







C. R. Palevol 6 (2007) 327-334

http://france.elsevier.com/direct/PALEVO/

Paléontologie systématique (Paléontologie des Vertébrés)

# Révision d'*Oryctolagus lacosti* (Lagomorpha, Mammalia) du Pliocène supérieur de Perrier (Auvergne, France)

Roger De Marfà a,\*, Pierre Mein b

<sup>a</sup> Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Universitat de Barcelona, C/Marti i Franques, s/n, 08028 Barcelona, Espagne

b Laboratoire de paléoenvironnements et paléobiosphère, université Claude-Bernard (Lyon-1), 2, rue Dubois, 69622 Villeurbanne cedex, France

> Reçu le 27 mars 2007 ; accepté après révision le 16 mai 2007 Disponible sur Internet le 6 juillet 2007

> > Présenté par Philippe Taquet

#### Résumé

Nous présentons une révision de restes fossiles de léporidés de la localité du Pliocène supérieur de Perrier-Étouaires (Auvergne, France), initialement attribuées à *Lepus lacosti* par Pomel (1853), puis, postérieurement, au genre *Oryctolagus*. Ce matériel n'avait jamais été, ni décrit en détail, ni figuré. Un lectotype et deux paralectotypes ont été choisis dans le matériel de la collection originelle. Ainsi, les caractères diagnostiques d'*Oryctolagus lacosti* sont sa grande taille, similaire à celle des lièvres actuels (*Lepus*), mais s'y ajoutent des caractères morphologiques qui peuvent être inclus dans le champ de variabilité des lapins européens actuels (*Oryctolagus cuniculus*). Des restes fossiles de léporidés similaires à ceux de Perrier ont été trouvés dans plusieurs localités du Plio-Pléistocène d'Europe occidentale. *Pour citer cet article : R. De Marfà, P. Mein, C. R. Palevol 6 (2007)*.

© 2007 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

#### Abstract

Revision of *Oryctolagus lacosti* (Lagomorpha, Mammalia) from the Upper Pliocene of Perrier (Auvergne, France). Fossil leporids from the Upper Pliocene of the locality of Perrier-Étouaires (Auvergne, France) are here revisited. They were initially attributed to *Lepus lacosti* by Pomel (1853), and later to the genus *Oryctolagus*. This material had been neither accurately described nor figured until now. Thus, a lectotype and two paralectotypes have been chosen among the material of the original collection. The diagnostic character of *Oryctolagus lacosti* is its big size, similar to that of modern hares (*Lepus*), together with other morphological characters that fit in the variability range of European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Fossils of leporids similar to those of Perrier have also been found in several Plio-Pleistocene localities from western Europe. *To cite this article: R. De Marfà, P. Mein, C. R. Palevol 6 (2007)*.

© 2007 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

 $\textit{Mots clés}\,:\,$  France ; Perrier ; Pliocène supérieur ; Lagomorpha ; Systématique

Keywords: France; Perrier; Upper Pliocene; Lagomorpha; Systematics

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail: demarfa@ub.edu (R. De Marfà).

1631-0683/\$ – see front matter © 2007 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés. doi:10.1016/j.crpv.2007.05.003

#### **Abridged English version**

#### Introduction

The hill of Perrier (Auvergne, France) (Fig. 1), which is constituted by a set of alluvial and volcanic formations, is famous in the annals of geology and palaeontology. The sediments are mainly constituted by a succession of cinerites and conglomerates, separated by sands and gravels beds. In this series, there are the fossiliferous fields of Étouaires, Rocca Neyra and Loubière de Pardines [3,16]. The volcanic activity that affected the region during Plio-Pleistocene times allowed accurate dating back to about 2.4 Ma by palaeomagnetic and geochronological methods [2,11]; so, in the mammalian biozonation, it corresponds to the MN16b zone, characterized by the occurrence of the rodent *Mimomys polonicus* [5].

Concerning the lagomorphs (Mammalia), the remains of leporids from Perrier-Étouaires were initially attributed by Pomel [17] to a new species, *Lepus lacosti*, but the original material was neither accurately described nor represented. There is even no holotype or syntypes. In these conditions, according to the International Code of Zoological and Botanical Nomenclature, the fossils of the original collection studied by Pomel are to be considered syntypes. Then, it is necessary to establish a lectotype.

The interest of this material from Perrier mainly lies on the fact that their age falls between the divergence *Oryctolagus/Lepus* (5–6 Myr) and the apparition of the two Recent subspecies of European rabbits (2 Myr), as calculated from molecular data [1].

#### **Systematics**

Order LAGOMORPHA Brandt, 1855 Family LEPORIDAE Gray, 1821 Oryctolagus lacosti (Pomel, 1853)

Synonyms

See French version.

Locality

Perrier-Étouaires (Auvergne, France).

Geological age

Upper Pliocene (Lower Villafranchian) - MN16b.

## Lectotype

FSL-211646: Palate with both upper dental rows (P2, P3, P4, M1, M2), deposited in the collection of the University Claude-Bernard, Lyons, France.

## **Paralectotypes**

FSL-211647: Right mandible with the lower dental row (p3, p4, m1, m2, m3), deposited in the collection of the University Claude-Bernard, Lyons, France.

FSL-211648: Left maxillar with the upper dental row (P2, P3, P4, M1, M2), deposited in the collection of the University Claude-Bernard, Lyons, France.

#### Diagnosis

Big-sized rabbit; length of the palatal bridge to width of choanas ratio above 0.75. On the mandible, the mental foramen is large and is placed very near to the first lower premolar. Teeth are also very big and the third lower premolar (p3) presents a rather deep anteroflexid that penetrates perpendicularly to the previous edge of the tooth.

## Description

The palatal bridge of the specimen FSL-211646 is 8.12 mm long and it is formed by one-third of palatine and two-thirds of maxillary bone (Fig. 2A). The width of choanas is 7.75 mm, and the rostral extremity of the zygomatic is well developed (Fig. 2C). On the other hand, the length of the upper cheek-tooth row is 16.42 mm. The first upper premolar (P2) of the specimens FSL-211646 and FSL-211646b is ellipsoidal and has three deep flexes (Fig. 3A and C). The paraflex is oblique and deeper than the mesoflex and the hypoflex. The length of these P2 varies between 1.56 and 1.75 mm and their width between 3.6 and 3.95 mm. In the P3, P4, M1, and M2, the hypoflex penetrates a little bit more than half of the width of the tooth. Generally, the hypoflex is more undulated in the mesial edge of P3 and P4 than in M1 and M2. The length of the upper tooth increases from P2 to P4 and decreases from P4 to M3. On the other hand, the mandible FSL-211647 (Fig. 2B) is a little bit fragmented, but it is possible to make some measurements and to describe it. Therefore, the mental foramen is big and the distance between it and the p3 alveoli is less than 3 mm. The length of the diastema is 19.36 mm and the cheek-tooth row is 16.9 mm. The p3 has a width of 3.46 mm and a length of 3.68 mm. The anteroconids are big and have about the same size, but

the lingual is a little rounded, whereas the labial is more elongated (Fig. 3B). The anteroflexid is deep, penetrates vertically, and its edges are convergent inward the tooth. The protoflexid is wide and the paraflexid consists in a little marked synform. Finally, the hypoflexid crosses nearly the whole width of the teeth and has only two little undulations in the mesial border. The other lower teeth have no important diagnostic characters.

#### Discussion

The remains of *O. lacosti* from Perrier were initially referred to the genus Lepus for their big size, but Pomel had already noted a big resemblance with the European rabbits (Oryctolagus) [17]. The new taxon of Perrier was included in the genus *Oryctolagus* after the study of the Pliocene material of Saint-Vallier (Drôme, France) [20]. This decision is justified, in view of the observable characters: the big size of the mental foramen and its close position to the p3, and especially the relation between the length of the palatal bridge and the width of the choanas. This last biometric relation is very similar to that of O. cuniculus (Fig. 4). Teeth size is similar to that of hares, but the morphology of the p3 gets closer to that of rabbits, taking into account the deep anteroflexid and big anteroconids (Fig. 5). Then, the differences between the fossils of Perrier and the current rabbit are small, and relate especially to the size, but, unfortunately, we do not have enough material at our disposal to classify it definitively as O. cuniculus. On the other hand, some fossil remains of leporids classically attributed to O. lacosti were found in other Pliocene localities of France, as Senèze (Haute-Loire) [18], Saint-Vallier (Drôme) [13,20] and Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées) [6]. In Valdarno (Italy), the leporids were initially attributed to a new species, Lepus valdarnensis [10], but later it was considered a synonym of O. lacosti [12]. In the Early Pleistocene, similar forms to O. lacosti were recognized in Spain, as in Atapuerca TE9 (Burgos) [7,8], and in Italia, as in Monte Peglia (Orvieto) [14] and in Montagnola Senese (Siena) [9], where they had initially been attributed to O. cuniculus. As well, rabbits with closer characters to O. lacosti were found in the Middle Pleistocene of El Carmel (Barcelona, Spain) [12] and of the Valdemino Cave (Savona, Italy) [15]. In this last locality, fossils were described as Oryctolagus burgi, a possible descendant of the taxon of Perrier.

#### 1. Introduction

La colline de Perrier (Auvergne, France, Fig. 1), constituée par un ensemble de formations alluviales et

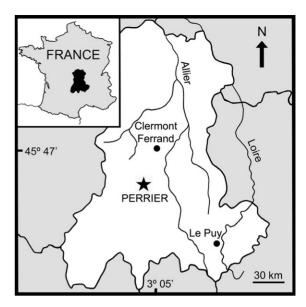


Fig. 1. Situation géographique de la localité de Perrier (Auvergne, France).

Fig. 1. Geographical location of the Perrier site (Auvergne, France).

volcaniques, est célèbre dans les annales de la géologie et de la paléontologie. Dès le début du XIX<sup>e</sup> siècle, les stratigraphes ont essayé de démêler l'écheveau constitué par les couches variées de sables, marnes, cinérites et conglomérats de cette colline, qui correspond aux remblayages successifs d'une ancienne vallée par un cours d'eau orienté en direction du nord-est jusqu'à son confluent avec l'Allier. Au nord-ouest, une première assise de sables et graviers repose sur le substratum oligocène, recouverte par le basalte du plateau de Pardines. En contrebas, le basalte de Rocca Neyra fossilise des sables et graviers plus récents, traces d'une activité de la vallée postérieure à la coulée de Pardines. Enfin, la plus grande partie des sédiments de la colline est constituée par une succession de cinérites et de conglomérats ponceux, séparés par des lits de sables et graviers. Dans cette série se trouvent les gisements fossilifères des Étouaires, de Rocca Neyra et de la Loubière de Pardines [3,16].

Initialement, la datation de Perrier a suscité de nombreuses discussions; l'âge des fossiles resta assez imprécis, bien que les paléontologues eussent été d'accord pour attribuer la faune à la deuxième moitié du Pliocène [19]. Mais, grâce a la longue activité volcanique qui affecta la région pendant le Plio-Pléistocène, une datation a pu être précisée, et la localité fut datée à environ 2,4 Ma par des méthodes paléomagnétiques et géochronologiques [2,11]; ainsi, dans la biozonation mammalienne, cela correspond à la zone MN16b, caractérisée par la présence du rongeur *Mimomys polonicus* [5].

Au sujet des lagomorphes (Mammalia), les restes de léporidés de Perrier-Étouaires ont été initialement attribués par Pomel [17] à une nouvelle espèce, *Lepus lacosti*, mais le matériel original n'a été, ni décrit avec précision, ni figuré, et aucun holotype ou syntype n'a été désigné. Dans ces conditions, selon les codes internationaux de nomenclatures zoologique et botanique, on considère que les exemplaires de la collection originale étudiée par Pomel sont des syntypes. Il faut alors désigner un lectotype: nous choisirons la pièce FSL-211646.

L'intérêt de ce matériel de Perrier réside principalement dans le fait que leur âge se place entre la divergence *Oryctolagus/Lepus* (vers 5–6 Ma) et l'apparition des deux sous-espèces de lapins européens actuels (vers 2 Ma), qui ont été calculés à partir des données moléculaires [1]. Ainsi, ce matériel peut nous aider à suivre la différenciation morphologique entre le lapin et le lièvre, qui s'est produite surtout au niveau des os du crâne (présence ou non d'interpariétal, largeur des choanes), de la mandibule (taille et position du foramen mentonnier), de la denture (taille des antéroconides et profondeur de l'antéroflexide de la p3) et des extrémités antérieures et postérieures [4].

## 2. Systématique

Ordre LAGOMORPHA Brandt, 1855 Famille LEPORIDAE Gray, 1821 Sous-famille LEPORINAE Gray, 1821 Tribu ORYCTOLAGINI Gureev, 1964 Genre *Oryctolagus* Lilljeborg, 1874 *Oryctolagus lacosti* (Pomel, 1853)

## 2.1. Synonymies

1853 Lepus lacosti Pomel [17 (p. 44)] 1943 Oryctolagus cf. lacosti Schaub [18 (pp. 271–272)] 1954 Oryctolagus lacosti Viret [20 (pp. 101–104, pl. 17)] 1971 Lepus valdarnensis Forteleoni, [10 (pp. 55–68)]

1972 Oryctolagus cuniculus Fondi, [9 (pp. 9–11)]

## 2.2. Localité-type

Perrier-Étouaires (Auvergne, France).

# 2.3. Âge géologique

Pliocène supérieur (Villafranchien inférieur) – MN16b.

## 2.4. Lectotype

FSL-211646: Palais avec les deux rangées dentaires supérieures (P2, P3, P4, M1, M2). Matériel déposé dans la collection de l'université Claude-Bernard de Lyon (France).

## 2.5. Paralectotypes

FSL-211647: Mandibule droite avec la rangée dentaire inférieure (p3, p4, m1, m2, m3) déposée dans la collection de l'université Claude-Bernard de Lyon (France).

FSL-211648: Maxillaire gauche avec la rangée dentaire supérieure (P2, P3, P4, M1, M2) déposée dans la collection de l'université Claude-Bernard de Lyon (France).

### 2.6. Diagnose

Lapin de grande taille, dont le rapport entre la longueur du pont du palais et la largeur des choanes est supérieur à 0,75. Sur la mandibule, le foramen mentonnier est grand et se place très près de la première prémolaire inférieure. Les dents sont aussi de très grande taille, et la troisième prémolaire inférieure (p3) présente un antéroflexide assez profond, qui pénètre perpendiculairement au bord antérieur de la dent.

## 2.7. Description

La longueur nuco-rostrale de la voûte palatine sur l'exemplaire FSL-211646 est de 8,12 mm; pour un tiers, il s'agit de l'os palatin, et pour les deux tiers, du maxillaire (Fig. 2A). La largeur des choanes est de 7,75 mm, et le tubercule facial de l'extrémité rostrale du zygomatique est bien développé et proéminent (Fig. 2C). La rangée dentaire supérieure mesure 16,42 mm. Au sujet de la denture, les premières prémolaires supérieures (P2) des exemplaires FSL-211646 et FSL-211647 sont ellipsoïdales et présentent trois inflexions (Fig. 3A et C). Le paraflexe pénètre plus profondément que le mésoflexe et l'hypoflexe, et le lagicône a la même surface que l'hypercône. La taille des P2 varie entre 1,56 et 1,75 mm de longueur, et entre 3,6 et 3,95 mm de largeur. Dans le reste de denture supérieure, il faut noter que l'hypoflexe pénètre un peu plus de la moitié de la largeur de la dent, mais, chez les léporidés, ce caractère est variable en fonction de l'ontogénie. En général, l'hypoflexe est plus ondulé sur le bord mésial, et la crénulation diminue de la P3 à la M2. La taille des dents jugales augmente de la P2 à la P4, et diminue de la P4 à la M3.

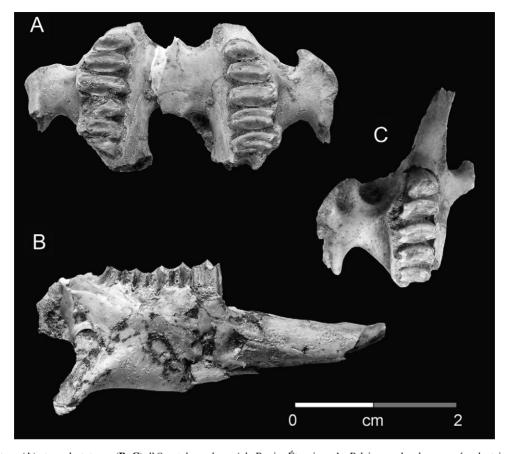


Fig. 2. Lectotype (**A**) et paralectotypes (**B**, **C**) d'*Oryctolagus lacosti* de Perrier-Étouaires. **A**: Palais avec les deux rangées dentaires supérieures (FSL-211646). **B**: Mandibule droite avec la rangée dentaire inférieure (FSL-211647). **C**: Maxillaire gauche avec la rangée dentaire supérieure (FSL-211648).

Fig. 2. Lectotype (**A**) and paralectotypes (**B**, **C**) of *Oryctolagus lacosti* from Perrier. **A**: Palate with both upper dental rows (FSL-211646). **B**: Right mandible with the lower dental row (FSL-211647). **C**: Left maxillar with the upper dental row (FSL-211648).

La mandibule FSL-211647 (Fig. 2B) est un peu détériorée, mais il a été possible de prendre quelques mesures. Ainsi, le foramen mentonnier est grand, et il est placé a moins de 3 mm de la première prémolaire inférieure (p3). La longueur du diastème est de 19,36 mm et celle de la rangée dentaire inférieure est de 16,9 mm. La p3 présente deux grands antéroconides, d'une surface similaire, mais l'antéroconide lingual est plus arrondi et le labial plus allongé (Fig. 3B). Ce dernier a à peu près la même taille que le protoconide et l'hypoconide. L'antéroflexide est profond, pénètre verticalement et ses bords sont convergents vers l'intérieur de la dent. Le protoflexide est assez large et le paraflexide consiste en une légère sinuosité. L'hypoflexide traverse presque toute la largeur de la dent, et présente uniquement deux petites ondulations dans le bord mésial. Enfin, la taille de la p3 a une largeur de 3,46 mm pour 3,68 mm de longueur. Le reste de la denture inférieure ne présente pas de caractères diagnostiques importants.

#### 3. Discussion

Les restes de l'Oryctolagus lacosti de Perrier furent initialement attribués au genre Lepus à cause de leur grande taille, même si l'auteur avait noté une grande similitude avec les lapins européens (Oryctolagus) [17]. Le nouveau taxon de Perrier fut postérieurement attribué au genre Oryctolagus à partir du matériel du Pliocène de Saint-Vallier (Drôme, France) [20]. Cette décision est justifiée, au vu des caractères qui ont pu être observés. La grande taille du foramen mentonnier et sa position, proche de la p3, et surtout, la relation entre la longueur du pont du palais et la largeur des choanes rapprochent cette espèce d'Oryctolagus. La valeur qui correspond à cette dernière relation biométrique est très similaire à celle observée chez les O. cuniculus actuels (Fig. 4). Autrement, les dents ont une taille proche de celle des lièvres, mais la morphologie de la p3 est analogue à celle du lapin en ce qui concerne le profond

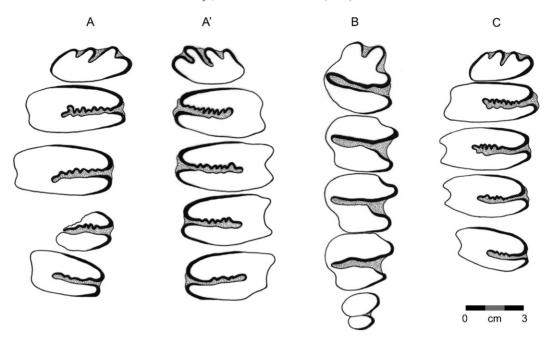


Fig. 3. Dentition d'*Oryctolagus lacosti* de Perrier-Étouaires. **A**: Rangée supérieure droite du lectotype FSL-211646. **A**': Rangée supérieure gauche du lectotype FSL-211646. **B**: Rangée inférieure droite du paralectotype FSL-211647. **C**: Rangée supérieure droite du paralectotype FSL-211648. Fig. 3. Dentition of *Oryctolagus lacosti* from Perrier. **A**: Right upper dental row of the lectotype FSL-211646. **A**': Left upper dental row of the lectotype FSL-211646. **B**: Right lower dental row of the paralectotype FSL-211647. **C**: Right upper dental row of the paralectotype FSL-211648.

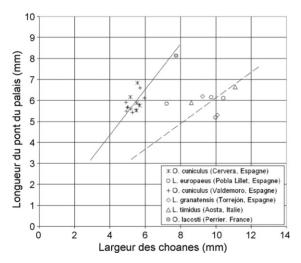


Fig. 4. Relation biométrique entre la longueur du pont du palais et la largeur des choanes d'*Oryctolagus lacosti* de Perrier et des lapins et lièvres actuels. Les régressions linéales ont été calculées à partir du matériel actuel déposé au Museu de Ciències Naturals de Barcelone et au Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid; les mesures ont été effectuées avec un calibre digital.

Fig. 4. Biometric relationship between the length of the palatal bridge and the width of the choanas of *Oryctolagus lacosti* from Perrier and several Recent rabbits and hares. The lineal regressions were calculated from current material housed at the Museu de Ciències Naturals of Barcelona and at the Museo Nacional de Ciencias Naturales of Madrid; measures were taken with a digital caliper.

antéroflexide et les grands antéroconides (Fig. 5). Alors les différences entre les restes fossiles de Perrier et le lapin actuel sont minces, et ont surtout trait à la taille, mais nous n'avons pas suffisamment de matériel pour pouvoir classer définitivement les premiers dans l'espèce O. cuniculus. Des restes fossiles de léporidés de grande taille, classiquement attribués à O. lacosti, ont été trouvés dans d'autres localités du Pliocène français, comme Senèze (Haute-Loire) [18], Saint-Vallier (Drôme) [13] et Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées) [6]. Il faut noter que les crânes trouvés à Saint-Vallier présentent des choanes plus larges par rapport à la longueur du pont du palais que celles du lectotype FSL-211646 de Perrier. Dans le Valdarno supérieur (Italie), les fossiles de léporidés ont été initialement attribués à une nouvelle espèce, Lepus valdarnensis [10], mais ils ont été postérieurement mis en synonymie avec O. lacosti [12]. Dans le Pléistocène inférieur, des formes similaires à O. lacosti ont été reconnues en Espagne, comme à Atapuerca TE9 (Burgos) [7,8], et en Italie, comme au Monte Peglia (Orvieto) [14] et Montagnola Senese (Siena) [9], où elles avaient été initialement assignées à O. cuniculus. Enfin, des lapins avec des caractères similaires à O. lacosti ont été trouvés dans le Pléistocène moyen d'El Carmel (Barcelona, Espagne) [12] et dans la grotte Valdemino (Savone, Italie) [15]. Ces derniers ont été décrits, en raison de leur taille, intermédiaire entre O. lacosti et O. cuniculus, comme

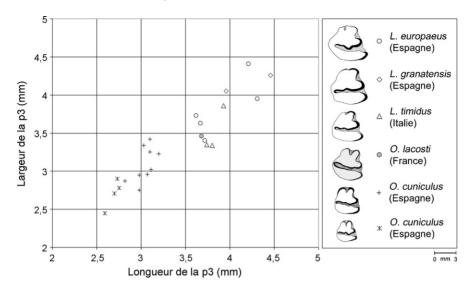


Fig. 5. Morphologie et relation biométrique entre la longueur et la largeur de la p3 d'*Oryctolagus lacosti* de Perrier et de quelques lapins et lièvres actuels déposés au Museu de Ciències Naturals de Barcelone et au Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. Les mesures ont été effectuées à l'aide d'une loupe binoculaire et d'un micromètre digital.

Fig. 5. Morphology and biometric relationship between the length and the width of the p3 of *Oryctolagus lacosti* from Perrier and several Recent rabbits and hares housed at the Museu de Ciències Naturals de Barcelona and at the Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. Measures were taken with a binocular microscope and a digital micrometer.

une nouvelle espèce, *Oryctolagus burgi*, qui a été proposée comme un possible descendant du taxon de Perrier.

#### Remerciements

Ce travail a été possible grâce au soutien du Departament d'Universitats, Recerca i Societat de la Generalitat de Catalunya i del Fons Social Europeu. R.D.M. souhaite aussi remercier les Drs. Jordi Agustí, Jordi M. de Gibert, Rosa Domènech, et Jordi Martinell, membres du groupe de recherche « Paleobiologia del Neogen Mediterrani » de l'université de Barcelone, Gloria Cuenca-Bescós, de l'université de Saragosse, Mme Cristina Díaz et le service du prêt de la bibliothèque centrale du MNHN (Paris). Cette recherche s'est déroulée dans le cadre des projets de recherche CGL2006-4548/BTE et BOS 2003-08938-C03-01.

## Références

- [1] C. Biju-Duval, H. Ennafaa, N. Dennebouy, M. Monnerot, F. Mignotte, R. Soriguer, A. Gaaïed, A. Hili, J. Mounolou, Mitochondrial DNA evolution in lagomorphs: Origin of systematic heteroplasmy and organisation of diversity in European rabbits, J. Mol. Evol. 33 (1991) 92–102.
- [2] D. Biquand, Les formations villafranchiennes du bassin du Puy-en-Velay et du plateau de Perrier, Massif central, France: Conséquences chronostratigraphiques des études paléomagnétiques, L'Anthropologie (Paris) 91 (1) (1987) 5–28.

- [3] L. de Bonis, Un félidé à longues canines de la colline de Perrier (Puy-de-Dôme): ses rapports avec les félinés machairodontes, Ann. Paleontol. 62 (2) (1976) 159–198.
- [4] C. Callou, Diagnose différentielle des principaux éléments squelettiques du Lapin (Oryctolagus) et du Lièvre (Lepus) en Europe occidentale, Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie, Série B, Centre de recherches archéologiques, Valbonne, 1997.
- [5] J. Chaline, Continental faunal units of the Plio-Pleistocene of France, Mem. Soc. Geol. Ital. 31 (1986) 175–183.
- [6] J. Chaline, M. Erbajeva, S. Montuire, Upper Pliocene Leporids from Montoussé-5 (Hautes-Pyrénées, France), N. Jahrb. Geol. Palaeontol. Monatsh. (2) (2000) 93–106.
- [7] G. Cuenca-Bescós, J. Rofes, J.C. García-Pimienta, Paleoclima y paisaje en el Pleistoceno inferior de Atapuerca: los insectívoros (Mammalia) de los niveles inferiores de Trinchera Elefante (Burgos, España), Geotemas 6 (5) (2004) 85–88.
- [8] R. De Marfà, J. Agustí, G. Cuenca-Bescós, Los lagomorfos del Plio-Pleistoceno europeo: State-of-the-art, in: E. Fernández-Martínez (Ed.), in: Libro de resúmenes, XXII, Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, León, 2006, pp. 112–113.
- [9] R. Fondi, Fauna cromeriana della Montagnola Senese, Paleontol. Ital. 38 (1972) 1–27.
- [10] G. Forteleoni, The upper Valdarno lagomorph *Lepus valdarnen-sis*, Paleontol. Ital. (1971) 55–68.
- [11] M.H. Ly, Le plateau de Perrier et la Limagne du Sud: études volcanologiques et chronologiques des produits montdoriens (Massif central français), thèse, université de Clermont-Ferrand-2, 1982 (180 p.).
- [12] N. López-Martínez, Revisión sistemática y bioestratigráfica de los lagomorfos (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España, Mem. Mus. Paleontol. Univ. Zaragoza 3 (3) (1989).

- [13] E. Martín-Suárez, P. Mein, The Late Pliocene locality of Saint-Vallier (Drôme, France). Micromammals, Geobios 37 (2004) 115–125.
- [14] A.J. van der Meulen, Middle Pleistocene smaller Mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the philogeny of Microtus (Arvicolidae, Rodentia), Quaternaria (Roma) 17 (1973) 144.
- [15] G. Nocchi, B. Sala, *Oryctolagus burgi* n. sp. (Mammalia, Lagomorpha) from the Middle Pleistocene levels of Grotta Valdemino (Borgio Verezzi, Savona, north-west Italy), Paleontol. Evol. 30–31 (1997) 19–38.
- [16] J.-F. Pastre, The Perrier plateau: a Plio-Pleistocene long fluvial record in the River Allier basin, Quaternaire 15 (1–2) (2004) 87–101.

- [17] A. Pomel, Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et de l'Allier, J.-B. Baillière, Paris, 1853, 193.
- [18] S. Schaub, Die oberpliocaene S\u00e4ugertierfauna von Sen\u00e7ze (Haute-Loire) und ihre verbreitungsgeschichtliche Stellung, Eclog. Geol. Helv. 36 (2) (1943) 270–289.
- [19] J. Viret, Observations relatives à l'âge des sables pliocènes de Perrier (Puy-de-Dôme), Bull. Soc. Nat. Toulouse 65 (1) (1933) 599–602.
- [20] J. Viret, Le lœss à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens, Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon (1954) 4.