'autre part, parce que le bord postéro-interne de la dent est nettement échancré; cependant la dent n'est pas très étirée en



largeur; la variation du développement du protocône est assez forte et parfois il est à peine individualisé mais il s'agit toujours d'un tubercule bas ne dépassant pas, en vue de profil interne, la hauteur du parastyle; ce dernier est bien détaché. Il n'y a jamais d'hypocône. Un cingulum fait le tour de la dent mais s'efface sur la face externe du paracône. Ces P3 sont identiques à celles de *T. nanus* du Quercy.

A Montalban, D3 se distingue par l'absence du protocône.

Les P3 de *Galerix* montrent un plus fort développement du protocône et la dent est assez étirée en largeur.

P4/D4: à Paguera 1, 1 P4 à postérocrista cassée et 4 fragments dont trois internes; Paguera 2: 1 P4 un peu abimée au niveau du protocône.

P4 montre une importante différence de taille par rapport à P3; ses dimensions atteignent presque celles de M1. Sa pointe principale, le paracône, est une pyramide massive qui se continue vers l'arrière par une postérocrista très épaisse et envoie vers l'avant une arête mousse en direction du faible parastyle et une autre en direction du protocône; le bord externe est pratiquement rectiligne et peu oblique par rapport à la bordure antérieure de la dent. Le protocône est un tubercule massif, séparé par de profonds sillons du paracône et de l'hypocône, ce dernier situé beaucoup plus bas et relié au protocône par une ou deux crêtes plus ou moins complètes. Le cingulum antérieur épais va du parastyle jusqu'au niveau du protocône; le postérieur va de la base de la postérocrista à la base de l'hypocône; un cingulum externe peut exister le long de la postérocrista. Le bord antérieur de la dent est à peine creusé, le bord postérieur l'est nettement plus; la bordure interne de la dent est rectiligne et dépourvue de cingulum. Un fragment interne dont les tubercules sont beaucoup plus rapprochés et plus aigus pourrait correspondre à une D4.

- comparaisons: à Montalban, bien qu'il existe de nombreux fragments, une seule P4 est complète. Sa structure est peu différente de celle de Paguera, cependant, la pointe principale est moins massive, le bord externe est plus oblique par rapport au bord antérieur, les bords antérieur et postérieur sont plus creusés et la dent s'élargit davantage en arrière de l'hypocône. Le bord externe est soit rectiligne, soit un peu arrondi, soit un peu creusé. Les P4 de Montalban sont tout à fait semblables à celle de *T. nanus* du Quercy.

M1: à Paguera aucune dent n'est totalement intacte. La M1, quadrangulaire, ressemble beaucoup à celle de *Tetracus nanus* mais elle paraît plus compré-

mée antéro-postérieurement et ses bords antérieur et postérieur sont à peine creusés. Le paracône est nettement plus bas que le métacône; ils sont reliés par une crête rectiligne qui se continue vers l'avant dans un petit parastyle bas; vers l'arrière, le bras postérieur du métacône est très court, fortement arrondi et ne s'étire pas beaucoup, si bien que le bord externe est presque parallèle à l'alignement paracône-métacône. Le protocône, nettement plus élevé que l'hypocône peu développé, a deux bras bien nets qui se dirigent respectivement vers le protoconule et le métaconule bien développés; la dent étant bien usée, la liaison avec le métaconule est nette; une courte dérivation se dirige vers l'hypocône mais ne remonte pas toujours à son sommet; la crête postérieure à l'hypocône, en direction du cingulum postérieur est à peine indiquée. Le protoconule triangulaire et marqué envoie un bras postérieur court vers le paracône, tandis que son bras antérieur descend rejoindre le parastyle; le métaconule envoie un bras court vers le métacône et un autre en direction du cingulum postérieur sans jamais l'atteindre. Les cingulums antérieur et postérieur sont marqués mais s'effacent avant le bord interne qui est presque rectiligne avec un faible cingulum central; il en existe également un le long du bord externe. L'émail n'est pas lisse mais forme de petits plis pouvant s'épaissir jusqu'à former des sortes de piliers irréguliers qui se développent sur les pentes des tubercules.

- comparaisons: à Montalban, comme dans le Quercy, la M1 est très semblable mais paraît un peu plus allongée avec les bords antérieur et surtout postérieur plus creusés. Les cingulums entourent toute la dent, s'effaçant à peine à la base du protocône. Le protoconule est là aussi toujours bien développé. La liaison du protocône avec le métaconule est le plus souvent peu marquée sur les dents fraîches, celle avec l'hypocône bien plus nette. Il y a quelques variations dans le développement des cingulums mais pas de piliers d'émail supplémentaires.

Galerix montre une M1 plus allongée avec bras postérieur du métaconule plus développé et, au moins dans une partie des dents, atteignant le bord postérieur; il y a une nette inflexion du bord lingual entre protocône et hypocône et les cingulums sont moins marqués et la plupart du temps absents sur la face linguale.

M2: aucune dent n'est complète à Paguera; la morphologie est très semblable à celle de la M1, avec une forme encore plus rectangulaire et étirée en lar-

geur. Le bras postérieur du métacône est nettement plus court et recourbé; le bras antérieur du protoconule est bien marqué allant rejoindre le parastyle mais le bras postérieur du métaconule toujours court. Les cingulum nets s'effacent avant le bord lingual. Comme à la M1, des piliers d'émail sont présents.

- comparaisons: les M2 de Montalban et du Quercy ne sont pas très différentes mais, comme à la M1, l'hypocône bien développé fait davantage saillie sur le bord de la dent; la liaison protocône-métaconule est plus marquée que sur la M1; elles ne présentent pas de piliers d'émail.

M3: à Paguera 1, seulement 3 M3 incomplètes sont conservées et aucune à Paguera 2. La moitié antérieure de la dent montre une forte crête partant du protocône en direction du paracône et un cingulum antérieur bas. Une dent dépourvue de paracône montre un métacône un peu en saillie sur le bord postérieur, avec une forte crête en direction du paracône; il n'est, par contre, pas relié au protocône, la crête postérieure du protocône, peu marquée, se terminant à sa base dans un cingulum postérieur épais. Sur les autres dents incomplètes, on voit que le bassin du trigone est ouvert vers l'arrière, la crête postérieure du trigone étant peu marquée et s'abaissant rapidement.

- comparaisons: à Montalban (9-11 dents), M3 est une petite dent triangulaire à trigone très pointu, avec trois racines sous les tubercules principaux. Protocône et paracône sont pratiquement de même hauteur, le métacône, nettement plus bas. Paracône et métacône sont reliés par une crête fortement indentée entre les deux tubercules; elle se poursuit en ligne droite jusqu'au petit parastyle, qui n'occupe pas l'angle antéro-externe de la dent; le métacône, très arrondi à l'arrière, fait souvent saillie sur le bord de la dent. Les crêtes partant du protocône en direction des tubercules externes, sans les rejoindre, forment un angle assez aigu; l'antérieure, nettement plus haute que la postérieure, s'abaisse régulièrement jusqu'au petit protoconule plus ou moins triangulaire dont le bras antérieur rejoint le parastyle, alors que le bras postérieur est presque inexistant. La crête postérieure du protocône s'abaisse très rapidement jusque vers la base du métacône où elle se termine dans un faible métaconule triangulaire dont le bras antérieur peu développé se dirige vers le métacône et le bras postérieur s'abaisse en direction du cingulum postérieur; le bassin du trigone reste donc ouvert vers l'arrière; la même configuration du métacône se retrouve également dans le Quercy (CROCHET, 1995, fig. 8). Des

cingulum sont présents: l'antérieur rejoint la pointe du parastyle et le bras antérieur du métaconule; le postérieur s'arrête avant le métacône et, souvent, un cingulum labial plus ou moins discontinu existe sauf à la base du métacône. La morphologie des dents est assez homogène: les seules variations concernent la longueur et l'importance du cingulum postérieur et l'absence du métaconule sur deux dents où la crête provenant du protocône rejoint directement la base du métacône.

M3, du fait de sa grande variation chez les hérissons, joue un rôle important dans la caractérisation des différents genres. Chez tous les *Galerix*, contrairement au genre *Tetracus*, le bassin du trigone est complètement fermé par des crêtes hautes, dans lesquelles se fondent les tubercules; même les espèces les plus anciennes et les plus petites (*G. rutlandae* MUNTHER & WEST, 1980, *G. symeonidisi* DOUKAS, 1986, *G. saratji* et *G. uenayae*, VAN DEN HOEK OSTENDE, 1992) montrent un trigone fermé à l'arrière avec le métacône inclus dans les crêtes.

CARACTÉRISATION DU GENRE *TETRACUS*

Bien que beaucoup de dents soient fragmentaires, le nouveau matériel décrit ci-dessus permet de mieux cerner la variabilité de *Tetracus* et de définir plus précisément les caractéristiques de dents jusqu'alors peu ou pas connues.

CROCHET (1995) met en relief les caractères suivants:

- 1 - P3 à éperon lingual unicuspidé
- 2 - P3/p3 nettement plus petites que P4/p4
- 3 - alvéole de p1 assez proclive
- 4 - os mandibulaire plus gracile et moins haut que chez *Galerix*
- 5 - présence fréquente de la liaison protocône-métaconule
- 6 - M1 et M2 à crête postérieure du métaconule courte.

Il reconnaît que ces caractères se retrouvent, avec des états parfois différents, chez *Galerix* et plus particulièrement chez les *Galerix* du groupe *G. exilis*. Les auteurs récents (ENGESSER, 1972; BUTLER, 1980; DOUKAS, 1986; ZIEGLER, 1990; VAN DEN HOEK OSTENDE, 1992; ...) distinguent, en effet, deux groupes à l'intérieur du genre *Galerix*: le groupe *exilis* et le groupe *socialis*; VAN DEN HOEK OSTENDE (2001)

vient d'ailleurs de démontrer la validité d'une telle séparation et de regrouper dans le genre *Parasorex* les espèces *P. socialis*, *P. iberica* et *P. depereti*. Les trois premiers caractères cités suffisent à différencier *Tetracus* de *Parasorex* tout en le rapprochant du genre *Galerix*, ce dernier montrant une grande variabilité dentaire pouvant inclure dans une même population des dents à caractères considérés comme primitifs et des dents nettement plus évoluées. Pour CROCHET (1995), la distinction de *Tetracus* par rapport à *Galerix* se ferait par la taille plus petite et la présence fréquente de la liaison protocône-métaconule (caractères 4 et 5); mais les espèces du Miocène inférieur récemment décrites, *G. saratji*, *G. symeonidisi*, *G. rutlandae*, *G. uenayae* ont presque la même taille que *T. nanus* et la variabilité dans les liaisons protocône-métaconule est très grande, en particulier chez *G. symeonidisi*; ces caractères ne permettent donc pas de délimiter les deux genres. Seul le caractère 6 - primitif par rapport à *Galerix* - reste valide.

Des particularités des mandibules du Quercy avaient déjà été notées par BUTLER (1948, sous le nom de *Galerix minor*) qui relevait, par rapport à *Galerix exilis*, un condyle moins élevé et une apophyse angulaire moins saillante. Le nouveau matériel n'apporte pas d'argument dans ce sens, mais si les différences relevées sur les mandibules se révélaient statistiquement valides, il est à prévoir qu'elles devraient entraîner des différences morphologiques sur le crâne de *Tetracus*, actuellement inconnu. Notons que la mandibule de *Tetracus* peut présenter des diastèmes plus ou moins allongés entre les prémolaires, ce qui est aussi le cas chez *Galerix*.

Pour LAVOCAT (1952), la très forte différence de hauteur entre p4 et les prémolaires plus antérieures et la structure du paraconide de m2 de " type *Lantanotherium* " indiquent que *Tetracus* " à certains égards plus évolué que les galericinés est à classer parmi leurs alliés mais non leurs ancêtres ". Comme nous l'avons vu précédemment la structure du paraconide de m2 n'est pas constante; quant à la très forte hauteur de p4 par rapport à p3, réelle chez *Tetracus* et qui pourrait constituer une autapomorphie de ce genre, elle est le plus souvent difficile à évaluer par manque de matériel.

Il semble donc que, dans l'état actuel des connaissances, il n'y ait pas de caractères réellement décisifs pour différencier *Tetracus* de *Galerix*, ce qui avait amené VAN DEN HOEK OSTENDE (2001) à ranger l'espèce *nanus* de Ronzon et du Quercy dans le gen-

re *Galerix*. Cependant, il faut remarquer que *Tetracus* connu seulement en Europe - et encore assez mal connu - n'y est plus signalé après le niveau MP 26 (± 28 Ma); *Galerix* n'apparaît en Europe que dans les niveaux burdigaliens (MN3, $\pm 20,5$ Ma), visiblement à la faveur d'un vaste processus de migration en provenance d'Asie, qui lui permet d'atteindre presque simultanément toute l'Europe et également l'Afrique (VAN DEN HOEK OSTENDE, 2001). Les aires d'évolution des genres *Tetracus* et *Galerix* sont donc bien éloignées, aussi semble-t-il plus prudent, pour le moment, de prendre en compte les quelques différences existantes.

L'association des caractères dentaires suivants permet de caractériser *Tetracus*:

- p3 plus petite que p2 et que p4, surtout en hauteur, symétrique transversalement et avec un petit talonide transverse;
- p4 à paralophide et métalophide plus ou moins développés; métaconide en cours de régression au cours du temps;
- P3 dépourvue d'hypocône et à protocône bas et peu saillant;
- molaires supérieures à protoconule toujours bien développé avec bras antérieur net rejoignant généralement le parastyle; bras postérieur du métaconule peu développé, n'atteignant jamais le bord postérieur de la dent; bord interne en général assez rectiligne et pourvu d'un cingulum;
- M3 à gros métacône indépendant de la crête postérieure du trigone, présence d'un métaconule bas et trigone ouvert postéro-lingualement.

Il est à noter que les molaires supérieures de *Galerix africanus* BUTLER n'ont pas non plus de crête postérieure au métaconule, mais le protoconule est absent ou très faible; à la M3, le métacône est relié au protocône par une crête fermant le trigone comme chez *Galerix* (BUTLER, 1984).

EVOLUTION ET RÉPARTITION DU GENRE *TETRACUS*

Tetracus nanus ne semble pas subir beaucoup de changements en Europe au cours de l'Oligocène inférieur, tout au plus une légère augmentation de taille et un effacement du métaconide de p4. *T. daamsi* nov. sp. représente donc une forme aberrante, peut-être modifiée à la suite d'une isolation comme le laissent penser les changements observés chez certains Gliri-

dés des mêmes gisements (HUGUENEY, 1997). La présence d'un trigonide net sur la p4 de *T. daamsi* (métaconide bien développé), implique que la séparation d'avec *T. nanus* se soit faite à un niveau précoce de l'Oligocène inférieur, où ce tubercule était encore bien développé.

L'hypothèse d'un certain degré d'isolement est confortée par le fait que les prémolaires de *T. daamsi* rappellent celles de l'Erinacéidé géant insulaire *Deinogalerix* qui - mis à part l'énorme accroissement de taille - montre aussi une augmentation proportionnellement importante des prémolaires, en particulier un élargissement des dents avec des tubercules devenant plus massifs et arrondis et des crêtes plus obtuses. Selon FREUDENTHAL (1972) et BUTLER (1980), l'accroissement des prémolaires et la formation de tubercules épais adaptés à l'écrasement pourraient indiquer un régime devenant plus carnivore. Chez *T. daamsi*, l'augmentation de taille ne concerne que le secteur des prémolaires alors que celui des molaires reste inchangé; il y aurait donc un décalage dans les réponses adaptatives des différents secteurs, ainsi qu'un découplage entre les modifications morphologiques et l'évolution de la taille générale, puisque *T. daamsi* n'est pas, comme *Deinogalerix*, engagé dans la voie du gigantisme. Dans les niveaux plus élevés de l'Oligocène français, on connaît cependant chez certains Erinacéidés des accroissements de taille relativement importants sans, toutefois, de modification morphologique nette et sans qu'aucun autre élément de la faune n'indique un isolement: c'est le cas pour *Neurogymnurus mediterraneus* VIRET (1947) des argiles de St-André près de Marseille (MP 26) et du Quercy et d'*Amphechinus robustus* LAVOCAT (1952) de Cournon (MP 29).

En Europe (Allemagne, Belgique, Espagne, France, Suisse) *Tetracus* arrive, certainement par migration, aux alentours de la limite Eocène-Oligocène et perdure jusqu'au niveau MP 26, puis disparaît (CROCHET, 1995). Les autres Erinacéidés oligocènes arrivent plus tardivement, vraisemblablement aussi par migration: *Neurogymnurus*, le seul autre Galericini européen oligocène est une forme de taille moyenne, à prémolaires diminuant régulièrement de longueur et de hauteur vers l'avant, et arrive avec sûreté seulement en MP 25 (il est signalé avec doute à Montalban par CROCHET, mais le matériel de Montalban récolté par ADROVER ne comporte pas ce genre). *Amphechinus* arrive également en MP 25 (La Sauvetat). *Neurogymnurus* semble disparaître en MP 27 alors

qu'*Amphechinus* passe dans le Miocène sans paraître touché par la crise Oligocène-Miocène.

Les premiers *Galerix* sont connus en Turquie dès la limite Oligocène-Miocène mais n'arrivent en Europe que dans les niveaux MN3 (VAN DEN HOEK OSTENDE, 2001). Il semble donc peu probable que, malgré une indéniable parenté, *Galerix* puisse être le descendant des *Tetracus* européens; il proviendrait plutôt, comme le pense ZIEGLER (1990) d'un stock asiatique envoyant des vagues migratoires successives.

REMERCIEMENTS

Les travaux de terrain ont été réalisés grâce à l'autorisation de la Commission nationale de Géologie espagnole et à des financements des échanges scientifiques franco-espagnols et du CNRS. Les auteurs remercient les rapporteurs pour leurs critiques constructives qui leur ont permis d'améliorer ce travail.

RÉFÉRENCES

- BUTLER, P. M. 1948. On the evolution of the skull and teeth in the Erinaceidae, with special reference to fossil material in the British Museum. *Proceedings of the zoological Society of London*, **118**(2): 446-500.
- 1980. The giant erinacid insectivore, *Deinogalerix* Freudenthal, from the upper Miocene of Gargano, Italy. *Scripta Geologica, Leiden*, **57**: 1-72.
- 1984. Macroscelidea, Insectivora and Chiroptera from the Miocene of East Africa. *Palaeovertebrata, Montpellier*, **14**(3): 117-200.
- CROCHET, J.-Y. 1974. Les Insectivores des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata, Montpellier*, **6**(13): 109-159.
- 1995. Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. 4. Marsupiaux et Insectivores. *Palaeontographica, Abt. A, Stuttgart*, **236**(1-6): 39-75.
- DOUKAS, C. S. 1986. The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). part 5. The Insectivores. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen, ser.B*, **89**(1): 15-38.
- ENGESSER, B. 1972. Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). *Tätigkeitsberichte der Naturforschenden Gesellschaft Baselland*, 28:37-263.
- FREUDENTHAL, M. 1972. *Deinogalerix koenigswaldi* nov. gen., nov. spec., a giant insectivore from the Neogene of Italy. *Scripta Geologica*, **14**: 1-19.
- GIBERT CLOLS, J. 1979. Insectivoros del Paleogeno de Espana: Erinaceidos. *Butlletí Informatiu Institut de Paleontologia de Sabadell, Gener-Desembre 1978*, **10**(1-2): 48-51.

- HUGUENEY, M. 1997. La faune de Gliridés (Rodentia, Mammalia) de Paguera (Majorque, Espagne): particularisme dans l'Oligocène majorquin. *Geobios, M.S.* **20**: 299-305.
- & ADROVER, R. 1982. Le peuplement des Baléares (Espagne) au Paléogène. *Geobios, M.S.* **6**(Livres jubilaires Hoffstetter): 439-449.
- & ADROVER, R. 1991. *Sacaresia moyaeponsi* n. g., n. sp., Ronqueur Thryonomyidé (Mam.) dans le Paléogène de Majorque (Baléares, Espagne). *Geobios*, **24**(2): 207-214.
- LAVOCAT, R. (1952). *Révision de la Faune des Mammifères Oligocènes d'Auvergne et du Velay (Thèse Doct.)*, Sciences et Avenir, Paris: 1-153.
- MEIN, P. & MARTIN SUAREZ, E. 1993. *Galerix iberica* sp. nov. (Erinaceidae, Insectivora, Mammalia) from the late Miocene and Early Pliocene of the Iberian Peninsula. *Geobios*, **26**(6): 723-730.
- RAMOS, E., MARZO, M., POMAR, L. & RODRIGUEZ-PERIA, A. 1985. Estratigrafía y sedimentología del Paleogeno del sector occidental de la Sierra Norte de Mallorca (Balears). *Revista d'investigacions geològiques, Barcelona*, **40**: 29-63.
- VAN DEN HOEK OSTENDE, L. W. 1992. Insectivore faunas from the Lower Miocene of Anatolia. Part 1: Erinaceidae. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen*, **95**(4): 437-467.
- 2001. A revised generic classification of the Galericipini (*Insectivora, Mammalia*) with some remarks on their palaeobiogeography and phylogeny. *Geobios*, **34**(6): 681-695.
- VIRET, J. 1947. Nouvelles observations sur le genre *Necrogymnurus* Filhol (Erinacéidés). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **40**(2): 336-343.
- ZIEGLER, R. 1983. Odontologische und osteologische Untersuchungen an *Galerix exilis* (BLAINVILLE) (Mammalia, Erinaceidae) aus den miozänen Ablagerungen von Steinberg und Goldberg im Nördlinger Ries (Süddeutschland). *Thesis der Universität München*, 1-244.
- 1990. *Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae* und *Dimyliidae* (Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)*, **158**: 1-99