

Anomalies dentaires chez les Campagnols (Arvicolinae, Rodentia) : une clé de lecture possible de leur évolution ?

Didier MARCHAND* et Sophie MONTUIRE**

Résumé

L'observation de milliers de dents pour l'ensemble des genres *Microtus*, *Arvicola*, et *Clethrionomys* a permis de trouver un faible nombre d'individus présentant des anomalies dentaires, certaines n'étant connues que sur un seul individu. L'analyse de ces anomalies a montré : (1) qu'elles pouvaient être associées à la réapparition de caractères clairement ancestraux (puiselet), (2) que l'apparition de triangle(s) surnuméraire(s) (polyisomérisation de Thaler, 1962) s'apparentait à une morphologie novatrice ou (3) plus rarement à une vraie tératologie, (4) que la réduction du nombre de triangles s'apparentait à un retour à un motif ancien et (5) que certaines anomalies étaient clairement d'ordre traumatique. Cette étude permet de confirmer l'hypothèse selon laquelle, chez les Arvicolinae, les triangles surnuméraires qui s'observent sur les premières molaires inférieures (M_1) apparaissent d'abord, au cours de l'évolution du groupe, sur le bord lingual où les triangles sont plus développés que sur le bord jugal. Il en est de même pour les troisièmes molaires supérieures (M^3) où les triangles sont plus nombreux et plus développés là aussi sur le bord lingual.

Mots-clés : Rongeurs, anomalies dentaires, usure, *Microtus*, *Arvicola*, *Clethrionomys*.

Abstract

The study of some thousand teeth of the genus *Microtus*, *Arvicola*, and *Clethrionomys* showed that only a few individuals exhibit some dental anomalies, which are sometimes only described for one individual. The analysis of these dental anomalies showed : (1) that the anomalies could be associated with the occurrence of ancestral characters (enamel islet), (2) that the occurrence of supernumerary triangles (polyisomery sensu Thaler, 1962) is similar to an innovative morphology or (3) rarely to a real teratology, (4) that the reduction of triangle number is similar to a return to a former pattern, and (5) that some anomalies are clearly accidents. This study has confirmed the hypothesis that, during the evolution of arvicolines, the additional triangles on the first lower molars (M_1) first appeared on the lingual side on which triangles are more developed than on the labial side. A similar development is observed on the third upper molars (M^3) on which triangles are more numerous and more developed also on the lingual side.

Keywords: Rodents, dental anomalies, wear stage, *Microtus*, *Arvicola*, *Clethrionomys*.

*Centre des Sciences de la Terre, UMR CNRS 5561 Biogéosciences, Université de Bourgogne, 6 Bld Gabriel, 21000 DIJON. Didier.Marchand@u-bourgogne.fr

** UMR CNRS 5561 Biogéosciences & EPHE, Université de Bourgogne, 6 Bld Gabriel, 21000 DIJON. Sophie.Montuire@u-bourgogne.fr

Introduction

Les clés dichotomiques qui permettent de déterminer les rongeurs sur leurs dents se basent toujours sur un type moyen, par définition le plus fréquent (CHALINE *et al.*, 1974 ; LE LOUARN & QUERE, 2003). Mais lorsque l'on recherche de façon systématique les 'déviant', on constate que quelques rares individus peuvent présenter une variation morphologique de la surface occlusale que l'on peut qualifier de 'brutale'. La question qui se pose alors est la suivante : doit-on considérer ces variations morphologiques comme des tératologies (de *teratos* : monstre) ou comme des caractères soit nouveaux, soit anciens, qui innovent ou réapparaissent (atavisme), au sein d'une population homogène ?

Chez les campagnols (genres *Microtus* et *Arvicola*), les dents ont une croissance continue et se développent en hauteur (hypsodontie) et leurs sur-

faces occlusales sont constituées de triangles disposés en alternance entre une boucle antérieure et une boucle postérieure. Parmi les variations morphologiques observées, les plus fréquentes sont 1) l'apparition ou la disparition d'un triangle, 2) une asymétrie dentaire entre les côtés gauche et droit. Parfois, d'autres modifications plus subtiles apparaissent : replis d'émail, forme des boucles etc.

Mais à côté de ces modifications brutales, on peut également s'intéresser aux modifications de la morphologie de la table d'usure en fonction de l'âge des individus, les stades juvéniles ou très adultes pouvant donner des morphologies originales, d'aspect parfois ancestrales.

Description des "anomalies" dentaires

Chez les campagnols, chaque os dentaire ne porte que trois molaires puisque les dents de lait tombent au cours de la vie intra-utérine. Ces trois molaires sont notées M_1 à M_3 . Il en est de même sur le maxillaire où les trois molaires qui sont notées M^1 à M^3 .

L'étude des morphologies porte sur 4 espèces eurasiatiques : *Microtus arvalis*, *M. agrestis*, *Clethrionomys glareolus* et *Arvicola terrestris* (pour les répartitions géographiques, voir MÜSSER & CARLETON, 1992). Le matériel observé provient de différentes localités de la région Bourgogne. La nomenclature des triangles est présentée à la figure 1.

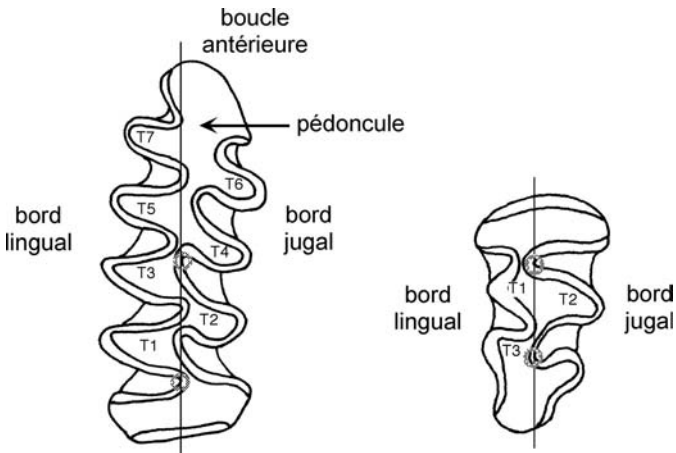


Figure 1. Nomenclature des triangles de la première molaire inférieure droite (M_1 , dessin de gauche) et de la troisième molaire supérieure droite (M^3 , dessin de droite).

Microtus arvalis, le Campagnol des champs

La mâchoire inférieure

La M_1 est constituée d'une large boucle postérieure suivie d'une alternance de triangles, plus développés d'un côté que de l'autre. Les plus grands triangles, T1, T3, T5 et T7 sont disposés sur le côté interne ou lingual et les plus petits, T2, T4 et T6, sur le côté externe ou jugal. Ces triangles sont clairement alternés par rapport à l'axe de la dent. La boucle antérieure, arrondie vers l'avant, est peu élargie ; elle est reliée aux triangles T6 et T7, eux-mêmes confluent, par un pédoncule plus ou moins ouvert.

Les deux autres molaires ont une morphologie plus simple puisque, entre la boucle antérieure réduite et la boucle postérieure plus large, le nombre de triangles est moindre. Sur la M_2 , il y a trois triangles bien individualisés, le quatrième étant ouvert sur la boucle antérieure d'aspect rectiligne. Les triangles les plus développés sont bien sûr situés sur le bord interne. Sur la M_3 , il n'y a que trois triangles et le triangle T2, situé sur le bord externe, est très réduit par rapport aux triangles T1 et T3 situés sur le bord interne. Plusieurs modifications de ce plan fondamental existent.

Les anomalies de la M_1

- Le triangle jugal T6 peut avoir une taille réduite (planche 1, figure 1) ou n'être plus représenté que par une petite excroissance (Pl.1, figure 2).
- Les triangles T6 et T7 peuvent être tous les deux présents, mais avoir une taille nettement inférieure à la moyenne ; dans ce cas, ils sont largement ouverts sur la boucle antérieure dont le pédoncule est bien sûr anormalement large (planche 1, figure 3). A noter que chez ce spécimen, la différence de taille entre les triangles internes et les triangles externes est étonnamment faible.
- Un spécimen (planche 1, figure 4) possède un petit triangle supplémentaire sur le côté externe (jugal) de la dent qui doit donc être numéroté T8. On note aussi que, chez ce spécimen, le T6 est anormalement réduit.
- Un autre spécimen (planche 1, figure 5) présente ce même petit triangle T8 supplémentaire mais dans ce cas 1) le T6 est peu réduit par rapport à la normale et 2) la boucle antérieure n'a pas son aspect arrondi habituel.

- Un spécimen sub-adulte se singularise par la présence d'une boucle antérieure qui possède une nette échancrure, ce qui donne à cette boucle un aspect nettement bifide (planche 1, figure 6).

- Chez un dernier individu, le pédoncule de la M_1 n'est pas confluent avec les triangles T6 et T7 car les replis d'émail de ces triangles sont accolés l'un à l'autre vers l'avant. (planche 1, figure 7).

La mâchoire supérieure

La M^3 est la dent qui a la structure la plus complexe, structure qui n'est pas sans rappeler celle de la M_1 . La boucle antérieure est suivie normalement de 5 triangles disposés de la façon suivante : T1 et T3, de petite taille, sont situés sur le bord externe (jugal) alors que les triangles T2, T4 et T6, beaucoup plus développés, sont situés sur le bord interne (lingual). À noter que les triangles T4 et T6, ne sont pas en alternance avec un triangle T5 et à plus forte raison T7. Cette M^3 se termine par une boucle postérieure peu développée.

Les deux premières molaires ont une morphologie plus simple dans la mesure où le nombre de triangles est plus réduit. La M^1 possède quatre triangles bien individualisés, le quatrième s'ouvrant sur une partie d'aspect rectiligne qui est en contact avec la boucle antérieure de la M^2 . Les triangles T2 et T4, situés sur le bord externe, sont un peu plus développés que les triangles du bord interne à savoir T1 et T3. La M^2 ne possède que trois triangles : les triangles T1 et T3 sont situés sur le bord externe, T3 se terminant par une partie d'aspect rectiligne qui touche la boucle antérieure de la M^3 . Le T2 est bien sûr situé sur le rebord interne et alterne avec les deux autres.

Les anomalies de la M^3

- Le triangle T6 peut être absent ou à peine ébauché ; dans ce cas, la boucle postérieure apparaît plus longue et bien arrondie dans sa partie postérieure (planche 1, figure 8).
- À l'opposé, les triangles internes et externes peuvent être plus nombreux. Dans le cas figuré ici, on constate qu'il existe sur la M^3 droite (planche 1, figure 9a), 3 petits triangles sur le bord externe (T1, T3, T5) et 4 triangles plus larges sur le bord interne (T2, T4, T6 et T8). Le même nombre de triangles existe sur la M^3 gauche (planche 1, figure 9b) mais dans ce cas, sur le bord interne, le triangle 8 est nettement plus petit.

- Chez un autre individu, on constate que la M^3 droite possède un triangle 6 bien individualisé avec un bord postéro-interne rectiligne (planche 1, fig. 10a). Par contre, sur la M^3 gauche (planche 1, fig. 10b), ce même triangle a un bord postéro-interne modifié par un repli d'émail. Là encore, on a une nette asymétrie des M^3 droite et gauche.

- Dernier exemple d'asymétrie : dans ce cas, la M^3 droite est tout à fait normale (planche 1, figure 11a). Par contre, la M^3 gauche (planche 1, figure 11b) présente deux anomalies : 1) sur le côté externe, on observe la présence d'un petit triangle supplémentaire (T5) et 2) le rebord du triangle 6 possède une très nette encoche dans sa partie axiale.

Les anomalies de la M^1

Chez l'individu de la Pl. 1, figure 12, on constate que la boucle postérieure de la M^1 droite (figure 12a) présente sur le côté interne ou lingual une expansion qui mime celle que l'on observe toujours sur la M^2 de *M. agrestis*. À noter deux choses : 1) l'expansion observée sur la M^1 droite n'existe pas sur la M^1 gauche (figure 12b) et 2) ce type d'expansion n'existe pas sur les M^2 de cet individu. On peut proposer d'interpréter cette expansion comme un petit triangle supplémentaire que l'on pourrait alors considérer comme un T5 puisqu'il se trouve, comme dans le cas de la M^3 , sur le bord interne.

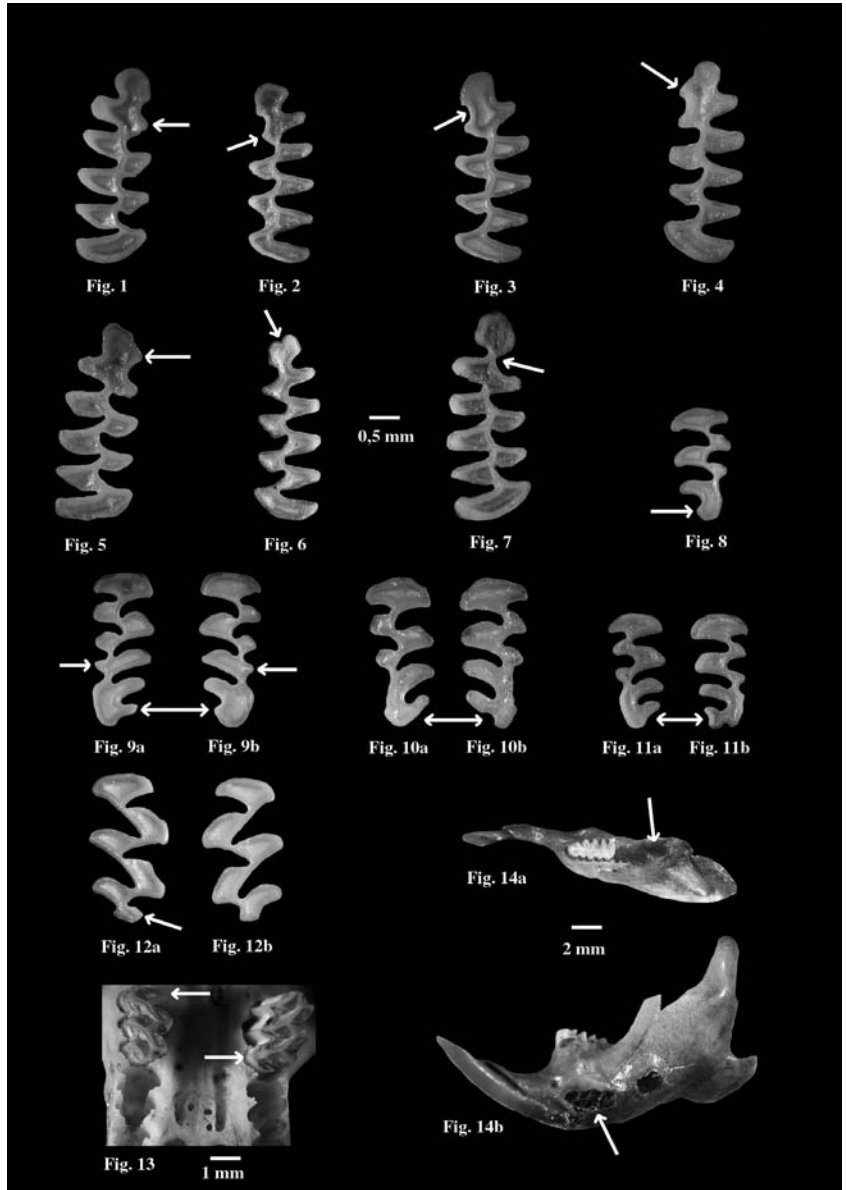


PLANCHE 1.

Figure 1. Première molaire inférieure (M_1) droite de *Microtus arvalis* (Campagnol des champs).

Figure 2. M_1 gauche de *Microtus arvalis*.

Figure 3. M_1 gauche de *Microtus arvalis*.

Figure 4. M_1 gauche de *Microtus arvalis*.

Figure 5. M_1 droite de *Microtus arvalis*.

Figure 6. M_1 gauche sub-adulte de *Microtus arvalis*.

Figure 7. M_1 droite de *Microtus arvalis*.

Figure 8. Troisième molaire supérieure (M^3) gauche de *Microtus arvalis*.

Figure 9. M^3 droite (9a) et gauche (9b) de *Microtus arvalis*.

Figure 10. M^3 droite (10a) et gauche (10b) de *Microtus arvalis*.

Figure 11. M^3 droite (11a) et gauche (11b) de *Microtus arvalis*.

Figure 12. M^1 droite (12a) et gauche (12b) de *Microtus arvalis*.

Figure 13. M^1 droite et gauche de *Microtus arvalis*. La M^1 gauche a subi une rotation de 180°.

Figure 14. Anomalies traumatiques - 14a alvéole dentaire de la M_3 décalée vers la face interne par rapport, 14b racine de la M_1 perçant la face externe de la mandibule.

Deux anomalies d'un autre ordre ont été observées

- Chez un individu (planche 1, figure 13), on constate que la M^1 droite est parfaitement orientée (boucle antérieure vers l'avant) alors que la M^1 gauche a subi une rotation de 180° (boucle antérieure vers l'arrière). Cette anomalie très particulière est connue chez d'autres vertébrés et en particulier chez l'homme (Michel Brenier et Pierre Fronty, prothésiste dentaire et dentiste : communications orales) où elle est toujours rare.

- L'individu de la planche 1, figure 14 montre deux particularités probablement d'origine traumatique : 1) la racine de la M_1 perce la face externe de la mandibule et 2) l'alvéole dentaire de la M_3 est clairement décalée vers la face interne par rapport aux deux premières molaires.

Microtus agrestis, le Campagnol agreste

Cette espèce est parfois délicate à reconnaître sur la denture inférieure ; cependant, par rapport à *M. arvalis*, elle a une plus forte prédominance des triangles situés en position interne, ce qui se marque sur la M_1 par une boucle antérieure plus dissymétrique et sur la M^3 par un triangle externe T2 très peu développé.

Sur la mâchoire supérieure, elle est aisée à reconnaître par la présence constante sur la M^2 d'une expansion dirigée vers le côté lingual, expansion bien séparée du triangle 3. Sur la M^3 , on constate que les triangles du bord externe (jugal) sont, comme chez *M. arvalis*, plus petits que les internes.

La morphologie juvénile des dents chez *Microtis agrestis*

Lorsque l'on observe la boucle antérieure de la M_1 du *Microtus agrestis* juvénile figuré (planche 2, figure 15), on constate que celle-ci présente une morphologie particulière. En effet, la boucle antérieure droite est réduite à une sorte de pédoncule terminé par une partie plus ou moins arrondie (figure 15a) alors que celle de gauche est légèrement bifide (figure 15b). Dans ce cas encore, on observe que les deux M_1 ne sont pas exactement au même stade d'usure. D'autre part, les triangles sont en général un peu plus petits et moins arrondis que chez les adultes.

Arvicola terrestris, le Campagnol terrestre

Les adultes de cette espèce sont nettement plus grands que les adultes de *M. arvalis* ou *M. agrestis*. Par contre, le nombre de triangles présents sur la M_1 et la M^3 est plus faible : 5 triangles au lieu de 7 dans le premier cas et 3 triangles dont un intégré à la boucle postérieure dans le second. À noter aussi que la différence de taille entre les triangles du bord externe et du bord interne est faible.

La morphologie juvénile des dents chez *Arvicola terrestris*

Les formes juvéniles de cette espèce se trouvent assez fréquemment dans les pelotes de réjection, ce qui peut être relié soit au nombre de petits un peu plus important par portée, soit encore aux périodes de pullulation cyclique observées chez cette espèce (LE LOUARN et QUÉRÉ, 2003).

On constate que la surface occlusale des dents des juvéniles est assez différente de celle des adultes.

La denture inférieure

- Sur la M_1 d'un individu juvénile, le rebord de la boucle antérieure peut avoir un aspect fortement festonné (planche 2, figure 16), comme chez les *Mimomys* ancestraux.

- Sur la M_1 d'un individu d'aspect sub-adulte (la boucle antérieure

apparaît légèrement bifide sur son rebord externe), on constate l'existence d'un petit triangle supplémentaire (T7) situé bien sûr en position interne (planche 2, figure 17).

La denture supérieure

- Chez un adulte, nous avons observé sur une M^1 la présence d'un sillon longitudinal sur le bord antérieur des triangles T2 à T4. (planche 2, figure 18). Ces sillons ne sont bien marqués que sur la partie supérieure de la dent ; ils ne provoquent pas un repli d'émail sur la surface d'usure.

- Sur la M^3 d'un individu d'aspect sub-adulte (planche 2, figure 19), on observe une morphologie originale dans la mesure où il a encore quatre triangles bien individualisés alors que chez l'adulte, par suite de l'usure de la dent, la boucle postérieure est de plus en plus large.

Clethrionomys glareolus, le Campagnol roussâtre

Cette espèce de la taille d'un *Microtus* est très aisée à reconnaître par ses dents. La M_1 ne possède que 5 triangles et la M_2 est caractérisée par la confluence des triangles T1 et T2. Sur le maxillaire, la M^3 , qui a souvent 4 triangles bien individualisés, possède une boucle postérieure longue qui normalement ne présente pas l'ébauche d'un triangle supplémentaire. De plus les molaires sont rhizodontes.

Les anomalies de la M_2

La confluence T1-T2, si caractéristique de l'espèce, peut parfois être étroite bien qu'elle reste visible (planche 2, figure 20). Dans ce cas précis, il s'agit d'un adulte âgé puisque les tubercules externes de la M_3 sont déjà bien usés.

Les anomalies de la M^2

Dans ce cas, on observe un long sillon situé sur le rebord antérieur, sillon qui se marque par un repli d'émail sur la surface occlusale (planche 2, figure 21).

Les anomalies de la M_3

L'anomalie la plus originale reconnue est celle d'un puselet très accusé situé entre les triangles T3 et T4 des dents gauche et droite (planche 2, figure 22).

La morphologie des dents en fonction de l'âge

- Chez cette espèce, à cause de la rhizodontie, l'usure des dents se marque beaucoup plus que chez les *Microtus* ou les *Arvicola*. Et dans les stades les plus avancés de cette usure, on constate que les triangles les plus petits, ceux qui sont situés sur le bord externe à la mâchoire inférieure (planche 2, figure 23a) ou sur le bord interne à la mâchoire supérieure, (planche 2, figure 23b) tendent à disparaître. L'usure la plus accusée constatée concerne la M^3 où les tubercules peuvent ne plus être reconnaissables.

- À l'opposé, chez les formes très juvéniles (planche 2, figure 24), on constate que les triangles sont petits, à bords rectilignes et angles bien marqués, ce qui tranche avec l'aspect arrondi et large de ces mêmes triangles chez les adultes. Mais dès ce stade, la confluence des triangles T2-T3 est déjà très marquée.

Des anomalies existent dans de nombreux groupes. Ainsi nous avons observé chez un insectivore (*Crocidura russula*), un cas très rare possédant des molaires comme « agglomérées », probablement en relation avec un abcès dentaire (planche 2, figure 25).

Discussion

La tendance générale de l'évolution dentaire chez les Arvicolinae s'exprime par un accroissement graduel de la complexité de la surface occlusale depuis les formes primitives à moins de 5 triangles alternes jusqu'aux espèces actuelles dont certaines possèdent jusqu'à 9 triangles (polyisométrie, THALER, 1962). Cette tendance s'accom-

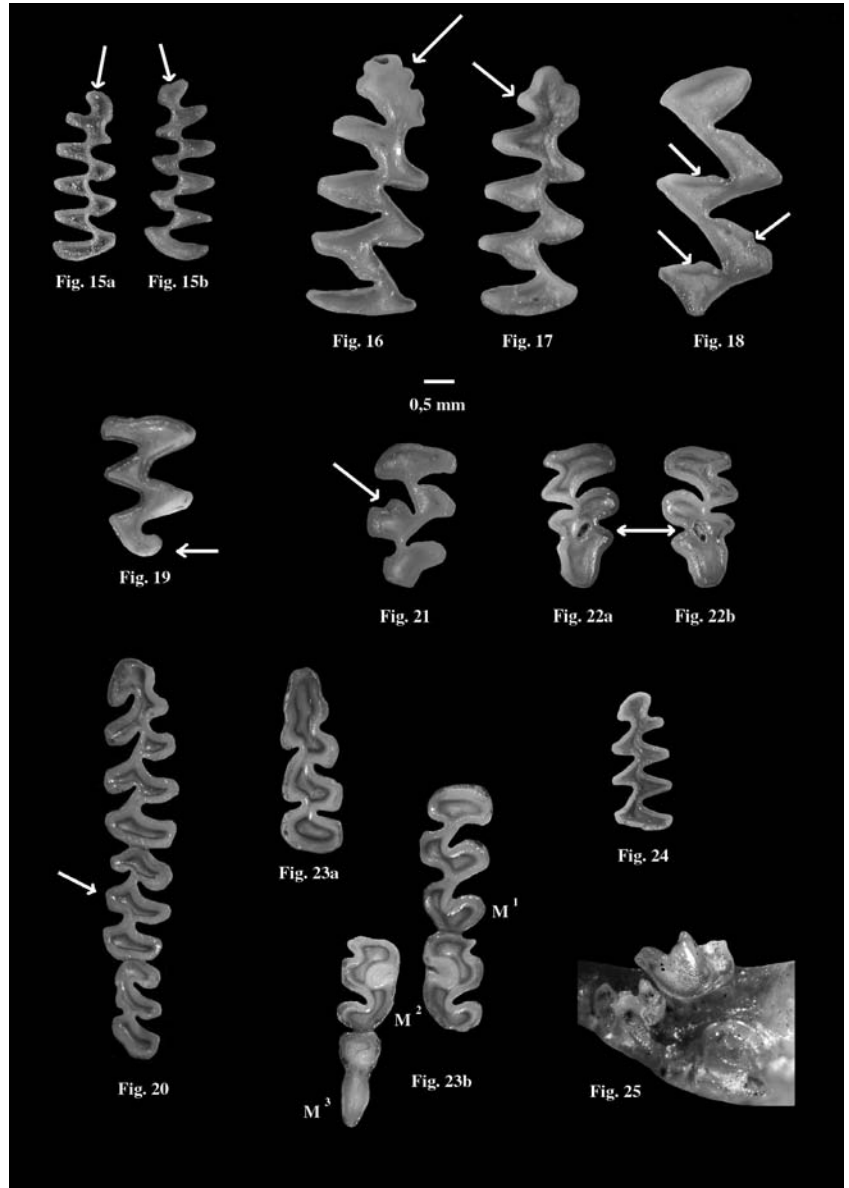


PLANCHE 2.

Figure 15. M_1 droite (15a) et gauche (15b) juvéniles de *Microtus agrestis* (Campagnol agreste).

Figure 16. M_1 droite juvénile d'*Arvicola terrestris* (Campagnol terrestre).

Figure 17. M_1 droite sub-adulte d'*Arvicola terrestris*.

Figure 18. M^1 droite d'*Arvicola terrestris*.

Figure 19. M^3 droite sub-adulte d'*Arvicola terrestris*.

Figure 20. Première rangée dentaire inférieure $M_1 - M_3$ gauche d'un adulte âgé de *Clethrionomys glareolus* (Campagnol roussâtre).

Figure 21. M^2 gauche de *Clethrionomys glareolus*.

Figure 22. M^3 droite (22a) et gauche (22b) avec puiselet de *Clethrionomys glareolus*.

Figure 23a. M_1 gauche à stade d'usure avancée de *Clethrionomys glareolus*.

Figure 23b. $M^2 - M^3$ droite et $M^1 - M^2$ gauche à stade d'usure avancée de *Clethrionomys glareolus*.

Figure 24. M_1 gauche juvénile de *Clethrionomys glareolus*.

Figure 25. Anomalie dentaire des molaires chez *Crocidura russula* (Musaraigne musette).

pagne de l'acquisition de la croissance continue qui se traduit par une arhizodontie et une hypsodontie croissante au cours du Pléistocène.

Les espèces *Microtus arvalis* et *M. agrestis* sont issues du genre *Allophaiomys* entre 1 et 0,5 Ma (CHALINE, 1972 ; CHALINE & MEIN, 1979 ; CHALINE, 1987 ; CHALINE *et al.*, 1999). Le genre *Allophaiomys* présente déjà des molaires arhizodontes (sans racines), mais le nombre de triangles est de 5 contre 7, et jusqu'à 9 chez les deux espèces actuelles. Depuis le schéma dentaire de base à 5 triangles, un premier triangle (T7) supplémentaire se dessine en général côté lingual, puis chez les formes les plus dérivées d'*Allophaiomys*, le triangle T6 (côté labial) se forme.

Parmi les « anomalies » décelées chez les espèces actuelles, l'absence d'un triangle, en particulier le T6 (qui se forme au cours de l'évolution postérieurement au T7) peut donc rappeler le schéma primitif. Par contre, l'absence de T7, et la présence d'un T6 n'est probablement pas un retour à un état antérieur, mais signe une réelle anomalie pouvant être reliée à un stress lors du développement.

Un autre caractère intéressant est la résurgence d'un puiselet sur les molaires de *Clethrionomys glareolus*. Cette dernière possède des dents rhizodontes (avec racines) et est plus ancienne puisque issue d'une lignée *Mimomys* présente en Europe entre -3 et -2 Ma (CHALINE, 1987). La caractéristique morphologique de certains *Mimomys* est la présence d'un puiselet entre les deux derniers triangles et la boucle antérieure, puiselet qui disparaît chez les genres dérivés, comme *Arvicola* et *Clethrionomys*. La présence du puiselet chez un *Clethrionomys* actuel peut donc être assimilée à un retour à un état plus ancestral plutôt qu'à une anomalie tératologique.

Remarque : des études antérieures (BRUNET-LECOMTE *et al.*, 1996) ont montré que des individus actuels de *Microtus arvalis* et de *M. agrestis* peuvent avoir un rhombe pitymyen, ce qui, comme le puiselet chez les *Clethrionomys*, peut être interprété comme un retour à un état plus ancestral.

Le développement de la dent et sa variabilité sont encore mal connus chez les campagnols. La mise en place des triangles depuis la partie postérieure vers la partie antérieure n'est pas clairement définie. En général, la taille de la dent n'est pas plus importante chez les espèces à 5 ou 7 triangles. Par contre, la boucle antérieure est beaucoup plus grande et plus arrondie chez les espèces primitives alors qu'elle est très petite chez les espèces actuelles, les plus dérivées, comme le sont *M. arvalis* et *M. agrestis*. On peut donc s'attendre, non pas à un ajout, mais à un réarrangement au niveau de cette boucle. De même, les contraintes qui jouent sur le développement ne sont pas connues. Les campagnols modernes à molaires arhizodontes, polyisomériques et très hypsodontes, sont des rongeurs apparus en Eurasie au cours du Pléistocène inférieur (Eburonien) au moment de la mise en place des cycles glaciaires-interglaciaires (CHALINE, 1972, 1987). Leur diversité est fortement reliée aux températures plutôt froides (MONTUIRE *et al.*, 1997, NAVARRO *et al.*, 2004).

Le dessin dentaire semble donc être particulièrement adapté au régime alimentaire qui leur est propre c'est-à-dire chez certaines espèces, des graminées riches en silice dans les zones plus froides de l'Hémisphère Nord. Mais les études menées jusqu'à présent n'ont pas permis de relier les variations morphologiques particulières (présence d'un triangle supplémentaire comme un T9 ou absence) à des conditions de refroidissement. Par contre il a été démontré une relation plus marquée avec l'humidité (NAVARRO, 2004). Mais on ne peut exclure aussi une dérive morphologique plus ou moins brutale qui s'inscrit dans la tendance enclenchée il y a près de 2 Ma en Eurasie, mais bien avant en Amérique du Nord,

à savoir l'apparition génétiquement programmée de triangles supplémentaires aux dépens de la boucle antérieure.

Bibliographie

- BRUNET-LECOMTE, P., NADACHOWSKI, A., SIRUGUE, D. & N. INDELICATO. 1996. A propos de l'observation d'un rhombe pitymyen à la première molaire inférieure chez les campagnols *Microtus arvalis* et *M. agrestis* (Rodentia, Arvicolidae). *Mammalia* 60(3): 491-495.
- CHALINE, J. 1972. Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. Ed. CNRS, 410 p.
- CHALINE, J. 1987. Arvicolid data (Arvicolidae, Rodentia) and evolutionary concepts. In: HECHT, M.K., WALLACE, B. & G.T. PRANCE (eds.) *Evolutionary biology*, vol. 21: 237-310. Plenum Press, New York.
- CHALINE, J., BAUDVIN, H., JAMMOT, D. & M.C. SAINT GIRON. 1974. Les proies des rapaces. Petits mammifères et leur environnement. Doin ed., 141 p.
- CHALINE, J. & P. MEIN. 1979. Les rongeurs et l'évolution. Doin ed., 235 p.
- CHALINE, J., BRUNET-LECOMTE, P., MONTUIRE, S., VIRIOT, L. & F. COURANT. 1999. Anatomy of the Arvicolid radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data. *Ann. Zool. fennici* 36: 239-267.
- LE LOUARN, H. & J.P. QUÉRÉ. 2003. Les rongeurs de France. Faunistique et biologie. INRA ed., 256 p.
- MONTUIRE, S., MICHAUX, J., LEGENDRE, J. & J.P. AGUILAR. 1997. Rodents and climate. I: a model for estimating past temperatures using arvicolids (Mammalia: Rodentia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 128: 187-206.
- MÜSSER, G.G. & M.D. CARLETON. 1992. Family Muridae. Subfamily Arvicolinae. In: *Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference*. WILSON, D.E. & D.A.M. REEDER (ed.): 501-535. Second edition. Smithsonian Institution Press.
- NAVARRO, N. 2004. Réponses biotiques aux variations environnementales : communauté et phénotype. Les rongeurs campagnols de la séquence de la Baume de Gigny (Jura, France, Pléistocène). Thèse de doctorat. Université de Bourgogne, 270 p.
- NAVARRO, N., LECUYER, C., MONTUIRE, S., LANGLOIS, C. & F. MARTINEAU. 2004. Oxygen isotope compositions of phosphate from arvicoline teeth and Quaternary climatic changes, Gigny, French Jura. *Quaternary Research* 62: 172-182.
- THALER, L. 1962. Campagnols primitifs de l'Ancien et du Nouveau Monde. Colloque du CNRS 104: 387-397.