



Quatenaire

Revue de l'Association française pour l'étude du
Quatenaire

vol. 19/1 | 2008
Volume 19 Numéro 1

Variabilité morphologique de l'espèce *arvicola cantiana* (arvicolinae, rodentia) du Pléistocène moyen au Pléistocène supérieur de France et de Ligurie (Italie)

Morphological variability within arvicola cantiana (arvicolinae, rodentia) from Middle Pleistocene to Upper Pleistocene in France and Liguria (Italy)

Élise Escude, Sophie Montuire et Emmanuel Desclaux



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/quatenaire/1632>

DOI : 10.4000/quatenaire.1632

ISSN : 1965-0795

Éditeur

Association française pour l'étude du quatenaire

Édition imprimée

Date de publication : 1 mars 2008

Pagination : 31-41

ISSN : 1142-2904

Référence électronique

Élise Escude, Sophie Montuire et Emmanuel Desclaux, « Variabilité morphologique de l'espèce *arvicola cantiana* (arvicolinae, rodentia) du Pléistocène moyen au Pléistocène supérieur de France et de Ligurie (Italie) », *Quatenaire* [En ligne], vol. 19/1 | 2008, mis en ligne le 01 mars 2011, consulté le 20 avril 2019. URL : <http://journals.openedition.org/quatenaire/1632> ; DOI : 10.4000/quatenaire.1632

VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE DE L'ESPÈCE *ARVICOLA CANTIANA* (ARVICOLINAE, RODENTIA) DU PLÉISTOCÈNE MOYEN AU PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR DE FRANCE ET DE LIGURIE (ITALIE)



Elise ESCUDÉ^{1,2}, Sophie MONTUIRE² & Emmanuel DESCLAUX³

RÉSUMÉ

Le genre *Arvicola* regroupe les plus grands campagnols d'origine européenne à large distribution géographique depuis le Quaternaire. Les récentes études morphométriques décrivant la forme de la dent dans son ensemble montrent qu'il existe un groupe fossile homogène, en France et en Ligurie, que l'on peut attribuer à *Arvicola cantiana* (Hinton, 1910). La grande tolérance climatique de cette espèce lui permet d'être largement répandue de la fin du Pléistocène moyen au Pléistocène supérieur, pendant les deux périodes glaciaire et interglaciaire. Notre étude met en évidence la large variabilité morphologique de *Arvicola cantiana* sans pôles morphologiques distincts selon le climat, l'environnement, le temps ou la géographie. Cette grande plasticité phénotypique permet à l'espèce de résister à des changements majeurs de l'environnement.

Mots clés : *Arvicola*, biométrie, morphométrie, Pléistocène, France, Ligurie.

ABSTRACT

MORPHOLOGICAL VARIABILITY WITHIN *ARVICOLA CANTIANA* (ARVICOLINAE, RODENTIA) FROM MIDDLE PLEISTOCENE TO UPPER PLEISTOCENE IN FRANCE AND LIGURIA (ITALY)

The genus *Arvicola* groups the largest European voles with a broad geographic distribution during the Quaternary. Recent morphometric studies, which describe tooth shape in its whole, show that one homogeneous fossil group exists in France and Liguria, corresponding to *Arvicola cantiana* (Hinton, 1910). The wide climatic tolerance of the species allows it to be widespread during the late Middle and Upper Pleistocene, in both glacial and interglacial periods. Our study displays the large morphological variability of *Arvicola cantiana* without distinct morphological poles according to climate, environment, time or geography. This large phenotypic plasticity allows this species to resist to major environment changes.

Key-words: *Arvicola*, linear measurements, morphometry, Pleistocene, France, Liguria.

1 - INTRODUCTION

Le genre *Arvicola* est caractérisé par une large distribution géographique à travers l'Europe. Il est présent dès le Pléistocène moyen jusqu'à l'actuel et regroupe les plus grands campagnols européens (Cuenca-Bescos *et al.*, 1999 ; Kolfshoten, 1990 ; Shenbrot & Krasnov, 2005). Dans la faune actuelle, deux principales espèces sont distinguées. *Arvicola sapidus* est le plus grand, son mode de vie est complètement aquatique et il est restreint à la péninsule ibérique et la France. La deuxième espèce, *Arvicola terrestris*, est caractérisée par un mode de vie terrestre et une distribution géographique couvrant l'ensemble de l'Europe, excepté la péninsule ibérique. Deux écotypes sont définis selon

l'habitat : la forme aquatique *Arvicola terrestris terrestris* et la forme terrestre *Arvicola terrestris scherman* (Le Louarn & Quéré, 2003). Ces formes ont été élevées au rang d'espèces (Wilson & Reeder, 2005) : *Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758) pour la forme aquatique et *Arvicola scherman* (Shaw, 1801) pour la forme terrestre. Néanmoins, en Europe de l'Ouest, les caractères génétiques et morphologiques sont insuffisamment établis pour suivre la nouvelle nomenclature (Wust-Saucy, 1998).

La plupart des analyses paléontologiques et morphologiques au sein des Arvicolinae sont basées sur la première molaire inférieure (M/1) puisqu'elle présente les caractères diagnostiques visibles et qu'elle est abondante dans les gisements fossiles (Chaline, 1972). Chez

¹ CNRS UMR 5198 Institut de Paléontologie Humaine, 1 rue René Panhard F-75013 Paris, France.

² Biogéosciences & EPHE, Ecole Pratique des Hautes Etudes. CNRS. Université de Bourgogne, 6 bd Gabriel F-21000 Dijon, France.

³ Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret, 33bis bd Frank Pilatte F-06300 Nice, France.

Arvicola, les M/1 sont des molaires hypsodontes à croissance continue et composées par une boucle postérieure (BP), cinq triangles d'émail clos (T1 à T5) et par une boucle antérieure (BA) (Chaline, 1972, 1987 ; Chaline & Laurin, 1986). Dans les enregistrements fossiles, les déterminations spécifiques sont réalisées d'après le Schmelzband-Differenzierung-Quotient ou SDQ (Heinrich, 1978 ; Koenigswald, 1980 ; Koenigswald & Kolfschoten, 1996 ; Kolfschoten, 1992 ; Maul *et al.*, 1998). Cette méthode est basée sur l'amincissement progressif de l'épaisseur des bords des triangles d'émail de la M/1 au cours du temps et a pour principe de quantifier cette différenciation par le calcul d'un quotient (Heinrich, 1978). Plusieurs espèces et morphotypes ont été décrits en France et en Ligurie (Abbassi & Desclaux, 1996 ; Abbassi *et al.*, 1998 ; Desclaux *et al.*, 2000) :

- *Arvicola* morphotype *cantiana/terrestris* (petite taille et T4-T5 confluents) et *Arvicola* morphotype *cantiana/sapidus* (grande taille et T4-T5 alternes) à la fin du Pléistocène moyen ($95 < \text{SDQ} < 120$)
- *Arvicola terrestris* et *Arvicola sapidus* au Pléistocène supérieur (avec généralement $\text{SDQ} < 100$, excepté en Italie et en Espagne, $\text{SDQ} > 100$).

Les récentes études morphométriques (Escudé *et al.*, sous presse), décrivant de manière quantitative la forme de la dent dans son ensemble, ont impliqué la remise en question des déterminations spécifiques à partir du SDQ. Elles montrent qu'il existe un seul groupe fossile homogène, en France et en Ligurie, que l'on peut attribuer à *Arvicola cantiana* (Hinton, 1910). *Arvicola terrestris* et *Arvicola sapidus* semblent dérivés de cette espèce fossile au Pléistocène supérieur en Europe de l'Ouest. Cependant, l'histoire fossile est insuffisamment connue pour préciser et dater la divergence (Kowalski, 2001).

D'autres genres de la famille des Arvicolinae ont également fait l'objet de révisions systématiques avec des méthodes de morphométrie (p. ex. : *Mimomys*, Hurth, 2003 ; Marcolini, 2001 ; Marcolini & Montuire, 2004 ; *Allophaiomys*, Laplana *et al.*, 2000). Ces études permettent de mieux appréhender la variabilité morphologique aux différentes échelles de temps et d'espace et ainsi la diversité taxonomique de la faune fossile.

La présence de *Arvicola cantiana* pendant les deux périodes glaciaire (estimation des températures aux latitudes tempérées de 5 à 10°C inférieures à l'actuel ; Rognon & Miskovsky, 2002) et interglaciaire (Mindel-Riss, Riss, Eemien, Würm) démontre une grande tolérance climatique lui permettant d'être largement répandue de la fin du Pléistocène moyen au Pléistocène supérieur.

La méthode de morphométrie choisie pour notre étude est la biométrie qui consiste à analyser la surface occlusale de la M/1 en mesurant une série de 27 variables (Brunet-Lecomte, 1988 ; Laplana *et al.*, 2000). Cette méthode est robuste et adéquate pour les discriminations inter et intra-spécifiques (Navarro *et al.*,

2004). Elle permet, d'une part, une approche globale de la forme de la dent en considérant l'ensemble des variables et, d'autre part, une approche plus spécifique en quantifiant la variabilité de parties précises de la dent par le calcul d'indices morphométriques.

Arvicola cantiana ayant une large distribution climatique et spatio-temporelle, notre étude vise à mettre en évidence une relation entre la variabilité morphologique sur l'ensemble de la forme et sur des parties précises et les paramètres de climat, d'environnement, de géographie et de temps. Le poids des individus et la longueur totale de la M/1 sont de bons indicateurs de la taille des individus dont la variation peut être détectée en fonction de la latitude et du temps. La loi de Bergmann décrit la variation de la taille et de la masse corporelle avec la latitude chez les vertébrés homéothermes et stipule que les individus de grande taille montrent une meilleure résistance au froid (Bergmann, 1847 ; McNab, 1971 ; Meiri & Dayan, 2004 ; Newell, 1949). La loi de Cope (Cope, 1871 ; Stanley, 1973) décrit la tendance au sein d'un groupe à l'augmentation de taille au cours du temps.

2 - MATÉRIEL ET MÉTHODE

2.1 - MATÉRIEL

Les populations fossiles choisies pour les analyses proviennent de France et de Ligurie (Italie, fig. 1, tab. 1). Le nombre total d'individus analysés est de 502 pour l'ensemble des 13 populations.

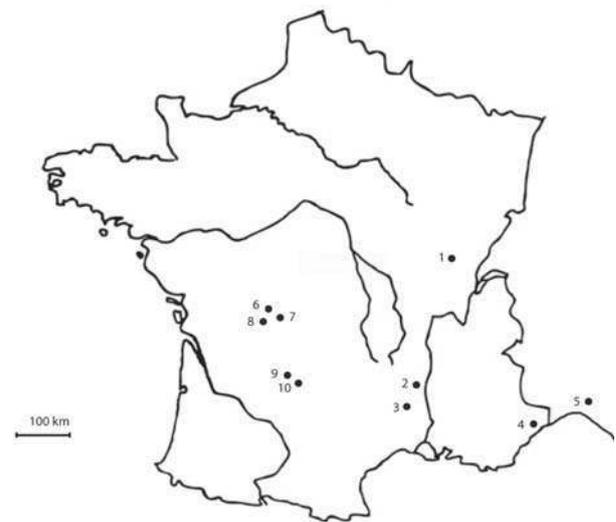


Fig. 1 : Carte de France et de Ligurie (Italie) du Pléistocène moyen à l'actuel représentant les populations actuelles et fossiles du genre *Arvicola* : 1. Baume Gigny, 2. Aven d'Orgnac-3, 3. Baume Moula-Guercy, 4. Grotte du Lazaret, 5. Arma delle Manie, 6. Grotte-abri Suard, 7. Grotte Gaudry, 8. Grotte d'Artenac, 9. Abri Vaufrey, 10. Grotte de l'Eglise.

*Fig. 1: Map of France and Liguria (Italia) from the Middle Pleistocene to present-day showing current and fossil populations of *Arvicola*: 1. Gigny cave, 2. Orgnac-3 sinkhole, 3. Moula-Guercy cave, 4. Lazaret cave, 5. Arma delle Manie, 6. Suard cave, 7. Gaudry cave, 8. Artenac cave, 9. Vaufrey, 10. Eglise.*

Populations	Sites	Régions	MIS	Epoques	N	Références
Gigny IX	Baume Gigny	Jura	3	Pléistocène supérieur	29	Chaline et Brochet, 1989
Gigny XIX			3	Pléistocène supérieur	40	
Gigny XXII			4	Pléistocène supérieur	40	
Moula XIV-XV	Baume Moula Guercy	Ardèche	5e	Pléistocène supérieur	40	Defleur <i>et al.</i> , 1998
Moula XIX-XVII			6	Pléistocène moyen	30	
Orgnac h-j	Aven d'Orgnac-3		9	Pléistocène moyen	30	Combiér, 1967, 1976
	Grotte de l'Eglise	Dordogne	3	Pléistocène supérieur	32	Laville <i>et al.</i> , 1973, Laville, 1973
	Abri Vaufrey		6	Pléistocène moyen	67	Marquet, 1989, Rigaud, 1988, Delpech, 1988
Artenac C8	Grotte d'Artenac	Charente	5	Pléistocène supérieur	37	Delagnes <i>et al.</i> , 1999
	Grotte-abri Suard		5	Pléistocène supérieur	32	Debenath, 1974, Marquet, 1989
	Grotte Gaudry		6	Pléistocène moyen	63	Debenath, 1974, Marquet, 1989
	Arma delle Manie	Alpes méridionales	4	Pléistocène supérieur	22	Arroda <i>et al.</i> , 1976, Fornaserio, 1989
	Grotte du Lazaret		6	Pléistocène moyen	40	De Lumley, 1989

N : Nombre d'individus.

MIS : Stades Isotopiques Marins de l'Oxygène.

Tab. 1 : Populations fossiles par sites archéologiques, régions, stades isotopiques de l'oxygène, étages, nombre d'individus des populations et références bibliographiques.

Tab. 1: Fossil populations by archaeological sites, regions, oxygen isotopic stages, individual number of population and bibliographic references.

A chaque niveau archéologique ou population a été attribuée une catégorie de climat et d'environnement selon deux grands types : froid et ouvert pour Lazaret, Artenac, Vaufrey, Gaudry, Suard, Moula XIX-XVII et Gigny IX ; tempéré et fermé pour Eglise, Manie, Gigny XXII, Gigny IX et Orgnac. Les reconstitutions climatiques et environnementales ont été obtenues à partir des associations de rongeurs et des assemblages de grands mammifères (Arroda *et al.*, 1976 ; Chaline & Brochet, 1989 ; Combiér, 1967, 1976 ; Debenath, 1974 ; Delagnes *et al.*, 1999 ; Defleur *et al.*, 1998 ; Delpech, 1988 ; Fornaserio, 1989 ; Laville *et al.*, 1973 ; Laville, 1973 ; Lumley De, 1989 ; Marquet, 1989 ; Rigaud, 1988).

La morphologie des premières molaires inférieures de chaque population est illustrée par la figure 2.

2.2 - MÉTHODE

La morphologie de la première molaire inférieure est décrite par une combinaison de 21 variables (V1, V2, V3, V4, V5, V6, V7, V9, V10, V11, V12, V13, V15, V17, V18, V19, V20, V21, V22, V24 et V29) d'après Brunet-Lecomte (1988) et Laplana *et al.* (2000) et modifié pour *Arvicola* par les auteurs (fig. 3). L'orientation de la dent est standardisée selon deux axes de référence basés sur deux points repères ou landmarks. Pour le premier axe, les points repères sont localisés à la base du premier triangle (T1) et du quatrième triangle (T4) et, pour le deuxième axe, au maximum de courbure du deuxième triangle (T2) et du troisième triangle (T3).

Afin d'éliminer les effets d'allométrie, c'est-à-dire l'influence de la taille sur la forme, chaque variable est standardisée par la taille et est « log transformée » (log shape ratio) :

$$\text{LogRatio}_i = \log \frac{V_i}{\sqrt{\sum_{i=1}^{23} V_i^2}}$$

Les variables ont été mesurées avec un mesuroscope à 1/1000 mm et approximées à 1/100.

Les dents gauches ont été symétrisées (en prenant la valeur absolue des mesures des différentes variables linéaires) pour mettre toutes les dents dans le même sens et faciliter les analyses ultérieures.

L'erreur de mesure, qui a été prise en compte, confirme que toutes les variables choisies sont fiables pour les analyses (erreur de mesure inférieure à 10 % pour toutes les variables).

Un certain nombre d'indices morphométriques ont été calculés comme suit (Brunet-Lecomte, 1988, modifié pour *Arvicola* par les auteurs) :

- Développement de la partie antérieure, DPA = V_{29}/V_6 ;
- Fermeture de la boucle antérieure, FBA = $[(V_{20}-V_{18})/V_{27}] * 100$;
- Hauteur de la boucle antérieure, HBA = $[(V_{29}-V_{10})/V_6] * 100$;
- Ouverture du triangle T4, OT4 = $[\sqrt{(V_{10}-V_{11})^2 + (V_{18}-V_{19})^2}] / V_6 * 100$;

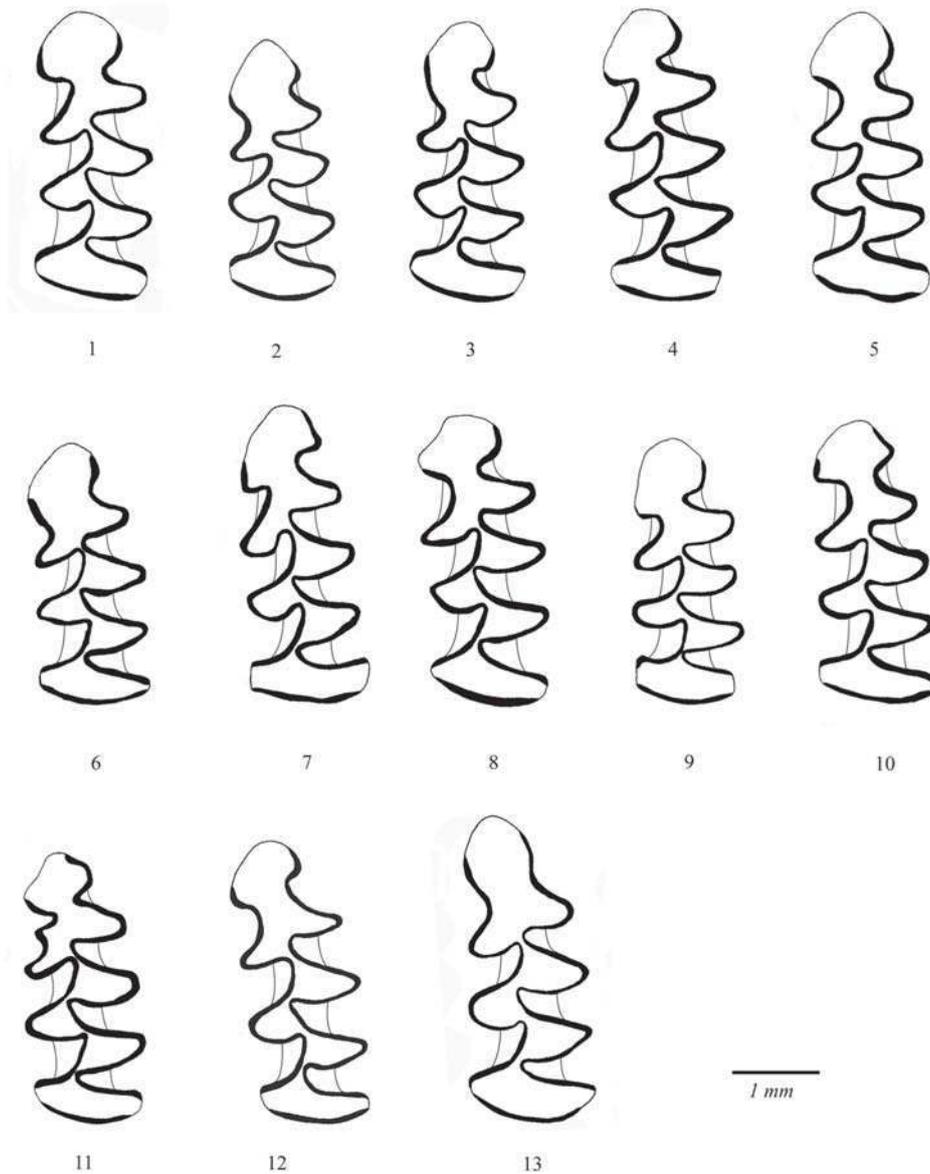


Fig. 2 : Première molaire inférieure de *Arvicola cantiana*. 1 : Gigny IX, 2 : Gigny XIX, 3 : Gigny XXII, 4 : Moula XIV-XV, 5 : Moula XIX-XVII, 6 : Orgnac, 7 : Eglise, 8 : Vaufrey, 9 : Artenac, 10 : Suard, 11 : Gaudry, 12 : Manie, 13 : Lazaret.

*Fig. 2: First lower molar of *Arvicola cantiana*. 1: Gigny IX, 2: Gigny XIX, 3: Gigny XXII, 4: Moula XIV-XV, 5: Moula XIX-XVII, 6: Orgnac, 7: Eglise, 8: Vaufrey, 9: Artenac, 10: Suard, 11: Gaudry, 12: Manie, 13: Lazaret.*

- Largeur du triangle T4, $LT4 = \frac{[(\sqrt{(V10 - V9)^2 + (V18 - V17)^2}) / V6] * 100}{}$;
- Inclinaison du triangle T4, $IT4 = \frac{[(V4 - V3) / V6] * 100}{}$;
- Alternance des triangles T4 et T5, $AT4T5 = \frac{[(V11 - V9) / V6] * 100}{}$;
- Développement de triangles T4 et T5, $DT4T5 = \frac{[(V22 - V15) / V27] * 100}{}$;
- Asymétrie des triangles T2 et T3, $AT2-T3 = V24 / V21$;
- Rapport longueur/largeur, $V6V2 = V6 / V2$;
- Asymétrie de la dent, $AG = V1 / V2$;
- Longueur totale de la dent, $LT = V6$

Le poids des individus a aussi été estimé en utilisant la relation d'allométrie entre la surface de la première molaire inférieure et le poids (Legendre, 1989). La relation proche entre les deux paramètres a été utilisée

pour prédire les poids des espèces fossiles (Creighton, 1980 ; Gingerich et al., 1982 ; Legendre, 1989).

L'équation est : $Ln(Y) = Ln(b) + kLn(X)$

Où Y est le poids, X la surface de la première molaire inférieure et Ln (b) et k les deux paramètres de l'équation de régression pour les rongeurs avec Ln (b)=2,0875 et k=1,7548 (Legendre, 1989). La surface de la dent est calculée d'après les mesures de longueur et de largeur (Surface M/1 = L * l ; Legendre, 1989).

Afin de mieux connaître la variabilité intra-spécifique, l'ensemble des variables et des individus a été traité par une analyse factorielle discriminante (AFD) pour séparer les populations. Le niveau statistique de significativité pour chaque AFD est évalué par un test de Wilks' Lambda. Chaque population est représentée par le centroïde de son nuage de point pour faciliter la lecture du graphique.

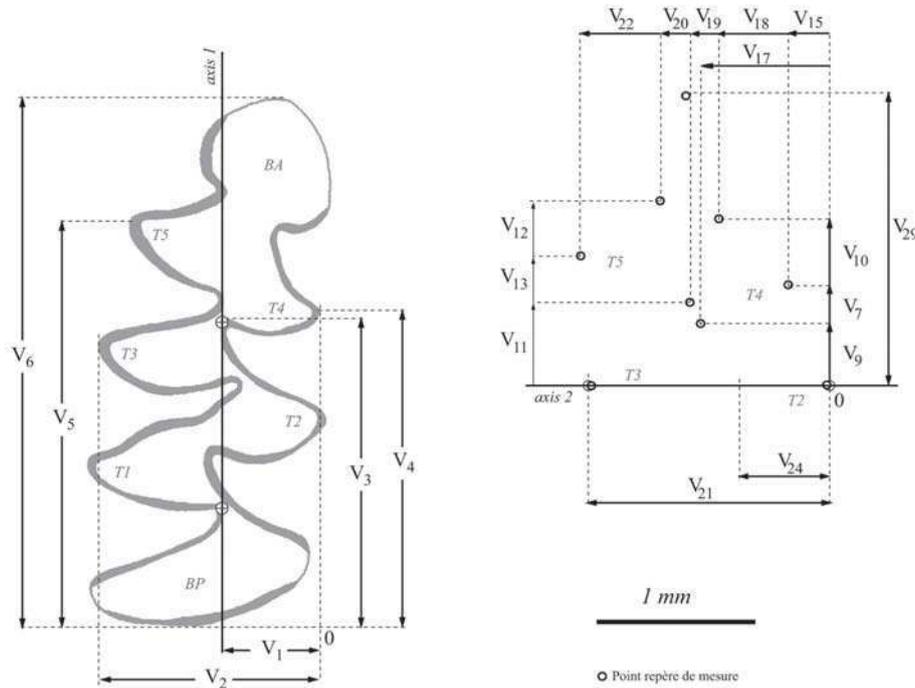


Fig. 3 : Morphométrie avec les 21 variables mesurées sur la surface occlusale de la première molaire inférieure (M/1) de *Arvicola*.
*Fig. 3: Morphometry with 21 variables measured on occlusal surface of the first lower molar (M/1) of *Arvicola*.*

Un test-t de Student et une analyse de variance (ANOVA, test F de Snedecor) ont été utilisés pour tester la significativité des différences observées pour les indices. Cette analyse est ensuite complétée par un test Post Hoc de Bonferroni-Dunn pour connaître les groupes qui sont particulièrement différents les uns des autres.

Des techniques de régression simple ont été effectuées pour estimer la relation entre le temps et les valeurs de certains indices (FBA, AT2-T3, LT) et du poids des individus. Le degré de corrélation linéaire est donné par le coefficient de corrélation (r) et la probabilité associée.

3 - RÉSULTATS

Dans un premier temps, une analyse factorielle discriminante a été réalisée à partir des variables standardisées (fig. 4). A chaque centroïde de nuage de points ont été attribués une lettre par population, une couleur par type de climat et d'environnement (froid et découvert en noir et tempéré et boisé en blanc), un chiffre pour le temps (stades isotopiques 9 à 3) et un symbole par région (Jura, Ardèche, Alpes méridionales, Dordogne et Charente). Pour illustrer les morphologies extrêmes de la partie antérieure de la dent, des polygones ont été construits sur les points repères de mesure.

Les deux premiers axes de l'analyse discriminante (fig. 4) expliquent 54,58 % de la variance totale, soit respectivement 39,41 % pour l'axe 1 et 15,17 % pour l'axe 2 (Wilk's Lambda : 0,1434940F approx. (252,4907) = 3,970679 $p < 0.000$). Sur l'axe 1, les variables le plus fortement corrélées positivement sont

V21 et V17 ($> 0,5$) et le plus négativement, V19, V22, (0,62). Sur l'axe 2, les variables le plus fortement corrélées positivement sont V12, V2, V4 et V29 (0,9) et le plus négativement V1 ($> 1,0$). La variabilité porte sur les variables de largeur de la partie antérieure sur l'axe 1 et plutôt sur des variables de longueur sur l'axe 2. Trois ensembles peuvent être définis, le premier regroupant les populations d'Orgnac et de Gaudry, le deuxième composé uniquement par la population du Lazaret et le troisième contenant les autres populations. Ces trois ensembles sont indépendants du climat, de l'environnement, du temps, et de la géographie.

Dans un deuxième temps, les indices morphologiques se focalisant sur une partie précise de la M/1 ont été comparés entre les catégories de climats et d'environnement, puis entre différents stades isotopiques et enfin entre les différentes régions.

Pour le facteur climat et environnement (tab. 2), les indices qui présentent des différences significatives sont la fermeture de la boucle antérieure (FBA), l'asymétrie

Indices	Froid et ouvert N=295 M $\pm\sigma$	Tempéré et fermé N=204 M $\pm\sigma$	test-t (p)
FBA	26,91 \pm 6,02	28,39 \pm 6,21	0,008
V6V2	2,50 \pm 0,12	2,53 \pm 0,14	0,0058
AG	43,99 \pm 2,15	44,47 \pm 2,25	0,0177
LT	3,81 \pm 0,22	3,87 \pm 0,24	0,0056

Tab. 2 : Comparaisons des indices significatifs pour le facteur climat et environnement par un test-t de student (N : nombre d'individus, M : moyenne et σ : écart type).

Tab. 2: Comparisons of the significant indexes for the climate and environment factor by a Student t-test (N: number of individuals, M: mean and σ : standard deviation).

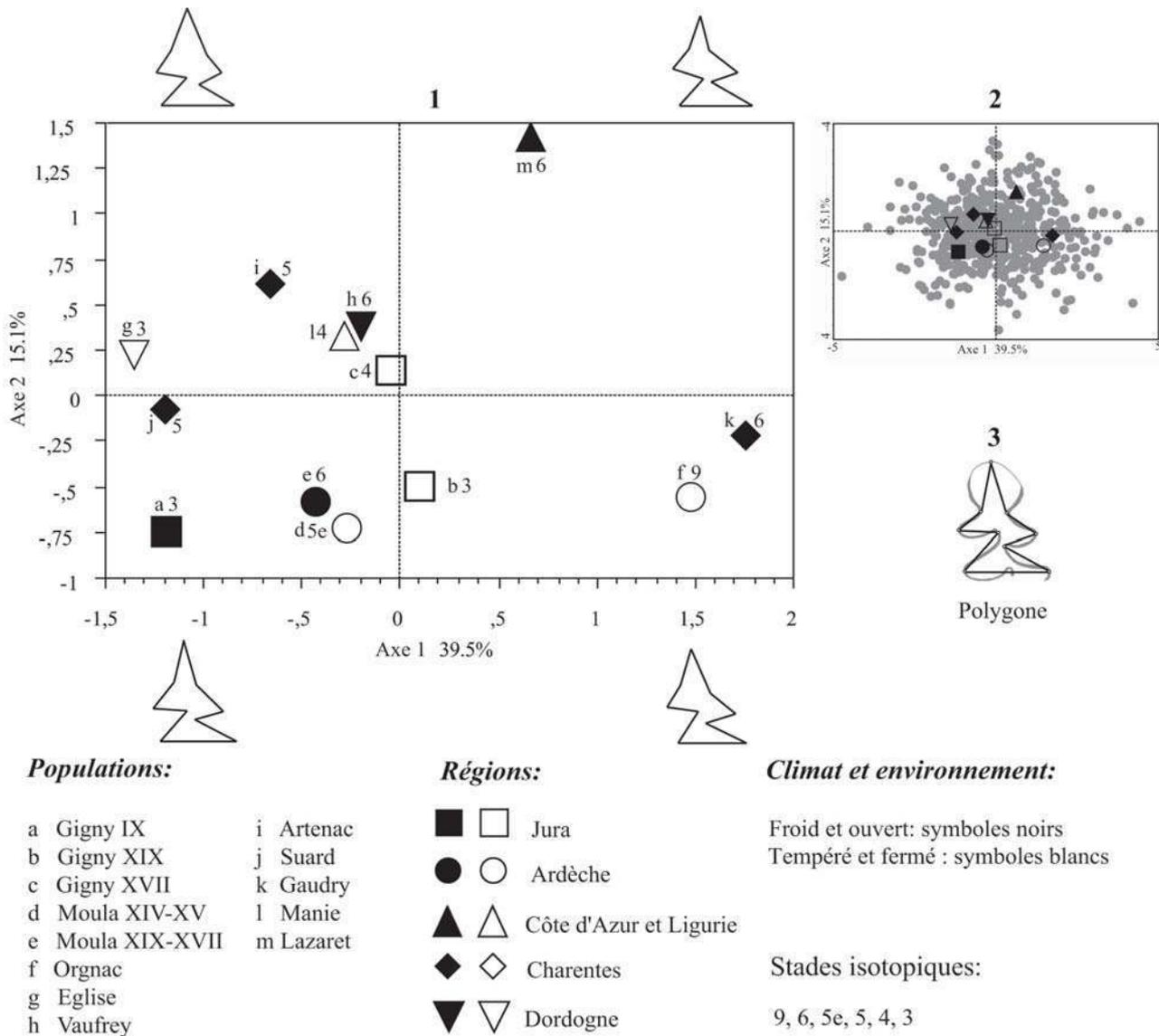


Fig. 4 : Analyse factorielle discriminante à partir des 21 variables standardisées. 1 : distribution des centroïdes de chaque population sur les deux premiers axes. 2 : distribution des centroïdes de chaque population avec le nuage de point de l'ensemble des individus de l'espèce (N=502). 3 : polygones construits sur les points repères de mesure pour illustrer les morphologies extrêmes de la partie antérieure de la M/I. Les symboles noirs correspondent à un climat froid et un environnement ouvert alors que les symboles blancs correspondent à un climat tempéré et un environnement boisé.

Fig. 4: Factorial discriminant analysis from 21 standardised variables. 1: distribution of centroids of each population on the two first axes. 2: distribution of centroids of each population with scatter points of the species individual whole (N=502). 3: polygons drawn according to landmarks to illustrate extreme morphology of anterior part of the M/I. Black symbols correspond to cold climate and open environment while white symbols correspond to woody environment.

générale de la dent (AG), la longueur totale de la dent (V6) et le rapport longueur/largeur (V6/V2). Les individus vivant sous un climat tempéré et dans un environnement fermé ont une boucle antérieure plus large (FBA=28,39), une dent plus asymétrique (AG=44,47), une longueur totale de la dent un peu plus importante (LT=3,87) et un rapport longueur/largeur plus marqué (V6/V2=2,53).

Pour le facteur temps (stades isotopiques de l'oxygène) (tab. 3), les indices qui présentent des différences significatives sont le développement de la partie antérieure (DPA), la fermeture de la boucle antérieure (FBA), la largeur du triangle T4 (LT4), le développement des triangles T4 et T5 (DT4T5), l'asymétrie des triangles T2 et T3 (AT2-T3), l'asymétrie de la dent

(AG), la longueur totale de la dent (LT) et le poids des individus (Ln(Y)). Le groupe stade isotopique 9 montre une boucle antérieure à fermeture la plus étroite (FBA=25,40), des triangles T2-T3 les moins asymétriques (AT2-T3=36,67), des M/I les moins longues (LT=3,69) et des individus au poids le plus faible (Ln(Y)=5,05). Les populations du stade isotopique 6 présentent une boucle antérieure à fermeture étroite (FBA=25,98), une asymétrie des triangles T2 et T3 moyenne (AT2-T3=38,19) et des M/I peu asymétriques (AG=43,70). Les M/I de l'ensemble stade isotopique 5e sont les plus asymétriques (AG=46,26). Les populations du stade isotopique 5 présentent une partie antérieure et des triangles T4-T5 les plus développés (DPA=0,562 ; DT4-T5=93,14) et des triangles T2-T3

A

Indices	MIS 9 N=30 M ± σ	MIS 6 N=197 M ± σ	MIS 5e N=40 M ± σ	MIS 5 N=69 M ± σ	MIS 4 N=62 M ± σ	MIS 3 N=101 M ± σ
DPA	0,542 ± 0,017	0,549 ± 0,015	0,546 ± 0,019	0,562 ± 0,019	0,553 ± 0,038	0,549 ± 0,015
FBA	25,40 ± 7,82	25,98 ± 6,31	30,03 ± 4,79	27,73 ± 4,33	28,77 ± 5,71	29,22 ± 6,14
LT4	16,39 ± 2,97	16,58 ± 2,06	16,40 ± 1,96	16,35 ± 2,19	16,50 ± 2,85	15,73 ± 2,00
DT4T5	91,03 ± 2,42	91,48 ± 2,57	92,89 ± 3,29	93,14 ± 2,42	91,66 ± 2,67	92,02 ± 3,35
AT2-T3	36,67 ± 1,57	38,19 ± 2,04	39,63 ± 1,93	39,69 ± 1,66	38,68 ± 1,73	39,74 ± 2,09
AG	43,96 ± 2,33	43,70 ± 2,16	46,26 ± 2,34	44,69 ± 2,09	44,23 ± 1,77	44,03 ± 1,99
LT	3,69 ± 0,23	3,82 ± 0,22	3,83 ± 0,17	3,82 ± 0,25	3,90 ± 0,22	3,87 ± 0,26
Poids	5,05 ± 0,14	5,17 ± 0,17	5,16 ± 0,19	5,18 ± 0,22	5,23 ± 0,17	5,22 ± 0,21

B

Indices	ANOVA (p)	Bonferroni Dunn
DPA	<0,0000	S (MIS 5/ MIS 3) S (MIS 5/ MIS 5e) S (MIS 5/ MIS 6) S (MIS 5/ MIS 9)
FBA	<0,0000	S (MIS 6/ MIS 3) S (MIS 6/ MIS 4) S (MIS 6/ MIS 5) S (MIS 9/ MIS 3) S (MIS 9/ MIS 5)
LT4	0,0388	S (MIS 3/ MIS 6)
DT4T5	<0,0000	S (MIS 5/ MIS 4) S (MIS 5/ MIS 6) S (MIS 5/ MIS 9)
AT2-T3	<0,0000	S (MIS 3/ MIS 4) S (MIS 3/ MIS 6) S (MIS 3/ MIS 9) S (MIS 4/ MIS 5) S (MIS 4/ MIS 9) S (MIS 5/ MIS 6) S (MIS 5/ MIS 9) S (MIS 6/ MIS 5e) S (MIS 6/ MIS 9)
AG	<0,0000	S (MIS 3/ MIS 6) S (MIS 5e/ MIS 4) S (MIS 5e/ MIS 5) S (MIS 5e/ MIS 6) S (MIS 5e/ MIS 9) S (MIS 5/ MIS 6)
LT	0,0008	S (MIS 9/ MIS 3) S (MIS 9/ MIS 4)
Poids	0,0008	S (MIS 9/ MIS 3) S (MIS 9/ MIS 4) S (MIS 9/ MIS 6)

Tab. 3 : Comparaison des indices significatifs pour le facteur temps (MIS = Marine Isotopic Stages) par une ANOVA et un test de Bonferroni Dunn (N : nombre d'individus, M : moyenne et σ : écart type).

Tab. 3: Comparisons of the significant indexes for the time factor (MIS = Marine Isotopic Stages) by an ANOVA and a Bonferroni Dunn test (N: number of individuals, M: mean and σ: standard deviation).

très asymétriques (AT2-T3=39,69). Pour l'indice de la largeur du T4 (LT4), seul le couple MIS3/MIS6 est significativement différent. Les M/1 du groupe stade isotopique 3 ont le T4 le moins large (LT4=15,73) alors que les M/1 du groupe stade isotopique 6 ont le T4 le plus large (LT4=16,58). La fermeture de la boucle antérieure (FBA), l'asymétrie des triangles T2 et T3, la longueur totale de la M/1 et le poids des individus augmentent avec le temps (fig. 5 et 6). Pour LT et le poids, les différences sont significatives entre les ensembles extrêmes, stade isotopique 9 et stades isotopiques 4 et 3. Néanmoins, il n'y a pas de relation entre augmentation des valeurs des indices FBA, AT2-T3, LT et le poids, et le temps. Seulement 23,3 % de la variabilité de FBA, 30,9 % de la variabilité de AT2-T3, 16,4 % de la variabilité de LT et 15,8 % de la variabilité des valeurs du poids sont expliqués par le temps (FBA : $r=0,233$ $p<0,0001$; AT2-T3 $r=0,309$ $p<0,0001$; LT : $r=0,164$ $p<0,0001$; Ln(Y) : $r=0,158$ $p<0,0001$).

Pour le facteur géographie (région) (tab. 4), le développement de la partie antérieure (DPA), la fermeture de la boucle antérieure (FBA), la largeur du triangle T4 (LT4), l'alternance des triangles T4-T5 (AT4-T5), l'asymétrie des triangles T2 et T3 (AT2-T3), l'asymétrie

de la dent (AG), la longueur totale de la dent (LT) et le poids des individus (Ln(Y)) sont les indices qui présentent le plus de différences significatives. Les populations d'Ardèche montrent une partie antérieure la moins développée (DPA=0,545), une M/1 fortement asymétrique (AG=45,05) et de faible longueur totale des M/1 (LT=3,77) et le plus faible poids des individus (Ln(Y)=5,12). Les populations de Charente présentent une partie antérieure la plus développée (DPA=0,555) et des triangles T2 et T3 les moins asymétriques (AT2-T3=38,32). Les triangles T4 des populations des Alpes méridionales sont les plus larges (LT4=17,44). Les populations de Dordogne montrent des triangles T2 et T3 les plus asymétriques (AT2-T3=39,48), la plus forte longueur totale de la M/1 (LT=3,89) et des individus au poids le plus important (Ln(Y)=5,24). L'alternance des triangles T4 et T5 est significativement différente pour le couple Jura/Alpes méridionales, avec des triangles les moins alternes pour le groupe Jura (AT4T5=4,65) et les plus alternes pour le groupe Alpes méridionales (AT4T5=5,31). La largeur du triangle T4 et l'alternance des triangles T4 et T5 tendent à diminuer du Sud vers le Nord. Aucun gradient Est-Ouest n'est remarqué pour tous les indices.

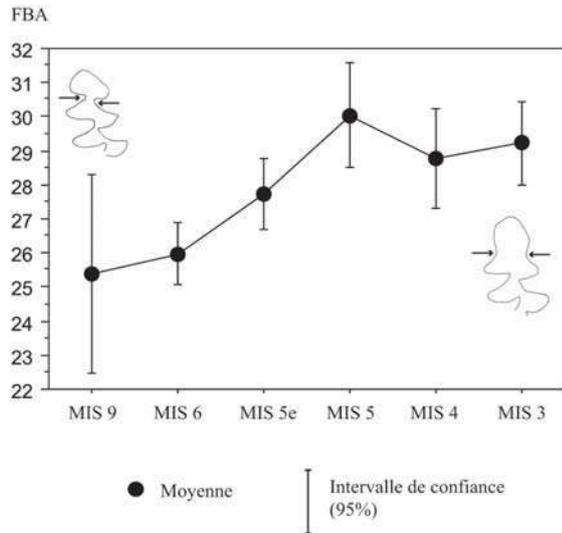


Fig. 5 : Analyse de variance sur l'indice LT (Longueur Totale de la M/1=V6) et le poids entre les différents stades isotopiques de l'oxygène (MIS = Marine Isotopic Stages).

Fig. 5: Variance analysis on LT indexes (Total Length of M/1=V6) and body weight between the different oxygen isotopic stages (MIS = Marine Isotopic Stages).

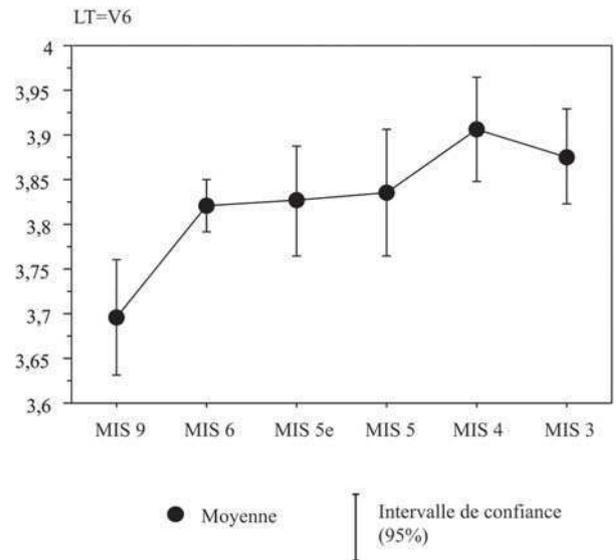


Fig. 6 : Analyse de variance sur les indices FBA (ouverture de la boucle antérieure) et AT2-T3 (alternance des triangles T2-T3) entre les différents stades isotopiques de l'oxygène (MIS = Marine Isotopic Stages).

Fig. 6: Variance analysis on FBA (opening of anterior loop) and AT2-T3 (alternation of triangles T2 and T3) indexes between the different oxygen isotopic stages (MIS = Marine Isotopic Stages).

4 - DISCUSSION

Notre étude montre que, en France et en Ligurie, l'espèce *Arvicola cantiana* présente une grande variabilité morphologique sans gradient remarquable en fonction du climat et de l'environnement, du temps ou de la géographie sur l'ensemble de la forme. Toutefois, la majorité des parties précises de la première molaire inférieure, excepté la hauteur de la boucle antérieure, l'ouverture du T4 et l'inclinaison du T4, montre une grande variabilité et permet de distinguer des ensembles de populations en fonction des trois facteurs définis.

La morphologie des individus vivant dans des conditions de climat froid ou tempéré et d'environnement ouvert ou fermé peut être séparée par quatre indices dont trois portant sur la forme générale de la M/1

(asymétrie de la dent, AG, longueur totale, LT, et rapport longueur/largeur, V6/V2). La M/1 est plus asymétrique, plus longue et la boucle antérieure a une fermeture plus large pour les individus vivant sous un climat tempéré et dans un environnement ouvert.

Pour le facteur temps et le facteur géographie, huit indices parmi les douze indices calculés montrent des différences significatives. Pour le temps, ce sont les indices de l'asymétrie des triangles T2 et T3 (AT2-T3), de l'asymétrie de la dent (AG) et de la fermeture de la boucle antérieure (FBA) qui marquent le plus de différence. L'indice de la largeur du triangle T4 (LT4) marque le moins de différence. Les groupes stade isotopique 9, 6, 5e, 5 sont caractérisés par le plus grand nombre d'indices morphologiques.

Pour la géographie, tous les indices sauf l'alternance des triangles T4 et T5 (AT4-T5) et la longueur totale de

A

Indices	Jura N=109 M ± σ	Ardèche N=100 M ± σ	CAL N=61 M ± σ	Dordogne N=98 M ± σ	Charente N=131 M ± σ
DPA	0,547 ± 0,015	0,545 ± 0,017	0,552 ± 0,038	0,555 ± 0,013	0,555 ± 0,018
FBA	29,15 ± 6,33	28,12 ± 6,11	27,70 ± 6,74	27,42 ± 5,78	25,67 ± 5,55
OT4	12,16 ± 1,81	11,86 ± 2,14	12,95 ± 1,98	11,98 ± 61,80	12,18 ± 1,87
LT4	15,78 ± 2,16	16,18 ± 2,18	17,44 ± 2,58	16,17 ± 2,06	16,54 ± 2,15
IT4	2,02 ± 1,88	1,70 ± 2,27	0,72 ± 2,20	1,70 ± 1,87	2,20 ± 1,94
AT4T5	4,65 ± 1,47	5,13 ± 1,49	5,31 ± 1,51	5,05 ± 1,41	4,99 ± 1,38
AT2-T3	39,12 ± 1,96	38,55 ± 2,15	38,535 ± 1,80	39,48 ± 2,07	38,32 ± 2,21
V6V2	2,53 ± 0,13	2,51 ± 0,12	2,47 ± 0,15	2,50 ± 0,12	2,52 ± 0,13
AG	44,09 ± 1,92	45,05 ± 2,38	43,72 ± 2,26	44,29 ± 1,90	43,75 ± 2,30
LT	3,85 ± 0,21	3,77 ± 0,20	3,84 ± 0,28	3,89 ± 0,24	3,82 ± 0,22
Poids	5,19 ± 0,17	5,12 ± 0,18	5,22 ± 0,21	5,24 ± 0,21	5,16 ± 0,19

B

Indices	ANOVA (p)	Bonferroni Dunn
DPA	0,0003	S (Ardèche/Charente) S (Ardèche/ Dordogne) S (Charente/Jura)
FBA	0,0003	S (Charente/Ardèche) S (Charente/Jura)
LT4	<0,0000	S (CAL/Ardèche) S (CAL/Dordogne) S (CAL/Jura)
AT4T5	0,0422	S (Jura/CAL)
AT2-T3	0,0001	S (Dordogne/Ardèche) S (Dordogne/Charente) S (Charente/Jura)
AG	<0,0000	S (Ardèche/Charente) S (Ardèche/Jura) S (Ardèche/CAL)
LT	0,0061	S (Ardèche/Dordogne)
Poids	0,0002	S (Ardèche/Dordogne) S (Ardèche/CAL) S (Dordogne/Charente)

Tab. 4 : Comparaison des indices significatifs pour le facteur géographie par une ANOVA et un test de Bonferroni Dunn (N : nombre d'individus, M : moyenne et σ : écart type).

Tab. 4: Comparisons of the significant indexes for the geographic factor by an ANOVA and a Bonferroni Dunn test (N: number of individuals, M: mean and σ: standard deviation).

la dent montrent un maximum de différence significative. Les populations d'Ardèche et de Dordogne sont caractérisées par le plus grand nombre d'indices morphologiques. Le groupe de Jura se démarque des autres groupes seulement par des triangles T4-T5 peu alternes.

Notre étude montre d'une part que les individus ayant une taille et un poids plus importants se rencontrent principalement lors des épisodes tempérés et d'autre part que la longueur totale de la M/1 et le poids des individus augmentent avec le temps. La première observation correspondrait à l'inverse de la loi de Bergmann qui décrit la variation de la taille et de la masse corporelle avec la latitude chez les vertébrés homéothermes et stipule que les individus de grande taille montrent une meilleure résistance au froid (Bergmann, 1847 ; McNab, 1971 ; Newell, 1949). Meiri & Dayan (2003) suggèrent que de manière générale les mammifères suivent la loi de Bergmann sauf pour de rares exceptions (p.ex *Mustela erminea* ; Erlinge, 1987) et que les rongeurs et les insectivores dévient de cette généralisation. De récentes études sur le genre *Ctenomys* (Caviomorpha, Ctenomyidae ; Medina *et al.*, 2007) montrent qu'au niveau inter- et intra-spécifique la loi de Bergmann est inverse. La présence d'un gradient « Bergmannien » peut être cachée par les

exigences écologiques des espèces (p.ex. habitat, hibernation, migration, étendue de l'aire de répartition ; Dayan & Simberloff, 1994 ; Dayan *et al.*, 1991). La deuxième observation semble répondre à la loi de Cope, qui décrit la tendance au sein d'un groupe à l'augmentation de taille au cours du temps (Cope, 1871 ; Stanley, 1973). Cependant, cette loi n'est pas vérifiée puisque le degré de corrélation entre ces paramètres est très bas et que le pourcentage de la variabilité des valeurs de longueur totale et de poids expliqué par le temps est très faible. La validité de ces lois est sujette à de nombreux débats quant aux mécanismes explicatifs de ces lois et aux nombreuses exceptions (p.ex. Ashton *et al.*, 2000 ; Ashton, 2001 ; Blackburn *et al.*, 1999 ; Geist, 1987).

Arvicola cantiana est morphologiquement très variable, mais constitue une unité dans laquelle aucune forme particulière ne peut être distinguée du point de vue écologie, contrairement à l'espèce actuelle, *Arvicola terrestris*, qui présente deux écotypes en fonction de l'habitat, une forme fouisseuse et une forme aquatique. Aucun gradient dans la variabilité morphologique ne semble suggérer la différenciation des espèces actuelles et des deux écotypes.

Arvicola cantiana présente une grande variabilité morphologique sans gradients visibles bien que l'espèce

soit largement distribué en France et en Ligurie de la fin du Pléistocène moyen au Pléistocène supérieur. Cette homogénéité représente une particularité chez les campagnols dans la mesure où une variabilité morphologique intra-spécifique est détectée soit dans l'actuel (Nappi *et al.*, 2006), soit dans le fossile (Montuire & Brunet-Lecomte, 2004). La grande plasticité phénotypique d'*Arvicola cantiana* pourrait être liée à la tolérance climatique traduisant ainsi une grande résistance aux changements climatiques au cours du temps, quelle que soit la localisation géographique. Alors que certaines espèces développent des adaptations particulières à des habitats spécialisés, d'autres montrent des adaptations flexibles leur permettant d'habiter de larges niches écologiques et de survivre à des changements majeurs de l'environnement (Lister, 2004).

REMERCIEMENTS

Nous souhaitons remercier Elodie Renvoisé pour la relecture du manuscrit et les deux relecteurs anonymes pour leurs remarques utiles.

Cet article est une contribution à l'équipe « Forme, Evolution, Diversité », Biogéosciences, UMR CNRS 5561 et au département de préhistoire du Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie Humaine, UMR CNRS 5198.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBASSI M., & DESCLAUX E., 1996 - *Arvicola* Lacépède, 1799 (*Rodentia*, *Mammalia*) de quatre séquences du Sud-Est de la France et de Ligurie datant de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur. *Quaternaire*, **8** (1), 29-37.
- ABBASSI M., DESCLAUX E., MARQUET J.-C., & CHALINE J., 1998 - Répartition et évolution des *Arvicola* Lacépède, 1799 (*Rodentia*, *Mammalia*) au cours du Pléistocène moyen et supérieur en France et en Ligurie. *Quaternaire*, **9** (2), 105-116.
- ARRODA D., GIUGGIOLA O., IMPERIALE G., LAMBERTI A., OXIOLA M., & VICINO G., 1976 - Le Manie. Il giacimento musteriano dell'Arma (Finale, Savona). *Archeologia in Liguria, Scavi e scoperte 1967-75. Documentazione Soprintendenza Archeologia Della Liguria*, Genova, 113-144.
- ASHTON K.G., 2001 - Are ecological and evolutionary rules being dismissed prematurely? *Diversity and Distribution*, **7** (6), 289-295.
- ASHTON K.G., TRACY M.C., & QUEIROZ A., 2000 - Is Bergmann's rule valid for mammals? *The American Naturalist*, **156**, 390-415.
- BERGMANN C., 1847 - Über die Verhältnisse des Wärmekönnomie des Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studine*, **1**, 595-708.
- BRUNET-LECOMTE P., 1988 - *Les campagnols souterrains (Terricola, Arvicolidae, Rodentia) actuels et fossiles d'Europe occidentale*. Thèse de Doctorat, Université de Bourgogne, 146 p.
- BLACKBURN T.M., GASTON K.J., & LODER N., 1999 - Geographic gradients in body size, a clarification of Bergmann rules. *Diversity and Distributions*, **5**, 165-174.
- CHALINE J., 1972 - *Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France (systématique, biostratigraphie, paléoclimatologie)*. Cahier de Paléontologie, Ed. CN.R.S., Paris, 410 p.
- CHALINE J., & LAURIN B., 1986 - Phyletic gradualism in a European Pliocene *Miomys* lineage (*Arvicolidae*, *Rodentia*). *Paleobiology*, **12**, 2, 203-216.
- CHALINE J., 1987 - Arvicolid data (*Arvicolinae*, *Rodentia*) and evolutionary concepts. *Evolutionary Biology*, **21**, 237-310.
- CHALINE J., & BROCHET G., 1989 - Les rongeurs et leurs significations paléocologiques et paléoclimatiques. In M. Campy, J. Chaline & M. Vuillemeys (eds.), *La Baume de Gigny (Jura)*. Gallia Préhistoire, 27^{ème} suppl., 97-110.
- COMBIER J., 1967 - Le Paléolithique d'Ardèche dans son cadre paléoclimatique. *Publications de l'Institut de Préhistoire, Bordeaux*, Mémoire n°4, 31-127.
- COMBIER J., 1976 - Gisement acheuléen d'Orgnac III. IX^e congrès U.S.P.P. Nice, Livret guide de l'excursion A8, Paléolithique et Néolithique, 212-226.
- COPE E.D., 1871 - The method of creation of organic forms. *Proceeding of the American Philosophical Society*, **12**, 229-263.
- DAYAN T., & SIMBERLOFF D., 1994 - Morphological relationships among coexisting heteromyids: an incisive dental character. *American Naturalist*, **143**, 162-477.
- DAYAN T., SIMBERLOFF D., TCHERNOV E., & YOM-TOV Y., 1991 - Calibrating the paleothermometer: climate, communities, and the evolution of size. *Paleobiology*, **17**, 189-199.
- CREIGHTON G.K., 1980 - Static allometry of mammalian teeth and the correlation of tooth size and the body size in contemporary mammals. *Journal of Zoology*, **191**, 435-443.
- CUENCA-BESCÓS G., LAPLANA C., & CANUDO J.I., 1999 - Biochronological implication of the Arvicolidae (*Rodentia*, *Mammalia*) from the Lower Pleistocene hominid-bearing level of Trinchera Dolina 6 (TD6, Atapuerca, Spain)? *Journal of Human Evolution*, **37**, 353-373.
- DEFLEUR A., CREGUT-BONNOURE E., & DESCLAUX E., 1998 - Première mise en évidence d'une séquence eemienne à restes humains dans le remplissage de la Baume Moula-Guercy (Soyons, Ardèche). *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **326** (6), Ila, 453-458.
- DEBENATH A., 1974 - *Recherches sur les terrains quaternaires charentais et les industries qui leur sont associées*. Doctorat d'État, Université Bordeaux I, 678 p.
- DELAGNES A., TOURNEPICHE J.-F., ARMAND D., DESCLAUX E., DIOT M.-F., FERRIER C., LE FILLATRE V., & VANDERMEERSCH B., 1999 - Le gisement Pléistocène moyen et supérieur d'Artenac (Saint-Mary, Charente) : premier bilan interdisciplinaire. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, **4**, 469-496.
- DELPECH F., 1988 - Les grands mammifères, à l'exception des Ursidés. In J.P. Rigaud (dir.), *La grotte Vaufrey, paléoenvironnements, chronologie, activités humaines*. Mémoire de la Société Préhistorique Française, 213-289.
- DESCLAUX E., ABBASSI M., MARQUET J.-C., CHALINE J., & KOLFSCHOTEN VAN T., 2000 - Distribution and evolution of *Arvicola* LACEPEDE, 1799 (*Mammalia*, *Rodentia*) in France and Liguria (Italy) during the Middle and the Upper Pleistocene. *Acta zoologica cracoviensia*, **43** (1-2), 107-125.
- ESCUDÉ E., MONTUIRE S., DESCLAUX E., QUÉRÉ J.-P., RENVOISÉ E., & JEANNET M., 2007 - *Arvicola* LACÉPÈDE, 1797: a useful tool for constructing a biochronological framework? *Journal of Archaeological Science*, sous presse.
- ERLINGE S., 1987 - Why do European stoats *Mustela erminea* not follow Bergmann's rule? *Holarctic Ecology*, **10**, 33-39.
- FORNASIERO O., 1989 - *Cronostratigrafia di due giacimenti Quaternari continentali a mammiferi della Liguria*. Corso di Laurea in Scienze Geologiche, Università degli studi di Ferrara, 119 p.
- GEIST V., 1987 - Bergmann's rule is invalid. *Canadian Journal of Zoology*, **65**, 1035-1038.
- GINGERICH P.D., SMITH B.H., & ROSENBERG K., 1982 - Allometric scaling on the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils. *American Journal of Physical Anthropology*, **58**, 81-100.
- HEINRICH W.-D., 1978 - Zur biometrischen Erfassung eines Evolutionstrends bei *Arvicola* (*Rodentia*, *Mammalia*) aus dem Pleistozän Thüringens. *Säugetierkd. Informationen*, **2/3**, p. 21.
- HINTON M.A.C., 1910 - A preliminary account of the British Voles and Lemmings; with some remarks on the Pleistocene climate and geography. *Proceedings of the Geological Association of London*, **21**, 489-507.

- HURTH E., MONTUIRE S., SCHMITTBUHL M., LE MINOR J.-M., SCHAAF A., VIRIOT L., & CHALINE J., 2003** - Examination of the tooth morphospace of three *Mimomys* lineages (Arvicolinae, Rodentia) by elliptical Fourier methods. *Coloquios de Paleontologia*, **1**, 325-334.
- KOENIGSWALD W. von, 1980** - Schmelzstruktur und Morphologie in dem molaren der Arvicoliden (Rodentia). *Abhandlungen Senckenberg. Naturforschung Gesellschaft*, **59** (1), 1-94.
- KOENIGSWALD W. Von, & KOLFSCHOTEN T. van, 1996** - The *Mimomys-Arvicola* boundary and the enamel thickness quotient (SDQ) of *Arvicola* as stratigraphic markers in the Middle Pleistocene. *The early Middle Pleistocene in Europe*, Balkema, 211-238.
- KOLFSCHOTEN T. van, 1990** - The evolution of mammal fauna in the Netherlands and the middle Rhine area (Western Germany) during the late middle Pleistocene. *Mededelingen Rijks Geologischen Dienst*, **43** (3), 42-74.
- KOLFSCHOTEN T. van, 1992** - Aspect of the migration of mammals to northwestern Europe during the Pleistocene, in particular the reimmigration of *Arvicola terrestris*. *Courrier Forschungsinstitut Senckenberg*, **153**, 213-220.
- KOWALSKI K., 2001** - Pleistocene Rodents of Europe. *Folia Quaternaire*, **72**, 3-389.
- LAPLANA C., MONTUIRE S., BRUNET-LECOMTE P., & CHALINE J., 2000** - Révision des *Allophaiomys* (Arvicolinae, Rodentia, Mammalia) des Valerots (Côte-d'Or, France). *Geodiversitas*, **22**, 255-267.
- LAVILLE H., PRAT F., & THIBAUT C., 1973** - Un gisement à faune du Pléistocène moyen : la grotte de l'Eglise à Cénac et Saint-Julien (Dordogne). *Quaternaria*, **XIV**, 71-119.
- LAVILLE H., 1973** - *Climatologie et chronologie du Paléolithique en Périgord. Etude sédimentologique des dépôts en grottes et en abris*. Doctorat d'État, Université de Bordeaux I, 716 p.
- LEGENDRE S., 1989** - *Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structure, milieux et évolution*. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A, **16**, 110 p.
- LE LOUARN H., & QUERE J.-P., 2003** - *Les rongeurs de France*. Faunistique et biologie, 2^e édition revue et augmentée, INRA édition, Paris, 256 p.
- LINNAEUS C., 1758** - *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classis, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tenth ed. I. Laurenti Salvii, Stockholm, 824 p.
- LISTER A.M., 2004** - The impact of Quaternary Ice Ages on mammalian evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **359**, 221-241.
- LUMLEY H. DE, 1989** - *Le Paléolithique inférieur et moyen du Midi Méditerranéen dans son cadre géologique*. Vème supplément à *Galia Préhistoire*, 2t., 896 p.
- MACNAB B.K., 1971** - On the ecological significance of Bergman's rule. *Ecology*, **52**, 845-854.
- MARCOLINI F., 2001** - *Continental Lower Valarno rodent biochronology and two new methods for the systematics of Mimomys (Arvicolidae, Rodentia)*. Dottorato di Ricerca in Scienze della Terra, Università degli Studi di Pisa, 133 p.
- MARCOLINI F., & MONTUIRE S., 2004** - Morphological variability analysis of *Mimomys* (Arvicolinae, Rodentia) from the Late Pliocene and Early Pleistocene of Central and South Europe. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **231** (2), 277-295.
- MARQUET J.-C., 1989** - *Paléoenvironnements et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs*. Doctorat d'État, Université de Bourgogne, 637p.
- MAUL L., MASINI F., ABBAZZI L., & TURNER A., 1998** - The use of different morphometric data for absolute age calibration of some South- and Middle European arvicolid population. *Palaeontographia Italica*, **85**, 111-151.
- MEDINA A.I., MARTI D.A., & BIDAU C.J., 2007** - Subterranean rodents of the genus *Ctenomys* (Caviomorpha, Ctenomyidae) follow the converse to Bergmann's rule. *Journal of Biogeography*, **34**, 1439-1454.
- MEIRI S., & DAYAN T., 2003** - On the validity of Bergman's rule. *Journal of Biogeography*, **30**, 331-351.
- MONTUIRE S., & BRUNET-LECOMTE P., 2004** - Relation between climatic fluctuation and morphological variability in *Microtus (Terricola) grafi* (Arvicolinae, Rodentia) from Bacho Kiro (Bulgaria, Upper Pleistocene). *Lethia*, **37** (1), 31-78.
- NAPPI A., BRUNET-LECOMTE P., & MONTUIRE S., 2006** - Intraspecific morphological tooth variability and geographical distribution: Application to Savi's vole, *Microtus (Terricola) savii* (Rodentia, Arvicolinae). *Journal of Natural History*, **40** (5-6), 345-358.
- NAVARRO N., ZATARIAN X., & MONTUIRE S., 2004** - Effects of morphometric descriptor changes on statistical classification and morphospaces. *Biological Journal of the Linnean Society*, **83**, 243-260.
- NEWELL N.D., 1949** - Phyletic size increase, an important trend illustrated by fossil invertebrates. *Evolution*, **3**, 103-124.
- RIGAUD J.P. (dir), 1988** - *La grotte Vaufray à Cénac et Saint-Julien (Dordogne). Paléoenvironnement, chronologie et activités humaines*. Mémoire de la Société Préhistorique française, **19**, 616 p.
- ROGNON P., & MISKOVSKY J.-C., 2002** - *Changements climatiques et paléoenvironnements*. In J.-C. Miskowsky (dir.), *Géologie de la Préhistoire*. Géopré éd., 1300 p.
- SHAW R.S., 1801** - *General Zoology on systematic natural history*. G. Kearsley, London, **2** (1), 75 p.
- STANLEY S.M., 1973** - An explanation for Cope's rule. *Evolution*, **27**, 1-26.
- SHENBROT G., & KRASNOV B., 2005** - *An atlas of the geographic distribution of the Arvicoline Rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae)*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 336 p.
- WUST-SAUCY A.-G., 1998** - *Polymorphisme génétique et phylogéographie du Campagnol terrestre Arvicola terrestris*. Diss. thesis, Université de Lausanne, 162 p.
- WILSON D., & REEDER D., 2005** - *Mammal species of the world a taxonomic and geographic reference*. 3thd edition, Washington and London, 1207p.