

De evolutiebiologie van de spitsmuizen (Mammalia, Insectivora, Soricidae). III. De subfamilie Soricinae en het literatuuroverzicht

Jelle W.F. Reumer

SAMENVATTING

Dit artikel is het derde in een serie van drie artikelen, gewijd aan de evolutiebiologie van spitsmuizen (Insectivora, Soricidae). In het eerste deel zijn de algemene onderwerpen behandeld: anatomie, evolutie en biogeografie van de spitsmuizen. In dit tweede deel werden vier van de vijf subfamilies behandeld: de uitgestorven Crocidosoricinae, Allosoricinae en Limnoecinae, en de nog levende subfamilie Crocidurinae. In het nu voorliggende derde deel wordt de laatste subfamilie behandeld: de Soricinae, die bestaat uit zeven tribus (groepen verwante geslachten). Zes van de zeven tribus hebben thans nog levende vertegenwoordigers, slechts één ervan (de Beremendiini) is geheel uitgestorven. Tot slot wordt het literatuuroverzicht gegeven voor de drie gezamenlijke artikelen.

SUMMARY

This article is the third of a series of three papers on the evolutionary biology of the shrews (Insectivora, Soricidae). The first paper dealt with the general aspects of the subject: anatomy, evolution and biogeography of the Soricidae. In the second part, four of the five subfamilies were presented, viz. the extinct Crocidosoricinae, Allosoricinae, and Limnoecinae, and the extant subfamily Crocidurinae. In the present third part the last subfamily will be dealt with: viz. the Soricinae, which subfamily consists of seven tribes (groups of related genera). Six out of these seven tribes have extant representatives, only one of the tribes (the Beremendiini) is extinct. Finally, the literature for all three articles is given.

INHOUD DEEL III

15. Korte introductie
16. De subfamilie Soricinae FISCHER VON WALDHEIM, 1817
17. Het tribus Anourosoricini ANDERSON, 1879
18. Het tribus Beremendiini REUMER, 1984
19. De *Blarinella/Petenya* genus-groep
20. Het tribus Blarinini KRETZOI, 1965
21. Het tribus Neomyini MATSCHIE, 1909
22. Het tribus Notiosoricini REUMER, 1984
23. Het tribus Soricini FISCHER VON WALDHEIM, 1817
24. Slotopmerkingen
25. Literatuur

15. KORTE INTRODUCTIE

In het eerste deel van dit artikel (Cranium 11 (1): 9-35, maart 1994) is uitvoerig stilgestaan bij de algemene aspecten van de spitsmuispaleontologie: anatomie en morfologie (met name van het gebit en de kaken), evolutie, onderlinge evolutionaire samenhang, en paleoecologie. Daarmee is een beeld geschetst te hebben van wat spitsmuizen zijn, hoe ze ontstaan zijn en wat hun betekenis is voor de paleontoloog. De spitsmuizen kunnen worden onderverdeeld in meerdere taxonomische een-

heden: subfamilies en tribus (dat zijn groepen verwante geslachten). Nadat in het tweede deel van het artikel (Cranium 12 (2): 53-63, oktober 1995) reeds vier van de vijf subfamilies zijn behandeld, komt in dit derde artikel de laatste subfamilie aan de orde. Dit is gelijk ook de meest veelvormige van de subfamilies, en de geslachtenrijkste. Net als in het tweede deel wil ik me niet beperken tot de alleen in Nederland of Europa voorkomende groepen, maar een compleet overzicht geven.

In de inleiding van het tweede deel had ik gemeld dat de behandeling van de Soricinae beter even kon wachten op een aantal taxonomische revisies. Er waren enkele belangrijke taxonomische wijzigingen 'in druk'. Dat is ten dele nog steeds het geval, maar nog langer wachten zou bijna ridicuul worden. Om die reden wordt hier nu wel tot publicatie van een overzicht overgegaan, maar in het geval van één tribus wordt nog niet de in druk zijnde nieuwe naam gehanteerd, om prioriteitsproblemen te voorkomen. Het gaat om de hier met de term *Blarinella/Petenya* genus-groep aangeduide groep geslachten.

Voor termen die in dit deel gebruikt worden verwijst ik de lezer naar het eerste deel. Ter afsluiting wordt een literatuurlijst gegeven die op de drie delen van toepassing is.

Hoofdstukken, tabellen en figuren nummeren door. De figuren 1 t/m 21 zijn in het eerste deel afgebeeld, de figuren 22 t/m 33 in het tweede deel. Er kan af en toe naar worden verwezen. In dit deel nummeren de figuren vanaf no. 34 en de tabellen vanaf no. 4.

16. DE SUBFAMILIE SORICINAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817

De laatste subfamilie die wordt besproken zijn de Soricinae. Omdat veel (de meeste) Soricinae gepigmenteerde gebitselementen bezitten, wordt deze subfamilie in de literatuur vaak aangeduid met termen als "red-toothed shrews", of dergelijke. Dit klopt echter niet altijd.

Soricinae vormen verreweg de meest uitgebreide onderfamilie, niet direct in aantal recent levende soorten, als wel in de zeer grote verscheidenheid van recente én fossiele vormen. Het is een taxonomisch allegaartje, vandaar dat deze subfamilie weer is onderverdeeld in een aantal tribus (enkelvoud ook tribus, Engels tribe(s)). Ik kom daar zo op terug.

Waardoor worden de Soricinae gekenmerkt? De belangrijkste kenmerken zijn te vinden in de p4 en het kaakgewricht.

De p4 is tamelijk ver geëvolueerd ten opzichte van het oorspronkelijke Crocidosoricinae-type van figuur 12. Van de beide posterieure takken van de V-figuur heeft de buccale tak een enorme uitbreiding ondergaan, doordat er aan de achterzijde van de kies een linguaal gerichte voortzetting is ontstaan, die een klein bekkentje omvat. Dit bekkentje (de pijl in figuur 34) wordt omsloten aan de linguale zijde door de korte linguale tak, aan de buccale zijde door de buccale tak, en aan de posterieure zijde door de linguaal gerichte voortzetting van de buccale tak. In de postero-linguale hoek van de tand is het bekkentje open. In de literatuur wordt het vaak met de term "postero-lingual basin" aangeduid, dus postero-linguaal bekkentje.

Functioneel kan over de vorm van de p4 worden gonerd dat de richel van de buccale zijde een "shearing blade" vormt, dus een knip functie heeft, die identiek is aan die van het parolophid van de erachter liggende m1.

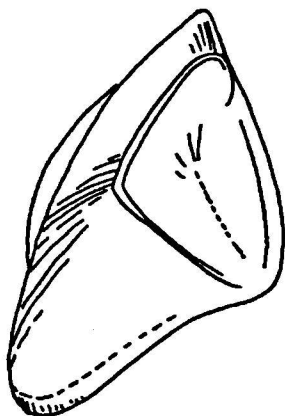


Fig. 34: Linker onderkaaks p4 van een Soricinae, oriëntatie als in figuren 23 en 30.

Fig. 34: Left lower p4 of a Soricinae, same orientation as in figures 23 and 30.

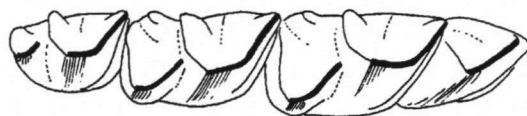


Fig. 35: Kniprichels in het (rechter) onderkaaksgebit.

Fig. 35: Shearing blades in the (right) lower dentition.

Figuur 35 geeft de "knip-richels" schematisch aan, met dikke lijnen. We zouden eigenlijk kunnen spreken van een zekere, maar geringe, vorm van molarisatie bij de Soricinae-type p4. Er zijn overigens Soricinae waarbij juist weer een vereenvoudiging van dit patroon optreedt; zie verderop bij o.a. het genus *Blarinoides*.

Het tweede belangrijke kenmerk dat de Soricinae onderscheidt is te vinden in de vorm van het kaakgewricht.

In figuur 5f is het prototypische Soricinae-gewricht afgebeeld: twee duidelijk gescheiden gewrichtsvlakken, waartussen een tussengewrichtsveld dat aan de mediane (linguale) zijde is ingebocht. Van de andere subfamilies bezitten alleen de Allosoricinae een vergelijkbaar kaakgewricht (figuur 5e); bij de laatste subfamilie is het bovenste gewrichtsvlak driehoekig van vorm, een situatie die bij de Soricinae ook kan worden aangetroffen, maar dan alleen bij het tot Amerika beperkte tribus der Notiosoricini en bij enige Anourosoricini (= Amblycoptini, zie verderop).

Zoals gezegd zijn de Soricinae uitzonderlijk vormenrijk. Ze hebben bovendien van alle subfamilies het grootste verspreidingsgebied. Soricinae komen voor in Noord-Amerika, in Zuid-Amerika (alleen in de noordwestelijke hoek), verder in geheel Eurazië. Ze ontbreken echter geheel in Afrika, waar uitsluitend Crocidurinae leven. De grote vormenrijkdom heeft geleid tot onderverdeling van de Soricinae in een zevental tribus. Ik zal deze hier achtereenvolgens bespreken op dezelfde wijze als hiervoor is gebeurd met de overige subfamilies. Het gaat om de volgende tribus (in alfabetische volgorde):

- Anourosoricini ANDERSON, 1879
- Beremendiini REUMER, 1984
- de *Blarinella*/*Petenya* genus-groep
- Blarinini KRETZOI, 1965
- Neomyini MATSCHIE, 1909
- Notiosoricini REUMER, 1984
- Soricini FISCHER VON WALDHEIM, 1817

Vooraf nog enige opmerkingen. In mijn proefschrift (REUMER, 1984) onderscheidde ik nog een ander tribus: de Allosoricini FEJFAR, 1966. Een recente revisie (REUMER, 1992) heeft er toe geleid dat dit tribus nu als aparte subfamilie wordt beschouwd; het is hiervoor reeds besproken (onder 12).

Repenning hanteerde in zijn grote revisie uit 1967 een simpeler indeling: hij gebruikte de term Blarinini op dezelfde wijze als hier gebeurt. Daarentegen waren bij Repenning de Anourosoricini, de Notiosoricini, de Beremendiini en de Neomyini op één hoop geveegd onder de naam Neomyini REPENNING, 1967. Ook de Soricini en de *Blarinella/Petenya* genus-groep vormden bij REPENNING (1967) één tribus, de Soricini.

Tot slot wil ik nog opmerken dat de thans gepresenteerde indeling nog niet het taxonomische panacée zou kunnen blijken. Zeker de Anourosoricini (zie hierna) zijn dusdanig afwijkend dat dit tribus wel eens de status van subfamilie zou kunnen krijgen.

17. HET TRIBUS ANOUROSORICINI ANDERSON, 1879

In de eerdere delen van deze serie (o.a. in figuur 5, 17 en 20, en op pagina's 23-24 van het eerste deel) is voor dit tribus de naam *Amblycoptini* KORMOS, 1926 gehanteerd (zie ook REUMER, 1984). Echter, zoals HUTTERER (1993) aantoonde, is deze term een junior synoniem voor de Anourosoricini ANDERSON, 1879. Inhoudelijk zijn er geen verschillen.

De Anourosoricini zijn, morfologisch gezien, het meest afwijkende tribus binnen de Soricinae. Het gebit heeft een aantal bijzondere kenmerken. Het kent om te beginnen geen pigment, wat binnen de Soricinae zeldzaam is.

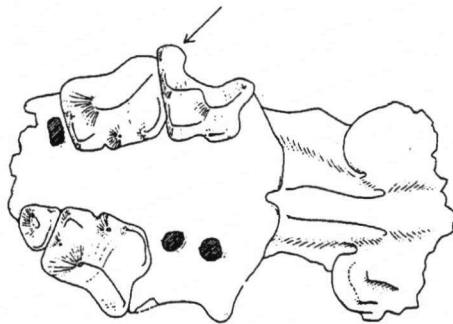


Fig. 36: Schedelfragment met linker P4-M1 en rechter A3-P4 van *Amblycoptus topali* uit Osztramos 1 in Hongarije. Uit REUMER, 1984. Het pijltje wijst naar de parastylus.

Fig. 36: Fragmentary cranium with left P4-M1 and right A3-P4 of *Amblycoptus topali* from Osztramos 1 in Hungary. From REUMER, 1984. The arrow indicates the parastyle.



Fig. 37: Achteraanzicht van het linker kaakgewricht van de recente *Anourosorex squamipes* uit China. Uit REPENNING, 1967.

Fig. 37: Posterior view of the left condyle of recent *Anourosorex squamipes* from China. From REPENNING, 1967.

Verder zijn de m3 en de M3 óf sterk gereduceerd, óf geheel afwezig (wat we met de term *dimylie* aanduiden, van *di* = twee en *mylos* = molen, molaar). Het aantal bovenkaaksantemolaren is 2 (ook al een zeldzaamheid!) of 3, waarbij de A1 verreweg het grootst is. Er is een fossiele A1 bekend van een onbeschreven soort uit het Hongaarse Laat Pliocéen, die zelfs gemolariseerd is, en ook dat is bij geen enkele andere spitsmuis te vinden.

De M1 kenmerkt zich doordat er zich een duidelijke parastylus heeft ontwikkeld, een knobbel die normaliter alleen in de P4 te vinden is. In figuur 36 is de parastylus, te vinden in de antero-buccale hoek van de M1, met een pijl aangeduid. Het is een sterk ontwikkelde uitbolling van de kies.

Het kaakgewricht (figuur 37) wordt gekenmerkt door een tussengewrichtsvlak dat eigenlijk geen "vlak" meer is, maar meer een smalle richel die de beide gewrichtsvlakken verbindt. Men zou kunnen zeggen dat de scheiding van het kaakgewricht in twee afzonderlijke facetten bij de Anourosoricini het verst is voortgeschreden.

Verder moet nog de *fossa temporalis internus* worden genoemd. Deze kenmerkende spieraanhechting is bij de Anourosoricini in omvang sterk afgenomen. Bij sommige soorten (zie fig. 39) is de fossa gereduceerd tot weinig meer dan een foramen. Uiteraard moet ook de *Musculus temporalis internus* zijn gereduceerd. De implicatie daarvan op het kauwmechanisme is niet bekend.

Een aparte opmerking over de vreemde A1 die ik juist noemde is op z'n plaats. De tand is gevonden in de Hongaarse vindplaats Osztramos 7 (Laat Pliocéen, MN 16a) en is afgebeeld en geïnterpreteerd in figuur 38. Het is duidelijk dat dit gebitselement zich in een hoge staat van molarisatie bevindt. Normaliter is molarisatie

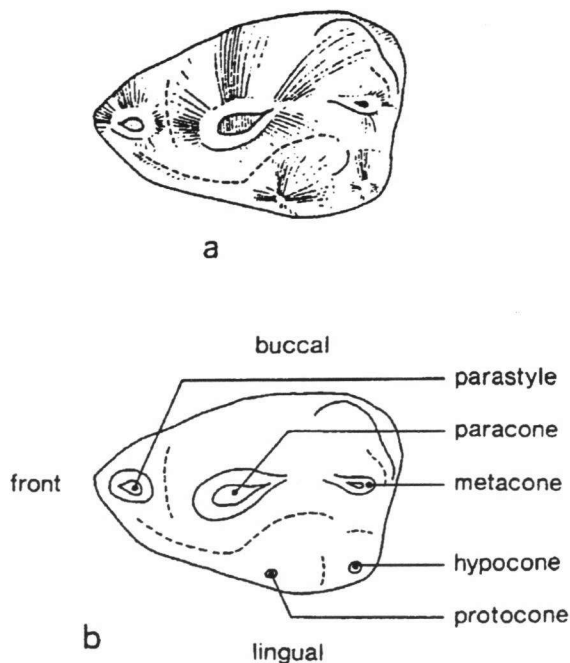


Fig. 38: Linker A1 van *Amblycoptus* sp. uit Osztramos 7. a: afbeelding van de kies, b: interpretatie van de knobbels. Uit REUMER, 1984.

Fig. 38: Left A1 of *Amblycoptus* sp. from Osztramos 7. a: depiction of the tooth, b: interpretation of the cusps. From REUMER, 1984.

een proces dat de premolaren kunnen ondergaan, en wel in een mate die afneemt naarmate we verder van de molaren verwijderd zijn. In dit geval echter, is de P4 - zoals normaal - gemolariseerd, de A3 en de A2 niet, en de A1 weer wel. Kennelijk is hier sprake van een tweede "molarisatieveld" binnen één gebitsrij. Bovendien is het niet zeker of de A1 wel een premolaar is. Vaak wordt dit element geïnterpreteerd als een snijtand (I2); in dat geval is zelfs sprake van een gemolariseerde snijtand en dat is uniek binnen de zoogdieren!

Er is dus duidelijk sprake van een afwijkende groep spitsmuizen. Sommige kenmerken: afwezigheid van pigment, de vreemde A1, de parastylus in M1, de gereduceerde fossa, zijn in geen andere Soricinae, zelfs in geen andere Soricidae te vinden. Om die reden zou afscheiding van de Anourosoricini als een aparte subfamilie (Anourosoricinae) te verdedigen zijn. Aan de andere kant zijn de vorm van de p4 en de grote scheiding van de kaakgewrichts-facetten toch wel duidelijke Soricinae-kenmerken. Daar weer tegenover kan worden aangevoerd dat de spitsmuizen van de subfamilie Allo-soricinae ook een Soricinae-achtige p4 en dito kaakgewricht bezitten en toch een eigen subfamilie vormen. Er is nog een grondige studie nodig voor hier een beslissing kan worden genomen.

- genus *Amblycoptus* KORMOS, 1926
A. jessiae DOUKAS, 1997 (Laat Mioceen/
Vroeg Pliocene, Gricenland, MN 13)
A. oligodon KORMOS, 1926 (Laat Mioceen,
Hongarije, MN 13)
A. topali JÁNOSSY, 1972 (Vroeg Pliocene, Hongarije
en Polen, MN 14-15)
Amblycoptus sp. ENGESSER, 1980 (Laat Mioceen,
Turkije, MN 13)
Amblycoptus sp. REUMER, 1984 (Laat Pliocene,
Hongarije, MN 16A)
genus *Anourosorex* MILNE-EDWARDS, 1872
Anourosorex edwardsi ZHENG, 1985 (Pleistoceen, China)
A. japonicus SHIKAMA & HASEGAWA, 1956
(Midden Pleistoceen, Japan)
A. kormosi BACHMAYER & WILSON, 1970
(Laat Mioceen, Oostenrijk)
A. kui YOUNG & LIU, 1950 (Pleistoceen, China)
A. oblongus STORCH & QIU, 1991 (Laat Mioceen, China)
A. quadratidens ZHENG & ZHANG, 1991
(Pleistoceen, China)
A. qianensis ZHENG, 1985 (Pleistoceen, China)
A. squamipes MILNE-EDWARDS, 1870 (recent, China)
A. triangulaidens ZHENG & ZHANG, 1991
(Pleistoceen, China)
genus *Anourosoricodon* TOPACHEVSKI, 1966
Anourosoricodon pidoplischkoi TOPACHEVSKI, 1966
(Pliocene, Rusland)
genus *Crusafontina* GIBERT, 1975
Crusafontina endemica GIBERT, 1975
(Midden Mioceen, Spanje)
genus *Paranourosorex* RZEBIK-KOWALSKA, 1975
Paranourosorex gigas RZEBIK-KOWALSKA, 1975
(Vroeg Pliocene, Polen)
P. inexpectatus (SCHLOSSER, 1924)
(Midden Pliocene, Mongolië)
P. seletiensis STORCH & ZAZHIGIN, 1996
(Laat Mioceen, Kazachstan)

Tabel 4: Alfabetische lijst van de aan het tribus Anourosoricini toe-gerekende geslachten en soorten.

Table 4: Alphabetical list of the genera and species of the tribe Anourosoricini.

Tabel 4 geeft een overzicht over de tot de Anourosoricini behorende geslachten en soorten. Er is nog maar één levende soort, de mol-spitsmuis uit China: *Anourosorex squamipes*. Dit is uit evolutionair oogpunt niet de hoogst ontwikkelde soort: er zijn een m3 en M3 aanwezig en de fossa temporalis internus is van redelijke omvang. Fossiel zijn van *Anourosorex* wel zo'n zes á zeven soorten bekend, de meeste uit China (zie tabel 4).

Het fossiele genus *Amblycoptus* KORMOS, 1926 onderscheidt zich doordat m3 en M3 zijn verdwenen (*dimy-lie*). Alleen het genus *Dimylosorex* (een Soricini, zie verderop) is in Europa ook zonder m3/M3. Aan de andere kant bezit *Anourosorex* maar twee antemolaren en *Amblycoptus* drie in de bovenkaak. Er is dus sprake van een mozaïek aan afgeleide en primitieve kenmerken binnen dit tribus.

Paranourosorex is beschreven door RZEBIK-KOWALSKA (1975) uit het Pliocen van Polen; inmiddels is het genus ook bekend uit Kazachstan, Mongolië en Rusland (STORCH *et al.*, 1977). Er zijn drie soorten: *P. gigas* RZEBIK-KOWALSKA, 1975 uit Polen, *P. inexpectatus* (SCHLOSSER, 1924) uit Azië en *P. seletiensis* STORCH & ZAZHIGIN, 1996 uit Kazachstan. De Europese *P. gigas* is een grote soort, die zich o.a. onderscheidt van *Amblycoptus* doordat de m3/M3 nog aanwezig zijn, hoewel sterk gereduceerd. Verder is de p4 qua vorm versimpeld: het postero-linguale bekken is verdwenen, waardoor dit element op een p4 van Crocidurinae en *Blarinoides mariae* (zie verderop) lijkt.

Het genus *Crusafontina* GIBERT, 1974 tenslotte, is bekend uit het Midden Mioceen van Spanje. Het is een typische Anourosoricini, maar met tamelijk primitieve kenmerken in vergelijking met de andere leden van het tribus.

Figuur 39 toont de onderkaak van *Amblycoptus topali* in mediaan (linguaal) aanzicht. Vooral de kleine *fossa temporalis internus* is opvallend; verder is te zien dat de m2 de laatste kies is.

18. HET TRIBUS BEREMENDIINI REUMER, 1984

Dit is een klein tribus: er behoren maar twee geslachten toe, nl. *Beremendia* KORMOS, 1934, met een handvol soorten en ook (volgens STORCH *et al.* in druk) het geslacht *Peisorex* KOWALSKI & LI, 1963, met maar één soort, *P. pohaiensis* KOWALSKI & LI, 1963. Deze laatste spitsmuis is alleen uit China bekend. Ook in Nederland zijn fossiele resten van *Beremendia* gevonden en daarom is het in het kader van dit artikel niet het onbelangrijkste tribus. De morfologie van *Beremendia* is tamelijk apart en lijkt op een aantal punten duidelijke parallellen te bezitten met het hierna te bespreken tribus Blarinini. Toch zijn er ook belangrijke verschillen.

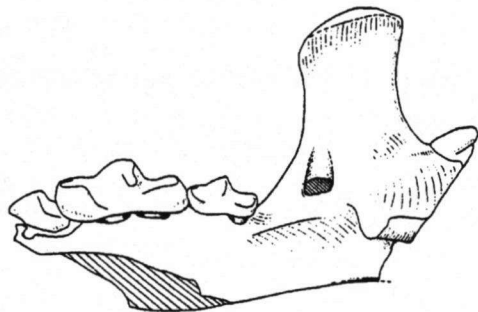


Fig. 39: Rechter onderkaak met p4-m2 van *Amblycoptus topali* uit Osztramos 1. Uit REUMER, 1984.

Fig. 39: Right mandible with p4-m2 of *Amblycoptus topali* from Osztramos 1. From REUMER, 1984.

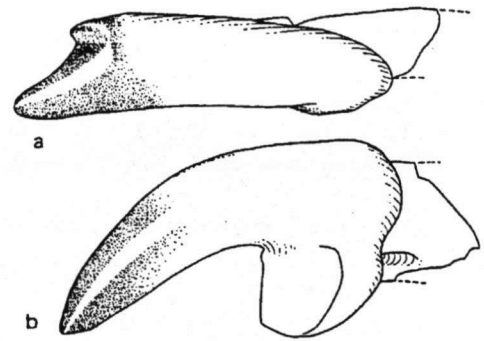


Fig. 40: Linker bovenkaakssnijtand van *Beremendia fissidens* uit Osztramos 7. a: dorsaal aanzicht (bovenaanzicht), b: buccaal (lateraal) aanzicht. Uit REUMER, 1984.

Fig. 40: Left upper incisor of *Beremendia fissidens* from Osztramos 7. a: dorsal view, b: lateral view. From REUMER, 1984.

De bovenkaakssnijtand van *Beremendia* is zeer sterk fissident (zie figuur 40); deze mate van fissidentie wordt zelden bij soriciden aangetroffen. Er zijn vier antemolaren in de bovenkaak, die qua omvang van voor naar achter telkens kleiner worden, de A4 is dan ook minuscule en min of meer verstopt tussen A3 en P4. Zie figuur 41, een compleet rechter bovengebitt (behalve de afgebroken apex van de snijtand). Veel gebits-elementen van *Beremendia*, maar vooral P4, M3 en m3, zijn nogal variabel van vorm. Deze variatie wordt vooral aangetroffen in talon resp. talonid, waar knobbeltjes en gleufjes al of niet kunnen optreden. In de bovenmolaren M1 en M2 is de hypoconus sterk gereduceerd en door een diepe vallei van de protoconus gescheiden.

De onderkaakssnijtand is acuspulaat en bezit een omhoogkrullende apex (zie fig. 42). De molaren in de onderkaak hebben een groot open bekken van het trigonid (tussen paraconid en metaconid) en een hoge entocoid crest. De m3 is, zoals gezegd, variabel, met een talonid dat diverse maten van reductie kan vertonen. Alle elementen zijn voorzien van brede cingula aan de buccale zijde. Bovendien zijn zowel boven als onder alle gebits-elementen zeer zwaar gepigmenteerd.

De condylus lijkt sterk op die van de Blarinini (zie hierna). Onderste en bovenste gewrichtsfacetten zijn gescheiden door een zeer breed en vaak wat concaaf tussengewrichtsveld. Het onderste facet is bovendien sterk in de anterieure (voorwaartse) richting verschoven. Hierdoor is het, wanneer de kaak van de laterale kant wordt bekeken, verstopt achter de opstijgende tak (zie figuur 42 a).

Van de opstijgende tak is de processus coronoideus laag en smal, en ook de processus angularis is kort en stomp. Daardoor is dit laatste uitsteeksel, in tegenstelling tot bij de meeste andere fossiele spitsmuizen waar het zeer fragiel is, soms geheel bewaard gebleven.

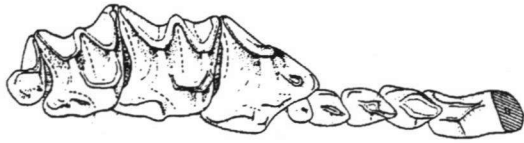


Fig. 41: Rechter bovengebitt van *Beremendia fissidens* uit Villány 3. Uit REUMER, 1984.

Fig. 41: Right upper dentition of *Beremendia fissidens* from Villány 3. From REUMER, 1984.

Morfologisch gezien lijkt het tribus Beremendiini een beetje een positie tussen de Blarinini en de Neomyini in te nemen. De vorm van kaakgewricht en de intense pigmentatie vinden we ook terug bij de Blarinini; de aanwezigheid van hoge entoconid crests en van een fissidente bovenkaakssnijtand bij de Neomyini (zie verderop).

Er zijn vier soorten *Beremendia* beschreven. Dit zijn in alfabetische volgorde:

B. fissidens (PETÉNYI, 1864). Deze soort is oorspronkelijk beschreven uit de Zuid-Hongaarse vindplaats Beremend, waar het genus naar genoemd is. *B. fissidens* is een zeer algemene soort in Europa geweest, die voorkwam van het Vroeg Pliocen tot in het Midden Pleistocen. Het was een tamelijk forse spitsmuis, die ook in Nederland op verschillende plaatsen is gevonden, o.a. in Brielle, Zuurland en Tegelen. Voor een uitvoerige beschrijving van deze soort mag ik verwijzen naar mijn artikel in *Cranium* 5 (1): 36-50 over de spitsmuizen van Tegelen (REUMER, 1988).

B. minor RZEBIK, 1976, is bekend uit het Pliocen en vroegste Pleistocen (MN 14-16) van Centraal Europa (Polen, Hongarije). *B. minor* is morfologisch identiek aan *B. fissidens*; de beide soorten verschillen alleen in maat: *B. minor* is, zoals de naam aanduidt, beduidend kleiner.

B. sinensis (ZDANSKY, 1928) is beschreven uit China, en dateert uit het Pleistocen. De soort, die ik zelf niet ken, staat qua afmeting tussen *B. minor* en *B. fissidens* in, en kenmerkt zich door een minder ver naar voren geplaatste condylus.

B. ucrainica (PIDOPLICHKO, 1953) is beschreven uit het Midden Pleistocen van de Oekraïne. Ik ken deze soort niet, en kan niet uitsluiten dat het zich hier om een synoniem voor *B. fissidens* handelt.

Tot slot wil ik nog verwijzen naar een excellent artikel van BARBARA RZEBIK (1976), waarin de morfologie van *Beremendia* wordt behandeld.

19. DE BLARINELLA/PETENYIA GENUS-GROEP

Een negental genera: *Alloblarinella*, *Alhvisorex*, *Anchiblarinella*, *Blarinella*, *Cokia*, *Hemisorex*, *Paenepetenya*, *Parydrosorex* en *Petenya* vormen een morfologisch samenhangende groep. Het is wenselijk gebleken om deze groep in een eigen (zevende) tribus onder te brengen. De officiële naamgeving daarvan is op het moment dat dit *Cranium*-nummer verschijnt nog in druk (REUMER, in press) in een in Polen uit te geven boek over spitsmuis-evolutie. Om te voorkomen dat de nieuwe naam al vóór de officiële publicatie in een tijdschrift staat wordt dit nieuwe tribus hier aangeduid met de term *Blarinella/Petenya* genus-groep. De groep komt zowel in Eurazië als Amerika voor, fossiel althans, maar tegenwoordig levend alleen nog in China.

De genus-groep kenmerkt zich door het volgende. De gebitselementen zijn sterk gepigmenteerd; de bovensnijtand steekt sterk naar voren (pro-odont) maar is nooit fissident; de bovenste molaren hebben een zwakke of helemaal geen inbochting van de achterrand. Bijgevolg is de omtrek van M1 in occlusaal aanzicht bijna vierkant. Verder is er de tendens van de beide linguale knobbels (protocon en hypocon) om op één richel te liggen (het zg. endoloph). De ondermolaren hebben het entoconid dichtbij het metaconid geplaatst, tussen beide knobbels is de entoconid crest bijgevolg kort, bovendien is deze richel ook zeer hoog. De m3 heeft een gereduceerd talonid, zonder bekkentje. De horizontale

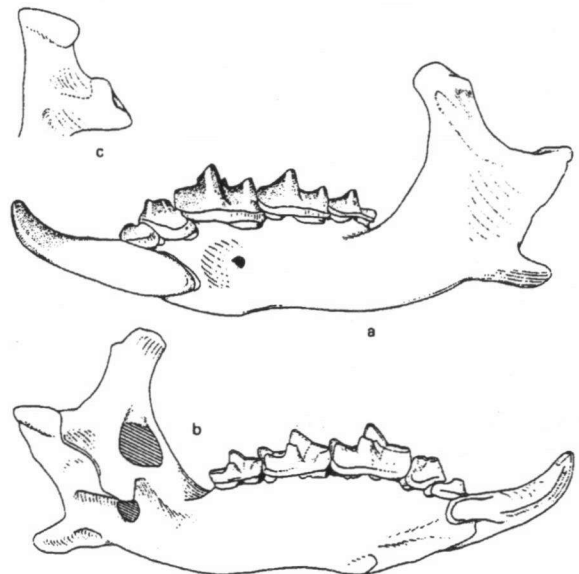


Fig. 42: Linker onderkaak met compleet gebitt van *Beremendia fissidens* uit Villány 3. a: buccaal aanzicht, b: linguaal aanzicht, c: achter-aanzicht van het kaakgewricht. Uit REUMER, 1984.

Fig. 42: Left mandible with complete dentition of *Beremendia fissidens* from Villány 3. a: buccal view, b: lingual view, c: posterior view of the condyle. From REUMER, 1984.

tak van de onderkaak is kort en hoog. Door de verkorting krijgt het gebit de tendens in voor/achterwaartse richting (antero-posterieur) te worden "samengedrukt". Hierdoor ontstaan samengedrukte W-vormen in de lophen en lophiden van de boven- en ondermolaren. Het kaakgewricht is groot en heeft een breed tussengewrichtsveld. De coronoid spicule (in de aanhechtingsplaats van de Musculus temporalis externus aan de zijkant van de opstijgende tak van de onderkaak) is goed ontwikkeld.

Van de hiervoor genoemde negen geslachten kwamen *Hemisorex*, *Blarinella* en *Petenya* in Europa voor; deze worden daarom hier nader bekeken. *Hemisorex* (figuur 43) is de oudste vertegenwoordiger van de groep. Het genus werd beschreven door BAUDELLOT (1967) uit de bekende Franse Midden-Miocene vindplaats Sansan. Gezien de tamelijk forse indruk die het materiaal maakt, werd de soort *Hemisorex robustus* genoemd (BAUDELLOT, 1967).

ZIEGLER (1989) trof een *Hemisorex* aan in het Vroeg Mioceen van Zuid-Duitsland; dit bleef echter een onbeschreven soort. BANDELLOT (1967) legde een interessante link tussen *Hemisorex* en de soort "*Sorex*" *stehlini*, die uit het Vroeg Mioceen van Zuid-Duitsland is beschreven door DOBEN-FLORIN (1964) en die door ZIEGLER (1989) in zijn nieuwe genus *Florinia* is ondergebracht: *Florinia stehlini* dus. Dit laatste is echter, op grond van kenmerken aan slijtvlak der p4 en aan de condylus een onmiskenbare Crocidosoricinae. De morfologie van de onderkaaksmolaren, met de karakteristieke korte en

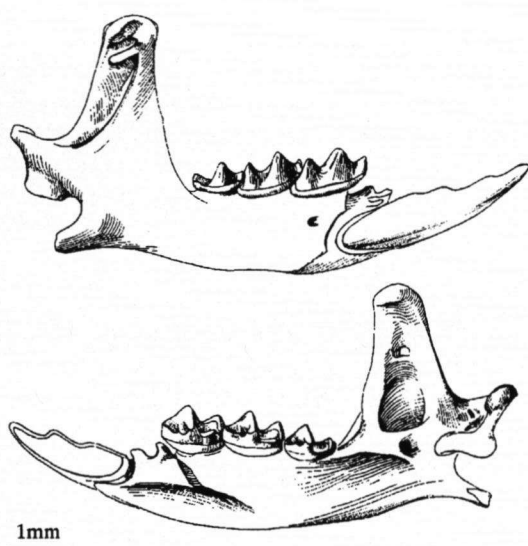


Fig. 43: Rechter onderkaak (holotype) van *Hemisorex robustus* uit Sansan, Frankrijk. Uit BAUDELLOT, 1972.

Fig. 43: Right mandible (the holotype) of *Hemisorex robustus* from Sansan, France. From BAUDELLOT, 1972.

hoge entoconid crest en met het gereduceerde talonid van de m3, is echter opvallend gelijkend aan de morfologie van de *Blarinella/Petenya* genus-groep.

BAUDELLOT (1967) suggereerde eigenlijk dat *Florinia stehlini* een voorloper is van *Hemisorex robustus*. ZIEGLER (1989) spreekt dit fel tegen, maar ik weet niet of ik zijn argumenten wel zo steekhoudend vind. Als deze afstammingsrelatie klopt, zou de *Blarinella/Petenya* genus-groep direct uit de Crocidosoricinae kunnen worden afgeleid. Dit zou ook hun afscheiding als apart tribus rechtvaardigen. Hier ligt dus nog enig onderzoek braak.

Na *Hemisorex* treedt *Blarinella* THOMAS, 1911 op, en wel vanaf het Laat Mioceen in de vorm van *Blarinella dubia* (BACHMAYER & WILSON, 1970) en in het Pliocceen in de vorm van *Blarinella europaea* REUMER, 1984 (figuur 45).

Daarnaast bestaat vanaf het Vroeg Pliocceen tot aan het Midden Pleistoceen het genus *Petenya* KORMOS, 1934, met één soort: *P. hungarica* KORMOS, 1934 (figuur 44).

Beide geslachten (*Blarinella* en *Petenya*) lijken sterk op elkaar, maar er zijn toch genoeg verschillen om ze te kunnen onderscheiden; zie REUMER, 1984 voor een overzicht. *Blarinella* heeft vijf bovenantemolaren, *Petenya* heeft er vier. Verder vertoont *Blarinella* een aantal van de groepskenmerken in extremere mate dan *Petenya*: hogere entoconid crests, (onder)molaren die door de verkorting van kaken en rostrum a.h.w. samengedrukt lijken: een bijna rechthoekige omtrek in occlusaal aanzicht, en een samengedrukte W-vorm van de lophiden. De lophiden staan daardoor bijna haaks op de lengteas van de kaak. Deze ontwikkeling staat tegenover de ontwikkeling zoals we die bij de Allosoricinae aantreffen, waar de lophiden zich in de lengterichting ontwikkelden. Bij *Petenya/Blarinella* is kennelijk nauwelijks meer een carnivore knipfunctie aanwezig in het gebit.

Ook de bovenmolaren ontwikkelen zich karakteristiek. In geëvolueerde vorm liggen protoconus en hypoconus op één ononderbroken richel, het zg. endoloph (zie figuur 45). Ook is te zien dat de achterrand van de kiezen bijna recht is, en dus nauwelijks ingebocht (vergelijk met b.v. de achterrand zoals afgebeeld in figuur 31).

Voor een uitvoerige beschrijving van *Petenya hungarica* mag ik hier verwijzen naar mijn artikel in *Cranium* 5(1) over Tegelen (REUMER, 1988).

Petenya hungarica is een zeer algemeen voorkomende soort geweest. Vondsten zijn bekend uit o.a. Polen, Tjechoslowakije, Hongarije, Roemenië, Duitsland en Nederland. Er is sprake van een stratigrafisch én geografisch grote verspreiding, met bijgevolg ook een grote morfologische variatie. Maar die variatie vormt geen aanleiding om meerdere soorten te onderscheiden (figuur 44).

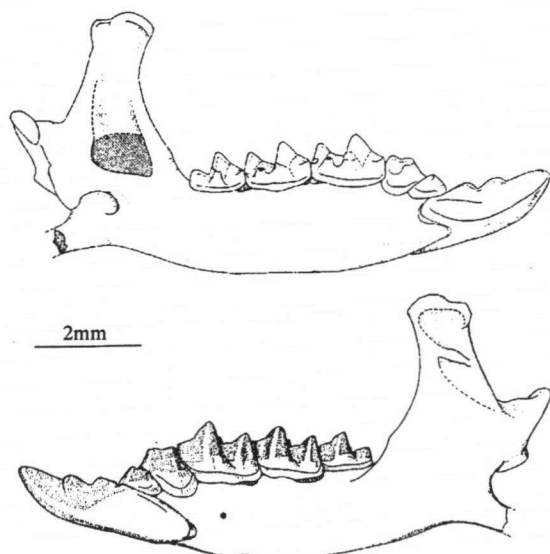


Fig. 44: Linker onderkaak van *Petenya hungarica* van Osztramos 3/2. Een afwijkend exemplaar met lage entoconid crests. Uit REUMER, 1984.

Fig. 44: Left mandible of *Petenya hungarica* from Osztramos 3/2. This is an aberrant specimen with low entoconid crests. From REUMER, 1984.

In de literatuur zijn overigens wél enige andere soorten *Petenya* beschreven: *P. neglecta* KRETZOI, 1943 (deze wordt nu beschouwd als synoniem van *P. hungarica*); *P. stehlini* KRETZOI, 1943 (dit is een *Sorex* en geen *Petenya*); *P. suavensis* PASA, 1948 (deze soort is gewoon *Sorex minutus*, zie verderop); *P. dubia* BACHMAYER & WILSON, 1970 (dit taxon behoort tot het geslacht *Blarinella*) en tot slot ?*Petenya* cf. *dehneli* (beschreven door JÁNOSSY, 1974; berust op een vergissing en is ook *Blarinella dubia*).

Wel is een soort bekend uit het vroegste Pliocene van Osztramos 9 in Hongarije; deze verschilt van *P. hungarica* en is ook iets ouder, maar bij gebrek aan materiaal is hij slechts beschreven als *P. affinis hungarica* (zie REUMER, 1984).

Enkele andere genera uit de *Blarinella/Petenya* genus-groep zijn beschreven uit Amerika: *Alluvisorex* HUTCHISON, 1966, *Anchiblarinella* HIBBARD & JAMMOT, 1971 en *Parydosorex* WILSON, 1968. Van deze drie geslachten heeft *Alluvisorex* nog een aantal primitieve kenmerken. De oudste van de twee aan dit geslacht toegerekende soorten, *A. arcadentes* HUTCHISON, 1966 heeft nog een derde onderkaaks-antemolaar als overblijfsel van de afstamming uit de Crocidosoricinae. Toch is het een duidelijke vertegenwoordiger van onze genus-groep, zoals kan worden afgeleid van de korte en stevige kaak en van de korte en hoge entoconid crests. De m3 heeft nog een klein bekkentje in het talonid. *A. arca-*

dentis is van Laat-Miocene ouderdom, en komt uit Oregon. De andere soort is *A. chassae* (TEDFORD, 1961) uit het Vroeg Pliocene van Californië.

Drie geslachten zijn recentelijk door STORCH (1995) beschreven uit Aziatisch materiaal: *Alloblarinella*, *Cokia* en *Paenepetenya*. Ik ga hier niet verder in op de niet-Europese taxa binnen de genus-groep.

De *Blarinella/Petenya* genus-groep is thans in Amerika uitgestorven, en in Eurazië alleen nog vertegenwoordigd met de soorten *Blarinella quadraticauda* (MILNE-EDWARDS, 1872) en *B. wardi* THOMAS, 1915, die in China en Burma voorkomen. (Een punt van discussie daarbij is wel of recente Aziatische soorten en enkele Mioocene en Pliocene soorten uit Europa wel in hetzelfde genus zouden moeten thuishoren, ook dat gaat voor hier echter wat ver). De twee nog levende soorten zijn dus eigenlijk slechts niet meer dan een relict van een ooit wijd verbreide en succesvolle groep spitsmuizen. Tabel 5 geeft een overzicht van deze groep.

20. HET TRIBUS BLARININI KRETZOI, 1965

Het tribus Blarinini is, samen met de Soricini (zie paragraaf 23), verspreid geweest in zowel Europa, Azië als Amerika. Tegenwoordig echter zijn er geen Blarinini meer in Eurazië en is het tribus alleen nog in Noord-, Midden- en een stukje van Zuid-Amerika te vinden. De Zuid-Amerikaanse spitsmuizen behoren alle tot één geslacht, nl. *Cryptotis* POMEL, 1848; het zijn de enige spitsmuizen die ooit op dit continent zijn doorgedrongen, en dan alleen nog in de noordwestelijke hoek dicht bij de Panamese landengte. Wie naar de recente verspreiding kijkt, zou kunnen denken dat de Blarinini in endemische Amerikaanse groep vormen. Uit de fossielen blijkt echter dat dit niet zo is. Vermoedelijk zijn de Blarinini in Amerika ontstaan en van daaruit naar Eurazië gemigreerd (en er weer uitgestorven). In beide continenten zijn fossielen gevonden, in Amerika zijn de oudste vertegenwoordigers ca. 9 miljoen jaar (Ma) oud, in Europa

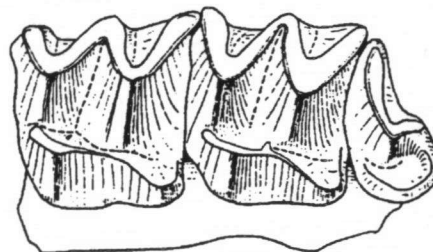


Fig. 45: Linker M1-M3 van *Blarinella europaea* van Osztramos 1. Let op het doorlopende endoloph. Uit REUMER, 1984.

Fig. 45: Left M1-M3 of *Blarinella europaea* from Osztramos 1. Note the continuous endoloph. From REUMER, 1984.

komen ze vanaf ca. 4,5 Ma geleden voor. De Blarinini moeten dus langer dan 4,5 Ma geleden via de huidige Beringstraat zijn overgestoken, maar wanneer dat precies gebeurde is niet bekend.

Het belangrijkste kenmerk dat de Blarinini van de overige Soricinae onderscheidt is de afwezigheid van de entoconid crest (zie figuur 6 en 13), terwijl het entoconid zelf wél goed ontwikkeld is. Deze knobbel staat dan ook als een zelfstandig puntje tussen het metaconid en het hypolophid, van beide door een gleufje gescheiden.

Het tweede belangrijke kenmerk is de aanwezigheid in het kaakgewricht van een breed tussengewrichtsveld. Een typisch Blarinini-kaakgewricht is afgebeeld in figuur 46. Het is geen éénduidig kenmerk, want een dergelijk breed tussengewrichtsveld komt ook voor bij de Beremendiini en bij de *Blarinella/Petenya* genus-groep (zie hiervoor).

Verder hebben de Blarinini nooit een fissidente boven-snijtand en zijn de gebitselementen sterk gepigmenteerd.

Dit tribus is genoemd naar het genus *Blarina* GRAY, 1838, waarvan drie recent levende soorten worden erkend: *B. brevicauda* (SAY, 1823), *B. carolinensis* (BACHMANN, 1837) en *B. hylophaga* ELLIOT, 1899. Alle drie komen voor in de U.S.A. en *B. brevicauda* zelfs algemeen; het is de zg. "short-tailed shrew", een gedrongen diertje met een kort staartje en bekend doordat het giftig speeksel produceert dat dient om gevangen prooi mee te verlammen.

- Alloblarinella* STORCH, 1995 (Laat Mioceen; Mongolië; 1 soort)
Alluvisorex HUTCHISON, 1966 (Laat Mioceen - Vroeg Pliocene; U.S.A.; 2 soorten)
Anchiblarinella HIBBARD & JAMMOT, 1971 (Pliocene; USA, 1 soort)
Blarinella THOMAS, 1911 (Laat Mioceen - Laat Pliocene; Europa; 2 soorten; bovendien Recent in China; 1 soort)
Cokia Storch, 1995 (Laat Mioceen; Mongolië; 1 soort)
Hemisorex BAUDELLOT, 1967 (Vroeg en Midden Mioceen; Duitsland en Frankrijk; 2 soorten, waarvan 1 onbeschreven)
Paenepetenya STORCH, 1995 (Laat Mioceen; Mongolië; 1 soort)
Parydrosorex WILSON, 1968 (Pliocene; USA; 1 soort)
Petenya KORMOS, 1934 (Vroeg Pliocene - Midden Pleistoceen; Europa en Aziatisch Rusland; 1 erkende soort en enige ongedetermineerde)

Tabel 5: Alfabetische lijst van de tot de *Blarinella/Petenya* genus-groep gerekende geslachten. Alleen het genus *Blarinella* komt nog levend voor.

Table 5: Alphabetical list of the genera belonging to the *Blarinella/Petenya* genus-group. Only *Blarinella* is extant.



Fig. 46: Achteraanzicht van het rechter onderkaaksgewricht van de fossiele soort *Paracryptotis rex* uit de Verenigde Staten. Uit REPENNING, 1967.

Fig. 46: Posterior view of the right condyle of the fossil *Paracryptotis rex* from the USA. From REPENNING, 1967.

REPENNING (1967) noemde dit tribus Blarinini STIRTON, 1930, m.a.w. hij beschouwde Stirton als de auteur van het taxon. Stirton heeft echter geen tribus beschreven, maar "generic groups" (genus-groepen), hoewel het verschil een kwestie van smaak is. Eén van Stirton's "generic groups" was de *Blarina*-groep, waartoe hij de genera *Neomys*, *Chimarrogale*, *Soriculus*, *Cryptotis*, *Blarina* en *Notiosorex* rekende. De eerste drie zijn Neomyini, de volgende twee zijn Blarinini en de laatste is een Notiosoricini. Het tribus Blarinini in de zin van Repenning en de *Blarina*-groep van Stirton zijn derhalve van volstrekt andere inhoud. Formeel werd de naam Blarinini door KRETZOI (1965) geïntroduceerd; KRETZOI, 1965 dient daarom te worden beschouwd als de auteur van het tribus. Wellicht een kwestie van taxonomische haarkloverij, maar toch.

Tabel 6 geeft een overzicht van de tot de Blarinini behorende geslachten. We zien dat er nogal wat genera bijstaan die maar één soort bevatten (zg. monospecifiche genera). De oudst bekende Blarinini is de Amerikaanse *Adeloblarina berklandi* REPENNING, 1967, de enige van Miocene ouderdom. Deze vondst, uit Oregon U.S.A., zou er dus voor pleiten dat het tribus in Amerika is ontstaan.

Het genus *Shikamainosorex* HASEGAWA, 1957 (met de enige soort *S. densicingulata* HASEGAWA, 1957) is slechts bekend uit één Midden-Pleistocene vindplaats in Japan.

Slechts drie geslachten zijn uit Europa bekend: *Blarinoides* SULIMSKI, 1959, *Mafia* REUMER, 1984 en *Sulimskia* REUMER, 1984. Ik zal deze drie hier kort behandelen.

Blarinoides kent één soort: *Blarinoides mariae* SULIMSKI, 1959. Op het eerste gezicht lijkt deze spitsmuis tamelijk veel op *Beremendia fissidens* (zie hiervoor). *B. mariae* heeft echter geen fissidente bovenincisief, heeft

vijf bovenkaaksantemolaren, heeft geen entoconid crests in de ondermolaren, en heeft bovendien een afwijkende p4. Hoewel het in alle opzichten een echte Soricinae is, en dus een p4 zou moeten bezitten met een postero-linguaal bekkentje, is dat niet het geval. Daarentegen is de p4 opgeblazen tetrahedrisch van vorm, meer zoals we bij de Crocidurinae aantreffen. Het puntje van de tand is in jonge exemplaren gesplitst in een voorste en een achterste knobbeltje. Het slijtvlakje heeft dan ook aanvankelijk een 8-vorm, en wordt dan geleidelijk afgerond driehoekig.

De snijtand van de onderkaak is (meestal zwak) tricuspulaat en ook dat verschilt van *Beremendia*.

Figuur 47 geeft een indruk van de vorm van het gebit van *B. mariae*. Opvallend in fig. 47c zijn de opgezwollen cingula langs de buccale randen van de gebitselementen, behalve i, en de typerende "uitzakking" van de p4: een uitbreiding van het buccale vlak van deze tand over de zijkant van de horizontale tak van de onderkaak.

De condylus is tamelijk ver naar voren geplaatst, en de opstijgende tak van de onderkaak bezit een grote coronoid spicule in de aanhechtingsplaats van de *Musculus temporalis externus*.

Blarinoides mariae is een typisch Pliocene soort, ze is bekend uit vindplaatsen van MN 14-16 ouderdom, en ken- de een tamelijk groot verspreidingsgebied (zie tabel 6). De geslachten *Mafia* en *Sulimskia* zijn beduidend minder sterk ontwikkeld dan *Blarinoides*.

Mafia verschilt van *Blarinoides* doordat de condylus meer naar achteren is geplaatst; de coronoid spicule is

Adeloblarina REPENNING, 1967 (Laat Mioceen; U.S.A.; 1 soort)

Blarina GRAY, 1838 (Laat Pliocene-Recent; U.S.A.; 5 soorten)

Blarinoides SULIMSKI, 1959 (Vroeg Pliocene - Vroeg Pleistoceen; MN 14-16; Polen, Tjechoslowakije, Hongarije, Oostenrijk, Italië; 1 soort)

Cryptotis POMEL, 1848 (Laat Pliocene-Recent; Noord-, Midden- en noordelijk Zuid-Amerika; 6 soorten)

Mafia REUMER, 1984 (Pliocene; Turkije, Polen, Hongarije; 2 soorten)

Paracryptotis HIBBARD, 1950 (Midden Pliocene; U.S.A.; 1 soort)

Shikamainosorex HASEGAWA, 1957 (Midden Pleistoceen; Japan; 1 soort)

Sulimskia REUMER, 1984 (Pliocene; Rusland, Kazachstan; Mongolië, Polen, Tjechoslowakije, Hongarije, Griekenland; 1 of mogelijk 2 soorten)

incertae sedis: *Tregosorex* HIBBARD & JAMMOT, 1971 (Pliocene; USA; 1 soort)

Tabel 6: Alfabetisch overzicht van de aan het tribus Blarinini toegekende genera. Alleen *Blarina* en *Cryptotis* leven nog recent.

Table 6: Alphabetical list of the genera of the tribe Blarinini; only *Blarina* and *Cryptotis* are extant.

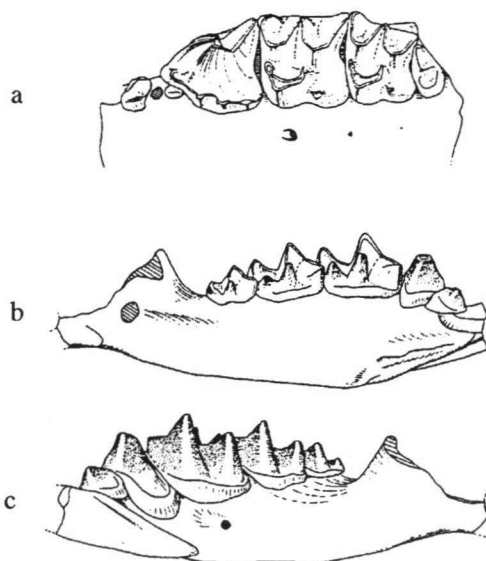


Fig. 47: Gebitten van *Blarinoides mariae* uit Osztramos 7. a: linker bovenkaaksgebit met A3 en A5 - M3, b: linker onderkaaksgebit met i (gebroken) - m3 in linguaal aanzicht, c: idem in buccaal aanzicht. Uit REUMER, 1984.

Fig. 47: Dentitions of *Blarinoides mariae* from Osztramos 7. a: left upper dentition with A3 and A5 - M3, b: left lower dentition with (broken) 1 - m3 in lingual view, c: the same in buccal view. From REUMER, 1984.

klein en de bovenmolaren hebben vrijwel geen hypoconus. Bovendien heeft *Mafia* een normale Soricinae-p4 met een postero-linguaal bekkentje. Het aantal bovenantemolaren is onbekend, maar vermoedelijk vijf.

Sulimskia verschilt van *Blarinoides* eveneens door een meer naar achteren geplaatst kaakgewricht en door het bezit van een normale Soricinae-p4. *Sulimskia* heeft bovendien een goed ontwikkeld cingulum langs de buccale achterrand van de ondersnijtand. De ondersnijtand is tricuspulaat. Er zijn vijf bovenantemolaren in dit genus. Men kan stellen dat *Sulimskia* van de drie Europese Blarinini-genera het minst ontwikkeld is, en *Blarinoides* het meest; *Blarinoides mariae* is bovendien de grootste soort.

Tot *Mafia* worden twee soorten gerekend: *Mafia dehneli* (KOWALSKI, 1956) uit het Vroeg Pleistoceen van Polen, en de iets oudere *Mafia csarnotense* REUMER, 1984 uit het Laat Pliocene van Hongarije. Deze laatste soort is intussen ook bekend uit het Midden Pliocene van de Turkse vindplaats Çalta (REUMER, in press).

Tot *Sulimskia* behoort één soort: *Sulimskia kretzoi* (SULIMSKI, 1962) die bekend is uit Midden- en Laat-Pliocene vindplaatsen in Polen, Tjechoslowakije, Hongarije en Griekenland (Rhodos).

In Nederland zijn nog nooit resten van Blarinini gevonden. Het zou echter niet ondenkbaar zijn dat *Blarinoides mariae*, de meest algemeen voorkomende Blarinini, in Laat-Pliocene of Vroeg-Pleistocene vindplaatsen kan worden aangetroffen.

21. HET TRIBUS NEOMYINI MATSCHIE, 1909

Een morfologisch goed omschreven tribus wordt gevormd door een groep spitsmuizen die veelal - maar niet alle - een aquatische habitat prefereren. Ook de in Nederland voorkomende waterspitsmuis, *Neomys fodiens*, behoort tot dit tribus.

In 1965 beschreef KRETZOI de groep waterspitsmuizen onder de naam Soriculini, genoemd naar het genus *Soriculus* BLYTH, 1885. Twee jaar later vormde REPENNING (1967) zijn tribus Neomyini, waar hij niet alleen de groep van Kretzoi in begreep, maar ook een heleboel andere spitsmuizen, waaronder de Notiosoricini, de Beremendiini en de Anourosoricini. Feitelijk gebruikte Repenning de Neomyini om alle soorten in onder te brengen die niet duidelijk tot óf de Soricini (inclusief de *Blarinella*/*Petenya* genus-groep) óf de Blarinini behoorden.

Omdat we de waterspitsmuizen als apart tribus beschouwen in de zin die Kretzoi hanteerde, leek het een plezierige bijkomstigheid dat de naam Soriculini prioriteit had boven de twee jaar later gegeven naam Neomyini; zie o.a. het gebruik van de term Soriculini in REUMER (1984) en in het eerste deel van deze artikelenreeks. HUTTERER (1993) toonde echter onlangs aan dat al in 1909 door Matschie de naam Neomyini werd geïntroduceerd. Om die reden moeten we die naam voor het tribus gebruiken. De naam Neomyini MATSCHIE, 1909 omvat echter veel minder geslachten dan de Neomyini volgens REPENNING (1967). We spreken daarom van Neomyini *sensu stricto* (= in engere zin) als we het over de waterspitsmuizen hebben. De term Neomyini REPENNING, 1967 is *sensu lato* (= in bredere zin) gebruikt en moeten we maar vergeten. Soriculini KRETZOI, 1965 in een synoniem voor de Neomyini *sensu stricto*. In de literatuur kan dit alles uiteraard tot ernstige verwarring leiden: o.a. CHURCHFIELD (1990) gebruikt nog de Neomyini *sensu* REPENNING.

De Neomyini onderscheiden zich door de volgende combinatie van kenmerken: de bovenkaaksnijtand is fissident in alle gevallen; de ondersnijtand is meestal bicuspulaat, maar nooit tricuspulaat; de entoconid crests in de ondermolaren zijn aanwezig maar soms niet sterk ontwikkeld. Karakteristiek is verder de vorm van het kaakgewricht. De beide facetten zijn ver van elkaar geplaatst en gescheiden door een lang en smal tussengewrichtsvlak. Het vlak bevindt zich aan de buccale (laterale) zijde van het gewricht doordat de mediale (linguale) zijde sterk is ingebocht. Figuur 48 toont een typisch Neomyini-kaakgewricht. Het bovenste facet is meestal langwerpiger van vorm; het onderste facet is sterk in mediane richting verlengd en (net als in de Notiosoricini) doormiddel van een gleufje gescheiden van de opstijgende tak van de kaak. Wat de tandpigmentatie betreft, deze is bij de Neomyini meestal wel aanwezig, maar vaak nogal zwak.

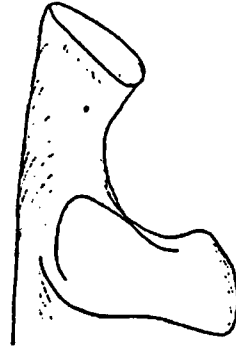


Fig. 48: Achteraanzicht van een linker onderkaaksgewricht van *Asoriculus gibberodon* uit Csarnóta 2. Uit REUMER, 1984.

Fig. 48: Posterior view of the left condyle of *Asoriculus gibberodon* from Csarnóta 2. From REUMER, 1984.

Tabel 7 geeft een overzicht over de tot de Neomyini gerekende geslachten. Een aantal ervan is uitsluitend recent levend in Azië bekend en bevat bovendien maar één soort (monospecifische geslachten). Dikwijls ook is het onderscheid tussen de genera onduidelijk. Een grondige taxonomische revisie van de Neomyini zou wel eens wat "lumping" van geslachten kunnen opleveren. In het kader van dit artikel zal ik dan ook niet langer stilstaan bij de geslachten *Chimarrogale*, *Chodsigoa*, *Nectogale* en *Soriculus*. De andere behoeven wel bespreking.

Asoriculus is een fossiel in Europa zeer algemeen voorkomend geslacht in Pliocene en Vroeg-Pleistocene vindplaatsen; de stratigrafische range is MN 13 t/m MN 17. Meestal is het geslacht in de literatuur te vinden onder de naam *Episoriculus* ELLERMAN & MORRISON-SCOTT, 1951. Dit is de naam van een recent Aziatisch genus (tegenwoordig beschouwd als een ondergeslacht - subgenus - van *Soriculus* BLYTH, 1854). Hierover is een discussie ontstaan, vergelijkbaar met wat ik hierboven over *Blarinella* vermeldde: is het wel handig en juist om fossiele Europese en recente Aziatische soorten in één geslacht onder te brengen? HUTTERER (1994) heeft deze knoop doorgemaakt en voorgesteld de naam *Asoriculus* KRETZOI, 1959 te gebruiken voor de fossiele Europese vormen. Het genus is o.a. bekend uit Griekenland, Rhodos, Hongarije, Italië, Tjechoslowakije, Polen, Duitsland, Frankrijk en Spanje. Er is eigenlijk maar één soort in Europa. Gezien de grote stratigrafische én geografische verspreiding is hier sprake van een nogal variable soort, waaraan dan ook in de loop van ruim een eeuw onderzoek diverse verschillende namen gegeven zijn. Nauwkeuriger onderzoek heeft er telkens toe geleid dat bijna al het Europese materiaal toch onder één noemer werd gebracht, nl. *Asoriculus gibberodon* (PETÉNYI, 1864). Namen als *Episoriculus gibberodon*, *Soriculus kubinyii* KORMOS, 1934; *Episoriculus tornensis* JANOSSY, 1973 en *Episoriculus borsodensis* JANOSSY, 1973 zijn alle synoniem. Ook kan niet worden uitgesloten dat

Episoriculus castellarini (PASA, 1948) tot de synonymie behoort. Eén grote soort is beschreven uit het Vroeg Pleistoceen van Kroatië: *Asoriculus thenii* (MALEZ & RABEDER, 1984); deze soort onderscheidt zich van *A. gibberodon* door de beduidend forsere maten. *Asoriculus* is ook aangetroffen in het Vroeg Pleistoceen van Marokko (RZEBIK-KOWALSKA, 1988), en wel de soort *A. maghrebiensis* (RZEBIK-KOWALSKA, 1988). Dit is voor zover bekend de enige vondst van een niet-Crocidae op het Afrikaanse continent.

De morfologie is nogal variabel, maar het is toch mogelijk een algemene beschrijving te geven. Figuur 49 toont boven- en ondergebit. De bovensnijtand is fissident; er zijn vier bovenantemolaren, waarvan A4 in afmeting kan verschillen van redelijk ontwikkeld tot minuscuul.

In de P4 is een hoge richel (parastylar crest) aanwezig die paraconus en parastylus met elkaar verbindt. In de bovenmolaren M1 en M2 zijn twee verschillende morphotypes aangetroffen: in het ene geval (morphotype A, zie fig. 50) staat de hypoconus los van de richel die het talon omrandt; in morphotype B vormen hypoconus en richel één geheel.

De onderkaakssnijtand is kort en bicuspulaat; de apex is omhooggekruld.

In de ondermolaren is het entoconid hoog en tamelijk ver naar achteren geplaatst en door een lage entoconid crest met het metaconid verbonden. In de m3 is het talonid weinig gereduceerd en altijd van een bekkentje voorzien.

Asoriculus KRETZOI, 1959 (Laat Mioceen - Vroeg Pleistoceen van Europa; 1 tot 3 soorten)

Chimarrogale ANDERSON, 1877 (Recent; Azië; 1 soort)

Macroneomys FEJFAR, 1966 (Plioceen; Tjechoslowakije, Frankrijk; 1 soort)

Nectogale MILNE-EDWARDS, 1870 (Recent; Azië; 1 soort)

Neomys KAUP, 1829 (Vroeg Pleistoceen - Recent in Europa; Recent in Azië; ca. 5 soorten waarvan 4 fossiel bekend)

Neomysorex RZEBIK, 1981 (Vroeg Plioceen; Polen; 1 soort)

Nesiotites BATE, 1944 (Pleistoceen - Holoceen; Corsica, Sardinië, Balearen; minstens 4 soorten)

Soriculus BLYTH, 1854. Hiertoe worden tegenwoordig drie subgenera gerekend, behalve het nominaat-subgenus (*Soriculus* zelf dus) ook twee die tot voor kort als aparte genera te boek stonden:

S. (Soriculus) BLYTH, 1854 (Recent; Azië; 1 of 2 soorten)

S. (Chodsigoa) KASTSCHENKO, 1907 (Pleistoceen - Recent; Azië; 3 recente en 1 fossiele soort)

S. (Episoriculus) ELLERMAN & MORRISON-SCOTT, 1951 (Plioceen tot recent in Azië; enkele fossiele en 2 recente soorten)

Tabel 7: Alfabetisch overzicht over de aan het tribus Neomyini toegekende geslachten.

Table 7: Alphabetical list of the genera of the tribe Neomyini.

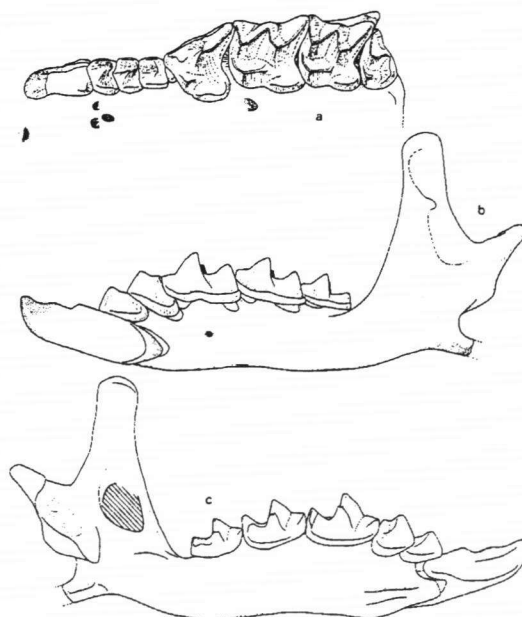


Fig. 49: Gebitten van *Asoriculus gibberodon* uit Osztramos 13. a: compleet linker bovengebitt, b: linker onderkaak met compleet gebitt in buccaal aanzicht, c: idem in linguaal aanzicht. Uit REUMER, 1984.

Fig. 49: Dentitions of *Asoriculus gibberodon* from Osztramos 13. a: complete left upper dentition, b: left mandible with complete dentition in buccal view, c: the same in lingual view. From REUMER, 1984.

De onderkaak (zie figuur 49 b,c) heeft een slanke processus coronoideus en een tamelijk ver uitstekend kaakgewricht.

Een van *Asoriculus* direct afgeleid geslacht is *Nesiotites* BATE, 1945. Dit genus is endemisch op een viertal grote eilanden in de Middellandse Zee: Sardinië, Corsica, Menorca en Mallorca. De vondsten stammen allemaal uit Vroeg-Pleistocene tot Holoceen lokaliteiten. Aangezien *Nesiotites* een directe afstamming is van *Asoriculus* (en in sommige bronnen tot dit genus wordt gerekend) kan het worden opgenomen in een bio-geografische reconstructie van de zuidwaartse migratie van *Asoriculus*. In figuur 51 is dit uitgebeeld. In het Vroeg Plioceen kwam *Asoriculus* voor tot in Polen. In het Vroeg Pleistoceen (vroeg Biharien) zijn vindplaatsen in Hongarije en Tjechoslowakije de meest noordelijke. In het Midden Biharien wordt *Asoriculus* nog in Italië aangetroffen en tenslotte blijft er in het Holoceen alleen een refugium-sitatie over op enige eilanden. De komst van de mens en de door de mens meegebrachte diersoorten doen uiteindelijk ook *Nesiotites* uitsterven.

We zien dat deze ontwikkeling, die ongetwijfeld veroorzaakt moet zijn door toenemende klimaatverslechteringen, sterk overeenkomt met de zuidwaartse trend in de verspreiding van de Oligocene en Mioceen Crocidorricinae (zie hiervoor, en figuur 24).

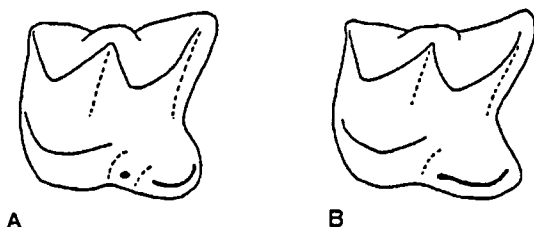


Fig. 50: De beide morphotypes A en B van de bovenkaaksmolaren van *Asoriculus gibberodon*. Uit REUMER, 1984.

Fig. 50: The two morphotypes A and B of the upper molars of *Asoriculus gibberodon*. From REUMER, 1984.

Van *Nesiotites* zijn verschillende soorten beschreven: o.a. *N. similis* (HENSEL, 1855) van Sardinië; *N. corsicanus* BATE, 1945 van Corsica; *N. ponsi* REUMER, 1979 van Mallorca; *N. hidalgo* BATE, 1945 van Mallorca en Menorca.

Het genus *Neomys* is ook uit het Pleistoceen algemeen bekend. Recent leven er nog twee soorten: *Neomys fodiens* (PENNANT, 1771) en *N. anomalus* CABRERA, 1907. Deze soorten verschillen morfologisch nauwelijks van elkaar; *N. anomalus* is iets kleiner dan *N. fodiens*.

Fossiel zijn drie soorten beschreven: *N. browni* HINTON, 1911 uit het Laat Pleistoceen van Engeland. *N. newtoni* HINTON, 1911 uit het Engelse Vroeg Pleistoceen, en *N. intermedius* BRUNNER, 1952 uit het Midden Pleistoceen van Duitsland.

Een grondig onderzoek naar deze soorten heeft nooit plaatsgevonden. Ik vermoed dat dit zou leiden tot de eliminatie van minstens één of twee van de fossiele soorten. Er is namelijk zeer weinig verschil te ontdekken, en in dat geval moet een (soms te weinig gehanteerde) vuistregel gelden: *exemplaren die niet van elkaar verschillen behoren tot dezelfde soort*. Hier ligt dus enig onderzoeksterrein braak.

Ook in Nederland zijn fossiele *Neomys* resten gevonden (zie o.a. figuur 52).

Morfologisch verschilt *Neomys* niet zo veel van *Asoriculus*; over het algemeen zijn de horizontale tak van de onderkaak, het rostrum van de schedel en ook de onderkaakssnijntand langer doordat *Neomys* een spitsere snuit heeft.

Neomysorex RZEBIK-KOWALSKA, 1981 is een zeldzaam genus waarin de soort "*Sorex*" *alpinoides* Kowalski, 1956 is ondergebracht. De naam van het genus impliceert dat er kenmerken van zowel *Neomys* als van *Sorex* in te vinden zijn. Het is mede daarom een wat problematisch

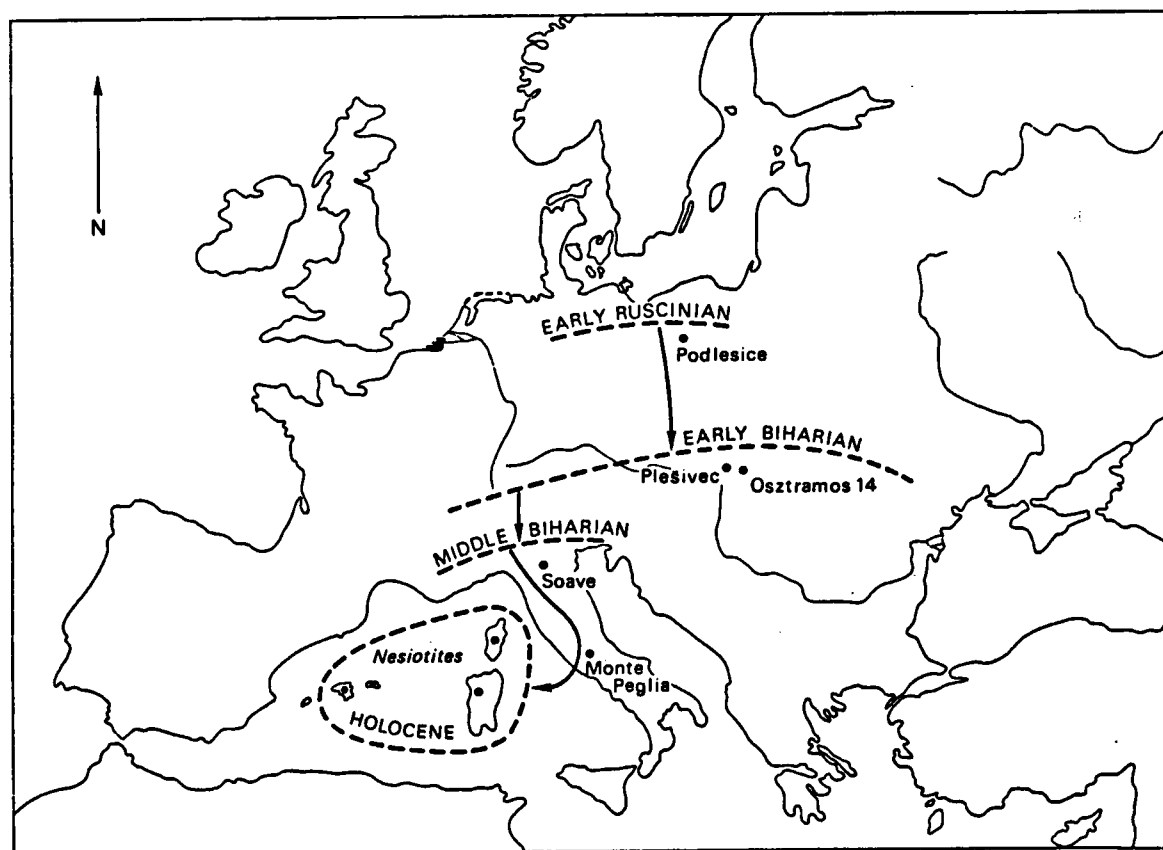


Fig. 51: Kaartje van Europa met de in de tekst beschreven zuidwaartse migratie van *Asoriculus* / *Nesiotites*. Uit REUMER, 1984.

Fig. 51: Map of Europe showing the southward migration of *Asoriculus* / *Nesiotites* as discussed in the text. From REUMER, 1984.

geslacht: veel kenmerken wijzen eerder op *Sorex* (tribus Soricini) dan op *Neomys* (tribus Neomyini). Zo zijn er bv. 5 bovenkaaks-antemolaren, wat we in de Neomyini niet aantreffen (3 of meestal 4). Het kaakgewricht doet echter wel aan *Neomys* denken. De soort is alleen uit de Poolse Pliocene vindplaats Podlesice bekend.

Macroneomys FEJFAR, 1966 (figuur 53) verdient nog enige woorden. Dit is een aberrant genus, beschreven uit het Vroeg Pleistoceen van Bohemen (Zlaty Kun), Hongarije (Kövesvarad) en ook in het Midden Pleistoceen van Frankrijk aangetroffen (Les Abimes de la Fage; JAMMOT, 1975). Het is een typische Neomyini, met een karakteristiek kaakgewricht met een smal tussengewrichtsveld en een naar mediaan uitgerekt onderste facet. De ondersnijtand is monocuspulaat en flink ontwikkeld, de beide antemolaren (a1 en a2) zijn relatief zeer groot. Vermoedelijk is ook deze soort (er is maar één soort beschreven, nl. *Macroneomys brachygnathus* FEJFAR, 1966) een slakkeneter c.q. slakkenkraker geweest. De enorme ontwikkeling van de processus coronoideus wijst ook in die richting: de aanhechtingsplaats voor de *Musculus temporalis externus* is heel groot, zodat deze spier grote krachten kon uitoefenen bij het bijten. De spieraanhechting werd nog bevorderd door de grote coronoid spicule.

22. HET TRIBUS NOTIOSORICINI REUMER, 1984

De herziening (REUMER, 1984) van de tribus-indeling van de Soricinae leidde tot de noodzaak om een groep Amerikaanse spitsmuizen onder te brengen in een apart tribus. Door Repenning was deze groep ondergebracht in zijn grote tribus Neomyini. Het gaat om een groep met o.a. de nog levende genera *Notiosorex* BAIRD, 1877 (één soort: *N. crawfordi* [COUES, 1877]), *Megasorex* HIBBARD, 1950 (met eveneens één soort: *M. gigas* [MERRIAM, 1897], waarvan de naam aangeeft dat het een fors beestje is) en de fossiele genera *Hesperosorex* HIBBARD, 1957 en *Beckiasorex* DALQUEST, 1972, beide van Pliocene ouderdom.

Het verspreidingsgebied van de tot dit tribus behorende soorten is beperkt tot de zuidelijke U.S.A. en Mexico (zie kaartje van figuur 20).

Notiosoricini bezitten de volgende kenmerken. De bovensnijtand is niet fissident; de ondersnijtand is acuspulaat of zwak monocuspulaat. In de ondermolaren is een lage entoconid crest aanwezig; de m3 heeft een talonid dat maar zwak gereduceerd is en waarin nog een bekentje aanwezig is dat wordt omsloten door een hoefijzervormige richel, daarop zijn echter hypo- en entoconid niet meer afzonderlijk herkenbaar.

Het kaakgewricht heeft grote gewrichtsfacetten, die gescheiden zijn door een kort tussengewrichtsveld (zie figuur 54). Het bovenste facet is ovaal tot driehoekig van vorm. Het onderste facet, dat langwerpig is, is dermate

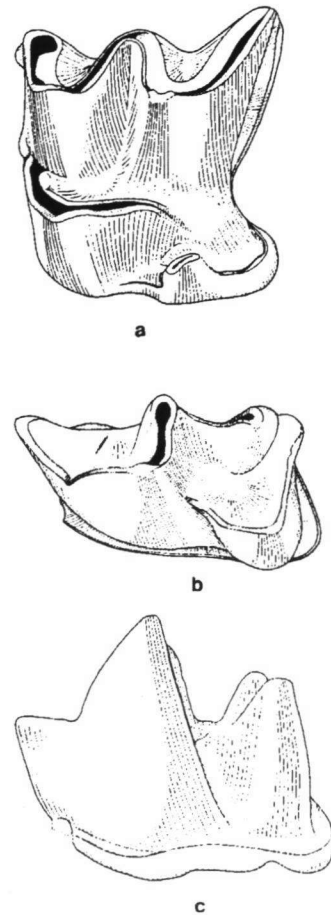


Fig. 52: *Neomys* sp. uit Rhenen. a: linker M1, b en c: linker m1. Uit VAN KOLFSCHOTEN 1981.

Fig. 52: *Neomys* sp. from Rhenen, The Netherlands. a: left M1, b and c: left m1. From VAN KOLFSCHOTEN, 1981.

sterk naar de mediane zijde verplaatst, dat het a.h.w. "los" is gekomen van het kaaklichaam; de opstijgende tak van de kaak en het onderste facet worden daardoor van elkaar gescheiden door een gleufje (zie de pijltjes in figuur 54).

Omdat het hier uitsluitend om Amerikaanse vormen gaat, zal ik er nu niet dieper op ingaan. Het is nog wel interessant hier te melden dat *Notiosorex* (van de zeldzame *Megasorex* is haast niets bekend) zich heeft aangepast aan leven in een droge, bijna woestijnachtige omgeving. Wat dat betreft lijkt hij meer op een *Crociturinae* dan op een *Soricinae*. De Amerikaanse naam voor *Notiosorex* is "desert shrew".

23. HET TRIBUS SORICINI FISCHER VON WALDHEIM, 1817

Het feit dat ik het tribus Soricini hier pas als laatste behandel, is een gevolg van de behandeling van de verschillende tribus in alfabetische volgorde, waarin de Soricini nu eenmaal als laatste aan de beurt zijn. Tegelijkertijd komt dat goed uit, want de Soricini vor-

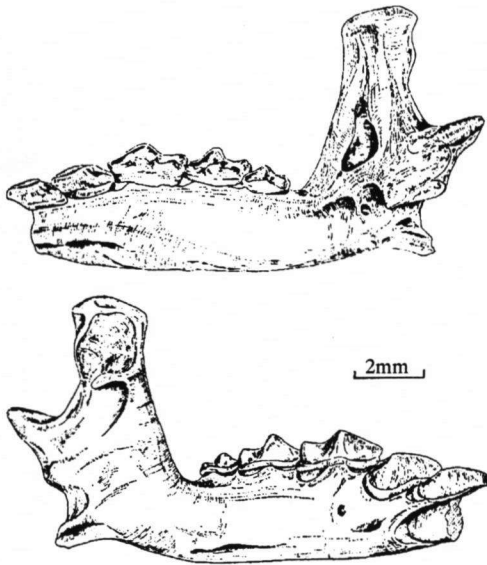


Fig. 53: Rechter onderkaak van *Macroneomys brachygnathus* uit La Fage, Frankrijk. Uit JAMMOT, 1975.

Fig. 53: Right mandible of *Macroneomys brachygnathus* from La Fage, France. From JAMMOT, 1975.

men in zeker opzicht het restant. Dit tribus bevat die soorten die niet tot één van de andere tribus behoren op grond van het gezamenlijk bezit van afgeleide (apomorfe) kenmerken. Er is dus morfologisch gesproken niet noodzakelijkerwijs sprake van een homogene en duidelijk afgebakende groep.

Het is dus ook moeilijk om een typische Soricini te definiëren al zullen we dat zeker proberen.

Soricini kunnen in het negatieve worden gedefinieerd als zijnde Soricinae die niet beschikken over de vreemde gebitsmorfologie en kaakvorm van de Anourosoricini, ook niet over de karakteristieke condylus van de Notiosoricini, noch over de kaakvorm van Beremendiini en Blarinini, noch over het entoconid crest-loze gebit van de Blarinini, noch over de combinatie van kenmerken die de Neomyini onderscheiden. Maar daarmee zijn we er niet.

Soricini kenmerken zich door de volgende combinatie van eigenschappen: In het kaakgewricht is de scheiding tussen de facetten gering tot matig, er is een relatief breed tussengewrichtsvlak. De *fossa temporalis internus* is over het algemeen groot en open en driehoekig van vorm; de ondermolaren bezitten een entoconid crest; de bovensnijtand kan zwak fissident zijn maar is dit meestal niet. De gebitselementen zijn, hoewel soms zwak, gepigmenteerd.

Dit zijn allemaal geen opvallende kenmerken, en in zekere zin kunnen de Soricini dan ook worden beschouwd als het minst geëvolueerde tribus binnen de subfamilie der Soricinae.

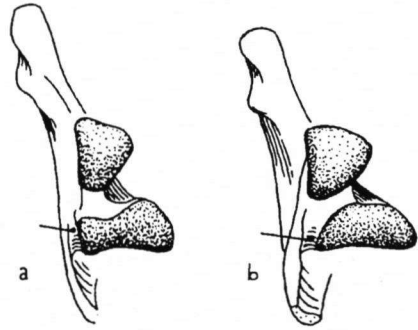


Fig. 54: Achteraanzicht van de onderkaaksgewrichten van a: *Notiosorex crawfordi* uit Texas en b: *Megasorex gigas* uit Mexico. Uit REPENNING, 1967. De pijltjes wijzen naar de groeve tussen onderste gewrichtsvlak en onderkaaksrand.

Fig. 54: Posterior views of the condyles of a: *Notiosorex crawfordi* from Texas and b: *Megasorex gigas* from Mexico. From REPENNING, 1967. The arrows indicate the groove between the lower condylar facet and the margin of the jaw.

In tabel 8 is een overzicht gegeven van de aan de Soricini toegeschreven genera. Het tribus is in zowel Amerika als Eurazië vertegenwoordigd, zowel fossiel als recent, alhoewel recent alleen nog het geslacht *Sorex* bestaat.

Van de Soricini is *Antesorex*, met één soort, *A. compressus* (WILSON, 1960) de oudste vertegenwoordiger. De soort werd oorspronkelijk beschreven als *Sorex compressus*, maar REPENNING (1967) richtte het genus *Antesorex* op om deze soort in onder te brengen.

Het genus (en daarmee de enige soort) wordt door Repenning verwant geacht aan *Crocidosorex*, die tot de Crocidosoricinae behoort. *Antesorex* heeft in ieder geval één kenmerk dat aan de Crocidosoricinae herinnert: de p4 heeft twee wortels. Bovendien zijn de gewrichtsfacetten van het kaakgewricht niet echt duidelijk van elkaar gescheiden door een tussengewrichtsvlak. De vorm van de kroon van de p4 duidt er echter zonder meer op dat sprake is van een Soricinae. *Antesorex* stamt uit het late Vroeg Mioceen.

Als *Antesorex* inderdaad tot de Soricini behoort, dan is er een "gat" in de fossiele overlevering van zo'n kleine 15 miljoen jaar: *Antesorex* is ca. 20 Ma oud, en de "volgende" Soricini zijn in Amerika en in Europa gevonden rond de Mioceen-Plioceen grens; dat is ca. 5 Ma geleden.

Vanaf het Laat Mioceen zijn in Europa *Deinsdorfia* en *Sorex* te vinden. *Deinsdorfia* werd oorspronkelijk beschreven aan de hand van één tandeloze onderkaak van bijzondere vorm, maar intussen is door meer gedetailleerd onderzoek (REUMER, 1984; RZEBIK, 1990) veel meer bekend. Er hebben van dit genus zes soorten bestaan: *D. hibbardi* (SULIMSKI, 1962), waarvan *D. franconica* HELLER, 1963 een synoniem is; *D. janossyi* REUMER, 1984; *D. kordosi* REUMER, 1984, *D. insperata* RZEBIK-KOWALSKA, 1990, *D. reumeri* RZEBIK-KOWALSKA, 1990 en *D. kerkhoffi* REUMER, 1995.

Het genus, dat van Laat Mioceen tot Vroeg Pleistoceen voorkwam in Europa (o.a. Griekenland, Duitsland, Polen en Hongarije), bezit een aantal karakteristieke kenmerken.

De P4 (figuur 55) lijkt in de lengterichting uitgerekt doordat de parastylus ver naar voren is geplaatst; de parastylar crest (de richel tussen paraconus en parastylus) is hoog. Ook de p4 is relatief groot. Tegenover deze vergroting van p4/P4 staat een reductie van m3 en M3 en zelfs van m2/M2. De reductie uit zich in kleine taloniden beneden, een geringe breedte van de achterkant van M2 en een zeer kleine hypoconus in de bovenmolaren, inclusief M1.

Verder is de bovensnijtand niet fissident en de ondersnijtand tricuspulaat met parelachtig "opgeblazen" of "opgezwollen" knobbels.

De onderkaak (figuur 56) is opvallend door de zeer lage en korte en naar achteren neigende processus coronoides. Dit kenmerk is dusdanig opvallend apart dat het Heller in 1963 er toe noodde om het genus *Deinsdorfia* op te richten. Het genus is genoemd naar de Duitse vindplaats Deinsdorf, waar het materiaal van Heller vandaan kwam. Voor het onderscheid tussen de zes beschreven soorten wil ik hier verwijzen naar REUMER (1984), RZEBIK-KOWALSKA (1990) en DOUKAS *et al.* (1995). *Deinsdorfia kerkhoffi* (figuur 57) is evolutionair de minst ontwikkelde soort; hij is genoemd naar Niek Kerkhoff, de vroegere secretaris/penningmeester van de WPZ.

Het genus *Zelceina* is betrekkelijk zeldzaam, en slechts bekend uit Mongolië en uit één vindplaats in Polen (de typelokaliteit Weze 1), één in Tjechoslowakije en één in Hongarije. De soort *Z. soriculoides* (SULIMSKI, 1959) is van Laat-Pliocene ouderdom. Oorspronkelijk door Sulimski beschreven als een *Neomys*-soort is het een echte Soricini: de bovensnijtand is niet fissident, wat de Neo-

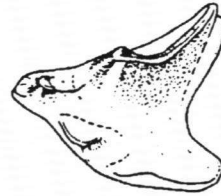


Fig. 55: Linker P4 van *Deinsdorfia hibbardii* uit Osztramos 7. Uit REUMER, 1984.

Fig. 55: Left P4 of *Deinsdorfia hibbardii* from Osztramos 7. From REUMER, 1984.

myini uitsluit, en de aanwezigheid van entoconid crests sluit de Blarinini uit. De ondersnijtand is bicuspulaat, de a1 is klein en bijna onder de p4 verstopt. De benedenmolaren zijn weinig specifiek, dus ongeveer *Sorex*-achtig; de laatste, de m3, heeft een tot een kommavormig knobbelje gereduceerd talonid. Ook de onderkaak is weinig karakteristiek; het onderste kaakfacet is tamelijk ver naar mediaan uitgebouwd, waardoor gelijkenis met de Neomyini optreedt.

Verder is er een soort uit het Laat Mioceen van Mongolië: *Z. kormosi* (SCHLOSSER, 1924). Deze was oorspronkelijk beschreven als *Crociodura kormosi* (een *Crociodurinae* dus), en daarna overgebracht naar het genus *Blarinella* (Blarinellini); STORCH (1995) voegde de soort bij het genus *Zelceina*.

Daarentegen is het genus *Sorex* geenszins zeldzaam. Het is, samen met *Crociodura*, het meest succesvolle geslacht uit de hele Soricidae. Wat fossielen betreft is het oppassen geblazen. Gedurende een lange tijd was het geslacht *Sorex* zo ongeveer het taxonomische vuilnisvat waar alle spitsmuissoorten in werden gesmeten. Veel Oligocene en Mioceen *Crocidosoricinae* werden eerst als "*Sorex*"-soorten beschreven; b.v. "*Sorex pusilliformis* (nu *Miosorex*)" en "*Sorex dehmi* (nu *Lartetium dehmi*)"; *Mafia dehneli* (Blarinini) werd als *Sorex dehneli* beschreven. Zo kan ik nog even doorgaan. Veel fossiele *Sorex*-soorten zijn dus helemaal geen *Sorex* en dat noodzaakt tot enige voorzichtigheid bij het bestuderen van de herkomst en paleobiogeografie van dit geslacht.

Het lijkt daarom raadzaam eerst te proberen een definitie te geven van het geslacht, gebaseerd op de definitie van REPENNING (1967) met aanvullingen van REUMER (1984).

Er zijn altijd vijf antemolaren tussen I en P4, en 2 in de onderkaak. De bovensnijtand is vaak zwak fissident. P4, M1 en ook M2 hebben een sterke posterieure inbocht; in P4 staat de protoconus ten opzichte van de hypoconus tamelijk buccaal. De benedensnijtand heeft nauwelijks een opwaartse krulling bij de apex, en is - op enkele Amerikaanse soorten na - sterk tricuspulaat. De m1 en m2 bezitten een entoconid crest en de m3 heeft een talonid dat weinig is gereduceerd en dus altijd een

Antesorex REPENNING, 1967 (late Vroeg Mioceen; U.S.A.; 1 soort)

Deinsdorfia HELLER, 1963 (Laat Mioceen - Vroeg Pleistoceen; Griekenland en Centraal Europa; zes soorten)

Dimylosorex RABEDER, 1972 (Vroeg Pleistoceen; Centraal Europa; 1 soort)

Sorex LINNAEUS, 1758 (Laat Mioceen - Recent; Eurazië, Amerika; vele tientallen soorten); subgenera o.a.

S. (Drepanosorex) KRETZOL, 1941 (Vroeg en Midden Pleistoceen; Europa; 4 soorten)

S. (Microsorex) BAIRD, 1877 (Midden Pleistoceen - Recent; U.S.A.; 2 fossiele en 1 recente soort)

Zelceina SULIMSKI, 1962 (Laat Pliocene; Centraal Europa; 1 soort)

Tabel 8: Alfabetisch overzicht van de aan het tribus Soricini toegeschreven geslachten.

Table 8: Alphabetical list of the genera of the tribe Soricini.

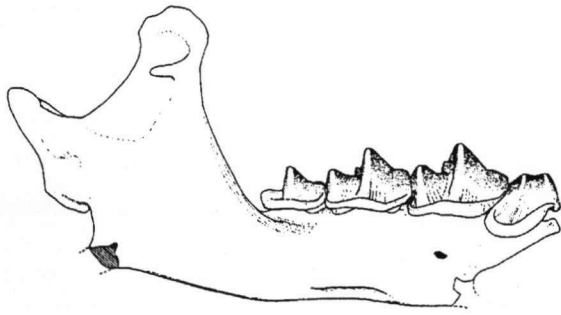


Fig. 56: Rechter onderkaak met p4 - m3 van *Deinsdorfia hibbardii* uit Osztramos 7, buccaal aanzicht. Uit REUMER, 1984.

Fig. 56: Right mandible with p4 - m3 of *Deinsdorfia hibbardii* from Osztramos 7, buccal view. From REUMER, 1984.

bekkentje bevat. De facetten van het kaakgewricht zijn zwak tot redelijk van elkaar gescheiden; het tussengewrichtsvlak is relatief breed en weinig ingebocht aan de mediale kant. Het onderste gewrichtsfacet is, i.t.t. de situatie bij b.v. de Neomyini, niet sterk mediaal uitgebouwd, en bevindt zich ver achter de opstijgende tak en zelfs enigszins buccaal ervan. Het foramen mentale bevindt zich onder het protoconid van m1 of iets anterior daaraan. De processus angularis is lang en slank en de horizontale tak van de onderkaak heeft een ietwat naar boven gebogen (concave) onderrand. In figuur 58 zijn deze kenmerken alle goed te zien.

Tegenwoordig komt *Sorex* voor in geheel Eurazië, tot in hoge breedtegraden, en in geheel Noord-Amerika. Het genus ontbreekt volledig in Afrika, waar de Crocidurinae het alleenrecht hebben.

Volgens CHURCHFIELD (1990) zijn er momenteel 64 levende soorten, HUTTERER (1993) kwam tot een aantal van 70 recent levende soorten. Het aantal tot nu toe beschreven fossiele *Sorex*-soorten is ruimschoots meer dan tien. Een probleem hierbij is, dat er veel soorten *Sorex* ("echte" *Sorex*) zijn beschreven, maar dat nooit een alomvattende revisie van al die soorten is gemaakt.

Ik zal enkele namen noemen, zonder verder op de vaak subtiele soortverschillen in te gaan: *S. araneoides* HELLER, 1930; *S. bor* REUMER, 1984; *S. fallax* HELLER, 1936; *S. kennardi* HINTON, 1911; *S. perminutus* KRETZOI, 1959; *S. praealpinus* HELLER, 1930; *S. runtonensis* HINTON, 1911; *S. subaraneus* HELLER, 1959; *S. subminutus* SULIMSKI, 1962; alle uit Europa. Uit Amerika zijn evenveel namen te noemen (zie REPENNING, 1967).

Recent in Europa vinden we *S. alpinus* SCHINZ, 1837; *S. araneus* L., 1758; *S. caecutiens* LAXMANN, 1788; *S. coronatus* MILLET, 1828; *S. granarius* MILLER, 1910; *S. isodon* TUROV, 1924; *S. minutissimus* ZIMMERMANN, 1780; *S. minutus* L., 1766; *S. samniticus* ALTABELLO, 1926. Van deze soorten is de fossiele herkomst vaak onduidelijk en het kan niet worden uitgesloten dat enkele van

de hierboven genoemde fossiele vormen synoniem zijn aan recente soorten. In afwachting van een grondige revisie van het genus *Sorex*, zowel in Europa, in Azië, als in Amerika, wil ik daarom niet al te veel woorden wijden aan de paleobiogeografie van het genus. In paragraaf 8 (De evolutie gaat door) is nog wel de voortgaande evolutie binnen het genus ter sprake gekomen.

Eén van de oudst bekende soorten is *Sorex bor* Reumer, 1984. Deze soort is beschreven uit Pliocene vindplaatsen, met Osztramos 9 als oudste (MN 14). Voorlopig is de soort alleen uit Hongarije bekend. Ook de onbeschreven soort *Sorex* sp. (REUMER, 1984) is van Vroeg-Pliocene ouderdom. Zelfs nog iets ouder is de eveneens onbeschreven *Sorex* sp. indet. uit de Noord-Griekse vindplaats Maramena: grens Mioceen-Pliocene (MN 13).

Van *Sorex minutus* L., 1766 (de dwergspitsmuis) is thans duidelijk dat deze soort al in het Laat Pliocene voorkwam in Europa en vrijwel onveranderd tot op heden is blijven voortbestaan, een tijdsspanne van grofweg 2,5 à 3 miljoen jaar. Referenties in de paleontologische literatuur naar vondsten van *S. praeminutus* en *S. subminutus* blijken meestal op *S. minutus* te slaan (REUMER, 1984). Figuur 59 laat een linker onderkaak zien uit Villány 3, uit het Vroeg Pleistoceen van Hongarije. Een typerend *minutus* - kenmerk is met een pijltje aangeduid: de coronoid spicule is veranderd in een lange richel die evenwijdig aan de achterrand van de processus coronoideus loopt.

Voor het overige omtrent *S. minutus* mag ik verwijzen naar mijn artikel in *Cranium* 5(1) over Tegelen (REUMER, 1988).

Van de thans zeer algemeen voorkomende soort *Sorex araneus* L., 1758 (de bosspitsmuis) is niet precies bekend wanneer deze voor het eerst in Europa voorkwam. Het kan niet worden uitgesloten dat één of meerdere

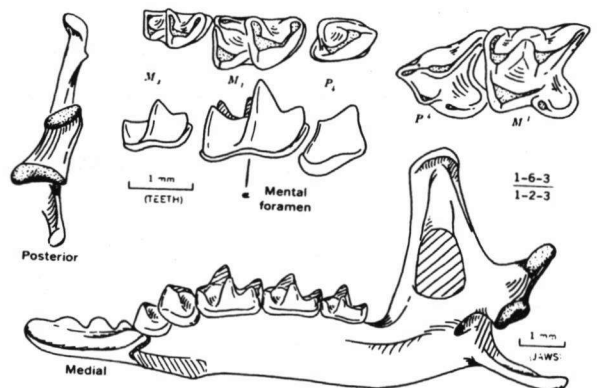


Fig. 58: *Sorex araneus*, een recent exemplaar uit België. Linker onderkaak met gebitselementen en rechter P4-M1. Uit REPENNING, 1967.

Fig. 58: *Sorex araneus*, a recent specimen from Belgium. A left mandible with dental elements and right P4-M1. From REPENNING, 1967.

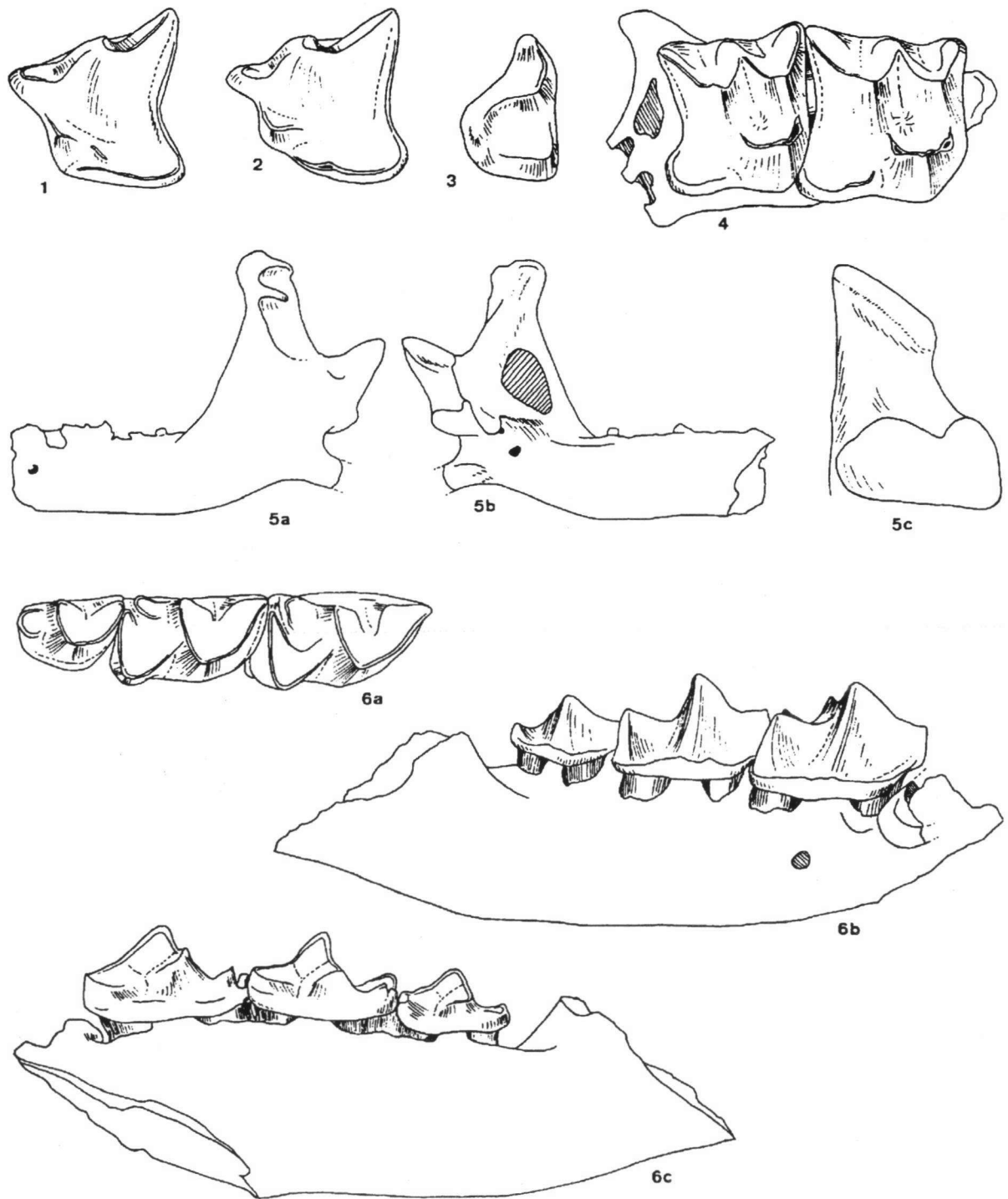


Fig. 57: *Deinsdorfia kerkhoffi* uit Maramena, Griekenland. 1: linker P4, 2: idem, 3: rechter M3, 4: rechter M1-M2, 5: tandeloze linker onderkaak in a: buccaal aanzicht, b: linguaal aanzicht en c: achteraanzicht van het kaakgewricht, 6: het holotype, een rechter onderkaak met m1-m3 in a: occlusaal aanzicht, b: buccaal aanzicht en c: linguaal aanzicht. Uit: DOUKAS et al, 1995.

Fig. 57: *Deinsdorfia kerkhoffi* from Maramena, Greece. 1: left P4, 2: the same, 3: right M3, 4: right M1-M2, 5: edentulous left mandible in a: buccal view, b: lingual view, and c: posterior view of the condyle, 6: the holotype, a right mandible bearing m1-m3 in a: occlusal view, b: buccal view, and c: lingual view. From DOUKAS et al., 1995.

van de hierboven genoemde fossiele soorten op *S. araneus* betrekking hebben. Bovendien is de zaak extra gecompliceerd, omdat *S. coronatus* wél een andere soort is, maar morfologisch niet of nauwelijks van *S. araneus* te onderscheiden; in fossiele gevallen zou *S. coronatus* altijd als *S. araneus* worden gedetermineerd (zie ook paragraaf 8).

Binnen het genus *Sorex* wordt een Vroeg- en Midden-Pleistoceen subgenus onderscheiden dat thans is uitgestorven, en dat hier nog bespreking behoeft: *S. (Drepanosorex)* KRETZOI, 1941.

In 1985 heb ik een korte monografie aan dit subgenus gewijd. Oorspronkelijk was *Drepanosorex* als een genus beschreven door KRETZOI (1941); in latere overzichten (o.a. REPENNING, 1967 en REUMER, 1984) was deze opvatting gehandhaafd. Toch bleken er onvoldoende argumenten om *Drepanosorex* als apart genus te handhaven: alle criteria die waren gehanteerd om het genus te definiëren vielen binnen de genus-definitie van *Sorex*. We beschouwen *Drepanosorex* daarom als een subgenus van *Sorex*. *Drepanosorex* is wel degelijk een aparte soortengroep, die in het Vroeg Pleistoceen ontstond en zich apart ontwikkelde. In het Midden Pleistoceen stierf *Drepanosorex* uit.

Drepanosorex kenmerkt zich door het bezit van fissidente bovensnijtanden; door de (in de evolutie toenemende trend tot) vorming van bolle, opgeblazen, zogenaamde exoedaenodonte tanden, vooral de antemolaren; en door de verhoudingsgewijs grote condylus. Het subgenus vertoont bovendien de trend tot groter worden.

In figuur 60 is de vorming van exoedaenodonte, bolle gebitselementen goed waar te nemen. Deze bolle tanden werden beschouwd als een aanpassing aan het eten van mollusken; met de bolle tanden worden de slakkenhuisjes gekraakt.

Er zijn vier soorten:

S. (D.) praeearaneus KORMOS, 1934; van deze soort zijn ook in Nederland resten gevonden, o.a. in Tegelen en Zuurland (zie hiervoor mijn artikel over Tegelen in Cranium 5[1], REUMER, 1988). Daar staat ook een uit-

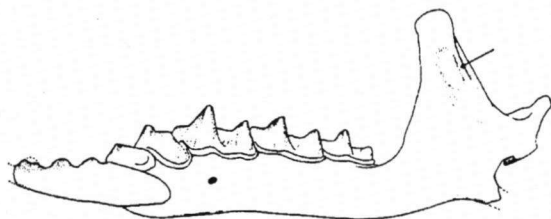


Fig. 59: Linker onderkaak van *Sorex minutus* uit Villány 3 in buccaal aanzicht. Uit REUMER, 1984. Het pijltje wijst naar de soortspecifieke richel.

Fig. 59: Left mandible of *Sorex minutus* from Villány 3 in buccal view. From REUMER, 1984. The arrow indicates the characteristic coronoid ridge.

voerige beschrijving van het materiaal. Deze soort stamt uit het late Villányien en het Biharien (Vroeg Pleistoceen) van o.a. Hongarije, Duitsland, Nederland en Italië en had dus een grote geografische verspreiding.

S. (D.) margaritodon KORMOS, 1930 is bekend uit het Biharien (Vroeg Pleistoceen) van Hongarije en Roemenië.

S. (D.) savini HINTON, 1911 is beschreven uit Engeland. Deze soort stamt uit het Cromerien (Midden Pleistoceen) van o.a. Engeland, Duitsland, Tjechoslowakije en Hongarije en had dus ook een grote verspreiding. Vondsten in Nederland zijn niet bekend, maar kunnen zeker worden verwacht. *S. (D.) tasnadii* KRETZOI, 1941 is een synoniem.

S. (D.) austriacus is de jongste soort en ook de grootste. De evolutionaire trends hebben in deze soort hun hoogtepunt bereikt. De soort is bekend uit het late Cromerien van Oostenrijk en Duitsland.

Men zou kunnen zeggen dat de evolutionaire trends van *S. (Drepanosorex)* culmineren in het genus *Dimylosorex* RABEDER, 1972. Er is maar één soort: *Dimylosorex tholodus* RABEDER, 1972; een soort die een zeer aberrante gebitsmorfologie vertoont. De antemolaren zijn sterk exoedaenodont opgeblazen; de m3 en M3 zijn door grote reductie geheel verdwenen. Dat fenomeen paralleliseert wat we zagen bij de Anourosoricini (zie hiervoor). Ook daar ging een extreme ontwikkeling van de antemolaren gepaard met reductie en verdwijning van m3/M3. *D. tholodus* is bekend uit het Biharien van Oostenrijk (RABEDER, 1972).

24. SLOTOPMERKINGEN

Met de nu afgesloten serie van drie artikelen heb ik getracht een beeld te schetsen van de spitsmuizen. Door verscheidene omstandigheden (uiteenlopend van plaatsgebrek in Cranium tot tijdgebrek van de schrijver) is er een periode van drie jaar in de totale publicatie gaan zitten. In die periode is echter de gedachtenontwikkeling over spitsmuis-taxonomie niet blijven stilstaan. De laatste jaren komen spitsmuizen steeds meer in de belangstelling. Dat begon in 1990, toen het Carnegie Museum of Natural History in Pittsburgh (USA) een symposium wijdde aan spitsmuizen. De daaruit voortgekomen publicatie (*Advances in the Biology of Shrews*, MERRITT *et al.*, eds.) geeft veel informatie over (voornamelijk) de ecologie, maar ook over fysiologie, anatomie, gedrag en paleontologie. Vervolgens verscheen het standaardwerk *Mammal Species of the World* (WILSON en REEDER, eds.) in 1993, waarin de Duitse zoogdierkundige dr Rainer Hutterer het hoofdstuk over de Insectivora verzorgde. Deze publicatie vormde een "state of the art" voor de spitsmuis-taxonomie. Op dit moment wordt de laatste hand gelegd aan een nieuw boek over spitsmuizen, dat in Polen wordt

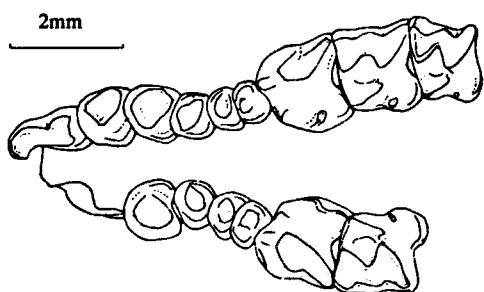


Fig. 60: Holotype, een schedel met tamelijk compleet gebit, van *Sorex (Drepanosorex) margaritodon* uit Betfia, Roemenië. Uit REUMER, 1985.

Fig. 60: The holotype, a skull with nearly complete dentition, of *Sorex (Drepanosorex) margaritodon* from Betfia, Rumania. From REUMER, 1985.

uitgegeven onder redactie van dr Mieczyslaw Wolsan & dr Jan Wójcik; hierin komen o.a. hoofdstukken over de fossiele spitsmuizen van Europa (door dr Barbara Rzebik-Kowalska), van Azië (door dr Gerhard Storch), van Amerika en van Afrika, alsmede een vernieuwde classificatie van de spitsmuizen (door schrijver dezes). Omdat dus de ontwikkelingen zijn voortgegaan en niet altijd meer geheel in overeenstemming zijn met de in de eerdere delen van deze serie vermelde systematiek, heb ik in tabel 9 een samenvatting gegeven tot op genus-niveau van de systematiek van de Soricidae, zoals deze in het nog te verschijnen Poolse boek zal worden gepubliceerd.

family Soricidae GRAY, 1821
 subfamily Allosoricinae FEJFAR, 1966 (F)
 genus *Allosorex* FEJFAR, 1966 (F)
 genus *Paenlimnoecus* BAUDELOT, 1972 (F)
 subfamily Crocidosoricinae REUMER, 1987 (F)
 genus *Carposorex* CROCHET, 1975 (F)
 genus *Clapasorex* CROCHET, 1975 (F)
 genus *Crocidosorex* LAVOCAT, 1951 (F)
 genus *Florinia* ZIEGLER, 1989 (F)
 genus *Lartetium* ZIEGLER, 1989 (F)
 '*Limnoecus*' *truyolsi* GIBERT, 1975 (F)
 genus *Miosorex* KRETZOI, 1959 (F)
 '*Oligosorex*' *bruijni* GIBERT, 1975 (F)
 '*Sorex*' *collongensis* MEIN, 1958 (F)
 '*Sorex*' *gracilidens* VIRET & ZAPFE, 1951 (F)
 genus *Soricella* DOBEN-FLOREN, 1964 (F)
 genus *Srinitium* HUGUENEY, 1976 (F)
 genus *Ulmensia* ZIEGLER, 1989 (F)
 subfamily Crocidurinae MILNE-EDWARDS, 1872
 genus *Congosorex* HEIM DE BALSAC & LAMOTTE, 1956
 genus *Crocidura* WAGLER, 1832
 genus *Diplomesodon* BRANDT, 1852
 genus *Feroculus* KELAART, 1852
 genus *Myosorex* GRAY, 1838

genus *Paracrocidura* HEIM DE BALSAC, 1956
 genus *Ruwenzorisorex* HUTTERER, 1986
 genus *Scutisorex* THOMAS, 1913
 genus *Solisorex* THOMAS, 1924
 genus *Suncus* EHRENBERG, 1832
 genus *Surdisorex* THOMAS, 1906
 genus *Sylvisorex* THOMAS, 1904
 subfamily Limnoecinae REPENNING, 1967 (F).
 genus *Angustidens* REPENNING, 1967 (F)
 genus *Limnoecus* STIRTON, 1930 (F)
 subfamily Soricinae FISCHER von WALDHEIM, 1817
 tribus Anourosoricini ANDERSON, 1879
 genus *Amblycopus* KORMOS, 1926 (F)
 genus *Anourosorex* MILNE-EDWARDS, 1872
 genus *Anourosoricodon* TOPACHEVSKI, 1966 (F)
 genus *Crusafontina* GIBERT, 1974 (F)
 genus *Paranourosorex* RZEBIK-KOWALSKA, 1975 (F)
 tribus Beremendiini REUMER, 1984 (F)
 genus *Beremendia* KORMOS, 1934 (F)
 genus *Peisorex* KOWALSKI & LI, 1963 (F)
Blarinella/*Petenya* genus-groep
 genus *Alloblarinella* STORCH, 1995 (F)
 genus *Alluvisorex* HUTCHISON, 1966 (F)
 genus *Anchiblarinella* HIBBARD & JAMMOT, 1971 (F)
 genus *Blarinella* THOMAS, 1911
 genus *Cokia* STORCH, 1995 (F)
 genus *Hemisorex* BAUDELOT, 1967 (F)
 genus *Paenepetenya* STORCH, 1995 (F)
 genus *Parydosorex* WILSON, 1968 (F)
 genus *Petenya* KORMOS, 1934 (F)
 tribus Blarinini KRETZOI, 1965
 genus *Adeloblarina* REPENNING, 1967 (F)
 genus *Blarina* GRAY, 1838
 genus *Blarina* GRAY, 1838
 genus *Blarinoides* SULIMSKI, 1959 (F)
 genus *Cryptotis* POMEL, 1848
 genus *Mafia* REUMER, 1984 (F)
 genus *Paracryptotis* HIBBARD, 1950 (F)
 genus *Shikamainosorex* HASEGAWA, 1957 (F)
 genus *Sulimskia* REUMER, 1984 (F)
 incertae sedis: genus *Tregosorex* HIBBARD & JAMMOT, 1971 (F)
 tribus Neomyini MATSCHIE, 1909
 genus *Asoriculus* KRETZOI, 1959 (F)
 genus *Chimarrocale* ANDERSON, 1877
 genus *Macroneomys* FEJFAR, 1966 (F)
 genus *Nectogale* MILNE-EDWARDS, 1870
 genus *Neomys* KAUP, 1829
 genus *Neomysorex* RZEBIK-KOWALSKA, 1981 (F)
 genus *Nesiotites* BATE, 1945 (F)
 genus *Soriculus* BLYTH, 1854, waarin:
 subgenus *Chodsigoa* KASTSCHENKO, 1907
 subgenus *Episoriculus* ELLERMAN & MORRISON-SCOTT, 1951
 tribus Notiosoricini REUMER, 1984
 genus *Beckiasorex* DALQUEST, 1972 (F)

genus *Hesperosorex* HIBBARD, 1957 (F)
 genus *Megasorex* HIBBARD, 1950
 genus *Notiosorex* COUES, 1877
 tribus Soricini FISCHER VON WALDHEIM, 1817
 genus *Antesorex* REPENNING, 1967 (F)
 genus *Deinsdorfia* HELLER, 1963 (F)
 genus *Dimylosorex* RABEDER, 1972 (F)
 genus *Sorex* LINNAEUS, 1758, waarin:
 subgenus *Drepanosorex* KRETZOI, 1941 (F)
 subgenus *Microsorex* BAIRD, 1877
 genus *Zelceina* SULIMSKI, 1962 (F)

Tabel 9: Overzicht over de spitsmuis-classificatie zoals die op dit moment (begin 1997) bekend is. Alle taxa zijn in alfabetische volgorde gegeven. De uitgestorven taxa zijn aangeduid met een '(F)'.

Table 9: The classification of shrews as known at the moment of writing of this article (beginning 1997). All taxa are arranged in an alphabetical order. The '(F)' indicates an extinct taxon.

References:

- ÄRNBÄCK-CRISTIE-LINDE, A. 1912. On the development of the teeth of the Soricidae - an ontogenetical study. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 8 (9), 601-623.
- BAUDELLOT, S. 1967. Sur quelques Soricidés (Insectivores) miocènes de Sansan. *C. R. somm. Soc. Géol. France* 7, 290-291.
- BAUDELLOT, S. 1972. Étude des chiroptères, insectivores et rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). Thèse Université Paul Sabatier, Toulouse. Soricidae, pp. 76-139.
- BOVEY, R. 1948. Un type nouveau d'hétérochromosome chez un mammifère: le trivalent sexuel de *Sorex araneus* L. *Arch. J. Klaus Stiftung* 23 (3-4), 507-510.
- BOVEY, R. 1949. La formule chromosomique de quelques Insectivores indigènes. *Experientia* 5 (2), 72-73.
- BRUIJN, H. de, DAAMS, R., DAXNER-HÖCK, G., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., MEIN, P., MORALES, J. 1992. Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisensburg 1990. *Newsl. Stratigr.* 26 (2/3), 65-118.
- BUTLER, P.M. 1985. The history of African insectivores. *Acta zool. Fennica* 173, 215-217.
- BUTLER, P.M. 1988. Phylogeny of the Insectivores. Pp. 117-141 in: M.J. BENTON (ed.) *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. The Systematics Association Special Vol., 35B, vol 2, x + 329 pp.*
- BUTLER, P.M. & HOPWOOD, A.T. 1957. Insectivora and Chiroptera from the Miocene rocks of Kenya Colony. No. 13 of *Fossil Mammals in Africa: British Museum (Natural History)*, 35 pp.
- CALVO, J.P., DAAMS, R., MORALES, J., and 23 other authors 1993. Up-to-date Spanish continental Neogene synthesis and a paleoclimatic interpretation. *Rev. Soc. Geol. Espanola* 6 (3-4), 29-40.
- CATZEFLIS, F. 1984. Systématique biochimique, taxonomie et phylogénie des musaraignes d'Europe (Soricidae, Mammalia). Thèse Université de Lausanne, 164 pp.
- CHURCHFIELD, S. 1990. *The natural history of shrews.* Cornell University Press, Ithaca, New York, 178 pp.
- CROCHET, J.-Y. 1975. Diversité des Insectivores Soricidés du Miocène inférieur de France. *Coll. intern. C.N.R.S.* 218, 631-652
- DAAMS, R., FREUDENTHAL, M., VAN DER MEULEN, A.J. 1988. Ecostratigraphy of micromammal faunas from the Neogene of Spain. In: M. FREUDENTHAL (ed.) *Biostratigraphy and paleoecology of the Neogene micromammalian faunas from the Calatayud-Teruel Basin (Spain).* *Scripta Geologica, Special Issue 1*, 287-302.
- DANNELID, E. 1989. Medial tines on the upper incisors and other dental features used as identification characters in European shrews of the genus *Sorex* (Mammalia, Soricidae). *Z. Säugetierk.* 54, 205-214.
- DE GIULI, C., MASINI, F., TORRE, D. & BODDI, V. 1987. Evolution of endemic mammal faunas in the Gargano Neogene (Italy): The problem of endemic variation as a chronological tool. *Ann. Inst. Geol. Publ. Hungarici* 70, 137-140.
- DOBEN-FLORIN, U. 1964. Die Spitzmäuse aus dem Alt-Burdigalium von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. *Abh. Bayerische Akad. der Wissensch., Math.-naturw. Kl., N.F.* 117, 1-82.
- DÖTSCH, C. & VON KOENIGSWALD, W. 1978. Zur Rotfärbung von Soricidenzähnen. *Z. Säugetierk.* 43 (2), 65-70.
- DOUKAS, C.S. 1986. The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Series B*, 89, 15-38. the Neogene micromammalian faunas from the Calatayud-Teruel Basin (Spain). *Scripta Geologica, Special Issue 1*, 287-302.

- DOUKAS, C.S. 1986. The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Series B, 89, 15-38.
- DOUKAS, C.S., VAN DEN HOEK OSTENDE, L.W., THEOCHAROPOULOS, C.D. & REUMER, J.W.F. 1995. The Vertebrate Locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscinian Boundary (Neogene). 5. Insectivora (Erinacidae, Talpidae, Soricidae, Mammalia). Münchner Geowissensch. Abh. (A) 28, 43-64.
- ENGESSER, B. 1975. Revision der europäischen Heterosoricinae (Insectivora, Mammalia). Eclogae geol. Helv. 68 (3), 649-671.
- ENGESSER, B. 1979. Relationships of some Insectivores and Rodents from the Miocene of North America and Europe. Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. 14, 1-68.
- FEJFAR, O. 1966. Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnák und Ivanovce (Slowakei), CSSR. V. *Allosorex stenodus* n.g.n.sp. aus Ivanovce A. N. Jb. Geol. Paläont., Abh. 123 (3), 221-248.
- FEJFAR, O. 1966. Über zwei neue Säugetiere aus dem Altpleistozän von Böhmen. N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 11, 680-691.
- VAN DER VLERK, I.M. & FLORSCHÜTZ, F. 1950. Nederland in het ijstijdvak. De Haan, Utrecht, 287 pp.
- FRIANT, M. 1947. Les musaraignes (Soricidae) quaternaires et actuelles de l'Europe Occidentale, caractères dentaires et ostéologiques, bases de leur classification. Anns Soc. Géol. Nord 67, 222-269.
- GIBERT, J. 1975. New insectivores from the Miocene of Spain. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., B 78, 108-133.
- HABERSETZER, J., RICHTER, G. & STORCH, G. 1988. Fledermäuse - bereits hochspezialisierte Insektenjäger. Pp. 179-191, in: S. SCHAAL & W. ZIEGLER (eds.) Messel - ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens. W. Kramer, Frankfurt am Main, 315 pp.
- HANSKI, I. & PANKAKOSKI, E. (eds.) 1989. Population biology of Eurasian shrews. Ann. zool. Fennici 26 (4), 331-479.
- HELLER, F. 1963. Eine altquartäre Wirbeltierfauna des unteren Cromerium aus der nördlichen Frankenalb. N. Jb. Geol. Paläont., Abh. 118 (1), 1-20.
- HUGUENEY, M. 1976. Un stade primitif dans l'évolution des Soricinae (Mammalia, Insectivora): *Srinitium marteli* nov. gen., nov. sp. de l'Oligocène moyen de Saint-Martin-de-Castillon (Vaucluse). C. R. Acad. Sc., Paris, sér. D 282, 981-984.
- HUTTERER, R. 1993. Order Insectivora. Pp. 69-130 in: WILSON, D.E. & REEDER, D.M. (eds.). Mammal Species of the World. A taxonomic and geographic reference. 2nd edition. Smithsonian Institution Press, 1206 pp.
- HUTTERER, R. 1994. Generic limits among Neomyine and Soriculine shrews (Mammalia: Soricidae). P. 32 in: Abstracts Neogene and Quaternary mammals of the Palaearctic, conference in honour of Prof. K. Kowalski, Kraków, May 17-21, 1994, 94 pp.
- JAMMOT, D. 1975. Les Insectivores (Mammalia) du gisement Pléistocène Moyen des Abimes de la Fage à Noailles (Corrèze); complément. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon 13, 5-11.
- JAMMOT, D. 1983. Évolution des Soricidae. Symbioses 15 (4), 253-273.
- JANOSSY, D. 1974. New 'Middle Pliocene' microvertebrate fauna from Northern Hungary (Osztramos loc. 9) Fragm. Mineral. Paleontol. 5, 17-27
- KRETZOI, M. 1941 Die unterpleistozäne Säugetierfauna von Betfia bei Nagyvárad. Földtani Közlöny 71 (7-12), 308-335.
- KRETZOI, M. 1965. *Drepanosorex* - neu definiert. Vert. Hungarica 7 (1-2), 117-129.
- LANGE, R., VAN WINDEN, A., TWISK, P., DE LAENDER, J. & SPEER, C. 1986. Zoogdieren van de Benelux. Jeugdbondsuitgeverij, 193 pp.
- MEIN, P. 1990. Updating of MN zones. Pp. 73-90, in: E.H. LINDSAY, V. FAHLBUSCH & P. MEIN (eds.). European Neogene Mammal Chronology, Plenum Press, New York.
- MERRITT, J.F., KIRKLAND, G.L. & ROSE, R.K. (eds.). 1994. Advances in the Biology of Shrews. Carnegie Mus. Nat. Hist., Spec. Publ. 18, Pittsburgh, 458 pp.
- MEYLAN, A. 1964. Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (Mamm. - Insectivora). Rev. suisse Zool. 71 (4), 903-983
- RABEDER, G. 1972. Ein neuer Soricide (Insectivora) aus dem Alt-Pleistozän von Deutsch-Altenburg 2 (Niederösterreich). N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 10, 635-642.
- REMY, J.A., CROCHET, J.-Y., SIGÉ, B., SUDRE, J., DE BONIS, L., VIANEY-LIAUD, M., GODINOT, M., HARTENBERGER, J.-L., LANGE-BADRÉ, B., & COMPTE, B. 1987. Biochronologie des phosphorites de Quercy: Mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. Münchner geowissensch. Abh., A 10, 169-188.
- REPENNING, Ch.A. 1967. Subfamilies and genera of the Soricidae. U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 565, 1-74.
- REUMER, J.W.F. 1984. Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (the Netherlands) and Hungary. Scripta Geologica 73, 1-173.
- REUMER, J.W.F. 1985. The generic status and species of *Drepanosorex* reconsidered (Mammalia, Soricidae). Rev. Paléobiol. 4 (1), 53-58.
- REUMER, J.W.F. 1986. Notes on the Soricidae from Crete. I. The Pleistocene species *Crociodura zimmermanni*. Bonner zool. Beitr. 37 (3), 161-171.
- REUMER, J.W.F. 1987. Redefinition of the Soricidae and the Heterosoricidae (Insectivora, Mammalia), with the description of the Crociodosoricinae, a new subfamily of Soricidae. Rev. Paléobiol. 6 (2), 189-192.
- REUMER, J.W.F. 1988. De spitsmuizen (Soricidae) van Tegelen. Cranium 5 (1), 36-50.
- REUMER, J.W.F. 1989. Speciation and evolution in the Soricidae (Mammalia: Insectivora) in relation with the palaeoclimate. Rev. suisse Zool. 96 (1), 81-90.

- REUMER, J.W.F. 1992. The taxonomical position of the genus *Paenelimnoces* Baudelot, 1972 (Mammalia: Soricidae): a resurrection of the subfamily Allosoricinae. *J. Vert. Paleont.* 12 (1), 103-106.
- REUMER, J.W.F. 1994. Phylogeny and distribution of the Crocidosoricinae. Pp. 345-356, in: J.F. MERRITT, G.L. KIRKLAND & R.K. ROSE (eds.), *Advances in the Biology of Shrews*. Carnegie Mus. Nat. Hist., Spec. Publ. 18, Pittsburgh, 458 pp.
- REUMER, J.W.F. 1994. De evolutiebiologie van de spitsmuizen (Mammalia, Insectivora, Soricidae). I. Anatomie, Evolutie en Biogeografie. *Cranium* 11 (1), 9-35.
- REUMER, J.W.F. 1995. De evolutiebiologie van de spitsmuizen (Mammalia, Insectivora, Soricidae). II. De subfamilies Crocidosoricinae, Allosoricinae, Limnoecinae en Crocidurinae. *Cranium* 12 (2), 53-63.
- REUMER, J.W.F. 1995. The effect of paleoclimate on the evolution of the Soricidae (Mammalia, Insectivora). Chapter 10, pp. 135-147, in: E.S. VRBA, G.H. DENTON, T.C. PARTRIDGE & L.H. BURCKLE (eds.) *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, 547 pp.
- REUMER, J.W.F. in druk. Shrews (Soricidae) on islands, with special reference to the Pleistocene shrew from Crete (*Crocidura zimmermanni*). In: D.S. REESE (ed.) *The Pleistocene and Holocene Fauna of Crete and its First Settlers*.
- REUMER, J.W.F. in druk (1997). Classification of Fossil and Recent Shrews. In: M. WOLSAN & J. WOJCIK, *The Biology of Shrews*. Białowiezca.
- REUMER, J.W.F. in druk (1997). Middle Ruscian Insectivores (Mammalia: Soricidae, Erinaceidae) from Çalta (Turkey). *Geodiversitas*.
- REUMER, J.W.F. & MEYLAN, A. 1986. New developments in vertebrate cytogenetics. IX. Chromosome numbers in the order Insectivora (Mammalia). *Genetica* 70 (2), 119-151.
- REUMER, J.W.F. & PAYNE, S. 1986. Notes on the Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Crete. II. The shrew remains from Minoan and Classical Kommos. *Bonner zool. Beitr.* 37 (3), 173-182.
- RUSSEL, D.E. & ZHAI, R.-J. 1987. The Paleogene of Asia: Mammals and stratigraphy. *Mém. Mus. nat. Hist. nat., sér. C* 52, 1-488.
- RZEBIK, B. 1968. *Crocidura* Wagler and other Insectivora (Mammalia) from the Quaternary deposits of Tornewton Cave in England. *Acta zool. Cracov.* 13 (10), 251-263.
- RZEBIK-KOWALSKA, B. 1975. The Pliocene and Pleistocene Insectivores (Mammalia) of Poland. II. Soricidae: *Paranourosorex* and *Amblycoptes*. *Acta zool. Cracov.* 20 (6), 167-182.
- RZEBIK-KOWALSKA, B. 1976. The Neogene and Pleistocene Insectivores (Mammalia) of Poland. III. Soricidae: *Beremendia* and *Blarinoides*. *Acta zool. Cracov.* 21 (12), 359-385.
- RZEBIK-KOWALSKA, B. 1981. The Pliocene and Pleistocene Insectivora (Mammalia) of Poland. IV. Soricidae: *Neomysorex* n. gen. and *Episoriculus* Ellerman et Morrison-Scott, 1951. *Acta zool. Cracov.* 25 (8), 227-250.
- RZEBIK-KOWALSKA, B. 1988. Soricidae (Mammalia, Insectivora) from the Plio-Pleistocene and Middle Quaternary of Morocco and Algeria. *Folia Quat.* 57, 51-90.
- RZEBIK-KOWALSKA, B. 1990. The Pliocene and Pleistocene Insectivora (Mammalia) of Poland. VI. Soricidae: *Deinsdorfia* Heller, 1963 and *Zelceina* Sulimski, 1962. *Acta zool. Cracov.* 33 (4), 45-77.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (ed.) 1987. International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene. *Münchner geowissensch. Abh. A* 10,1-312.
- SIGÉ, B. 1976. Insectivores primitifs de l'Éocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale. Nyctithériidés. *Mém. Mus. nat. Hist. nat., N. Sér., C* 34, 1-140.
- STEHLIN, H.G. 1940. Zur Stammesgeschichte der Soriciden. *Eclogae geol. Helv.* 33, 298-306.
- STEININGER, F.F., BERNOR, R.L., FAHLBUSCH, V. 1990. European Neogene marine/continental chronologic correlations. Pp. 15-46, in: E.H. LINDSAY, V. FAHLBUSCH, P. MEIN (eds.), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York.
- STIRTON, R.A. 1930. A new genus of Soricidae from the Barstow Miocene of California. *Bull. Calif. Univ. Dept. Geol. Sc.* 19 (8), 217-228.
- STORCH, G. 1995. The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. 11. Soricidae (Insectivora). *Senckenbergiana lethaea* 75, 221-251.
- STORCH, G., QIU, Z. & ZAZHIGIN, V.S. in druk (1997). The History of Shrews in Asia. In: M. WOLSAN & J. WOJCIK, *The Biology of Shrews*. Białowiezca.
- STUART, A.J. 1976. The history of the mammal fauna during the Ipswichian / last interglacial in England. *Phil. Trans. Roy. Soc., London, B. Biol. Sci.* 276 (945), 221-250.
- SULIMSKI, A. 1959. Pliocene insectivores from Weze. *Acta paleont. Polonica* 4 (2), 119-177.
- SULIMSKI, A. 1969. On some Oligocene insectivore remains from Mongolia. Pp. 53-70, in: Z. KIELAN-JAWOROWSKA (ed.) *Results of the Polish-Mogolian Palaeontological Expeditions*. *Palaeont. Polonica*, vol. 21.
- TEDFORD, R.H., SKINNER, M.F., FIELDS, R.W., RENSBERGER, J.M., WHISTLER, D.P., GALUSHA, T., TAYLOR, B.E., MACDONALD, J.R., WEBB, S.D. 1987. Faunal succession and biochronology of the Arikarean through Hemphillian interval (Late Oligocene through Earliest Pliocene epochs) in North America. Pp. 153-210, in: M.O. WOODBURN (ed.), *Cenozoic Mammals of North America. Geochronology and Biostratigraphy*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, 336 pp.
- TOBIEN, H. 1987. The position of the "Grande Coupure" in the Paleogene of the Upper Rhine Graben and the Mainz Basin. *Münchner geowissensch. Abh. A* 10, 197-202.

- VAN DEN BRINK, F.H. 1978. Zoogdierengids. Elsevier, Amsterdam, 232 pp.
- VAN DER MEULEN, A.J. & DAAMS, R. 1992. Evolution of Early-Middle Miocene rodent faunas in relation to long term palaeoenvironmental changes. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 93, 227-253.
- VAN DE WEERD, A., REUMER, J.W.F., DE VOS, J. 1982. Pliocene mammals from the Apolakkia Formation (Rhodes, Greece). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, B 85 (1), 89-112.
- VAN KOLFSCHOTEN, T. 1981. On the Holsteinian? and Saalian mammal fauna from the ice-pushed near Rhenen (The Netherlands). *Med. Rijks Geol. Dienst* 35 (6), 223-251.
- VAN KOLFSCHOTEN, T. 1985. The Middle Pleistocene (Saalian) and Late Pleistocene (Weichselian) mammal faunas from Maastricht-Belvédère (Southern Limburg, The Netherlands). *Med. Rijks Geol. Dienst* 39 (1), 45-74.
- VAN KOLFSCHOTEN, T. 1988. The Pleistocene mammalian fauna from the Zuurland borehole. *Med. Werkgr. Tert. Kwart. Geol.* 25 (1), 73-86.
- VOGEL, P. 1986. Der Karyotyp der Kretaspidmaus, *Crocidura zimmermanni* Wettstein, 1953 (Mammalia, Insectivora). *Bonner zool. Beitr.* 37 (1), 35-38.
- WILSON, D.E. & REEDER, D.M. 1993. *Mammal Species of the World. A taxonomic and geographic reference.* 2nd edition. Smithsonian Institution Press, 1206 pp.
- WOODBURNE, M.O. (ed.) 1987. *Cenozoic Mammals of North America. Geochronology and Biostratigraphy.* University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, 336 pp.
- YANOVSKAYA, N.M., KUROCHKIN, YE.N. & DEVYATKIN, YE.V. 1977. The find locality of Ergilin-Dzo; the stratotype for the lower Oligocene in southwestern Mongolia. Pp. 14-33, 163, 169, in: R.BARSBOLD et al (eds.) *Fauna, Flora i biostratigrafiya Mezozoya i Kainozoya Mongolii.* Sovmestnaya Soviet-Mongolian Paleontological Expedition, Tr. no. 4 (in het Russisch, niet gezien)
- ZIEGLER, R. 1989.- Heterosoricidae and Soricidae (Insectivora, Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands. *Stutt. Beitr. Naturk., Ser. B* 154, 1-73.

Adres van de auteur:

Jelle W.F. Reumer
 Natuurmuseum Rotterdam
 Postbus 23452
 30011 KL Rotterdam