

Révision des *Allophaiomys* (Arvicolinae, Rodentia, Mammalia) des Valerots (Côte-d'Or, France)

César LAPLANA

Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), dpto. de Paleobiología, José Gutiérrez Abascal,
2. 28006 Madrid (Espagne)
Dpto. Ciencias de la Tierra (Paleontología), Fac. de Ciencias, Universidad de Zaragoza,
Pza. San Francisco, s/n. 50009 Zaragoza (Espagne)
claplana@posta.unizar.es

Sophie MONTUIRE

Patrick BRUNET-LECOMTE

Jean CHALINE

Biogéosciences UMR CNRS 5561 et Laboratoire de Paléobiodiversité et Préhistoire de l'EPHE,
Université de Bourgogne, Centre des Sciences de la Terre,
6 bd Gabriel, 21000 Dijon (France)
Sophie.Montuire@u-bourgogne.fr

Laplana C., Montuire S., Brunet-Lecomte P. & Chaline J. 2000. — Révision des *Allophaiomys* (Arvicolinae, Rodentia, Mammalia) des Valerots (Côte-d'Or, France). *Geodiversitas* 22 (2) : 255-267.

RÉSUMÉ

La population des campagnols des Valerots se scinde en trois entités clairement définies par des paramètres morphométriques qui correspondent à *Microtus (Allophaiomys) burgondiae*, ancêtre probable des *Chionomys*, à *Microtus (Allophaiomys) hintoni nutiensis*, ancêtre probable des *Iberomys* et à une forme nouvelle, *Microtus (Allophaiomys) valerotensis* n. sp., ancêtre possible des *Stenocranius*.

ABSTRACT

Revision of Allophaiomys (Arvicolinae, Rodentia, Mammalia) from Les Valerots (Côte-d'Or, France).

Morphometric analysis of the Valerots population of voles allow us to recognize three clearly different taxa: *Microtus (Allophaiomys) burgondiae*, likely the ancestor of the *Chionomys* lineage, *Microtus (Allophaiomys) hintoni nutiensis*, likely the ancestor of the *Iberomys* lineage, and a new form, *Microtus (Allophaiomys) valerotensis* n. sp., possibly the ancestor of the *Stenocranius* lineage.

MOTS CLÉS

Rongeurs,
Arvicolinae,
Allophaiomys,
Pléistocène inférieur,
Les Valerots,
morphométrie.

KEY WORDS

Rodents,
Arvicolinae,
Allophaiomys,
lower Pleistocene,
Les Valerots,
morphometry.

INTRODUCTION

Allophaiomys Kormos, 1932 est un sous-genre de *Microtus* Schrank, 1798 provenant du site de Püspökföld (Roumanie) créé pour distinguer l'une des formes les plus archaïques de campagnols modernes arhizodontes. L'origine des campagnols modernes du vaste genre *Microtus* au sein de ce sous-genre ancestral *Allophaiomys* a été démontrée par Chaline (1966) à partir de l'analyse morphologique de la variabilité des campagnols provenant de l'aven des Valerots (Côte-d'Or, France) (Chaline & Delingette 1965 ; Chaline 1972a ; Chaline *et al.* 1985). Chaline (1972a, 1972b, 1974) a poursuivi l'analyse de la diversification et de l'évolution du genre *Microtus* divisé en de nombreux sous-genres (*Microtus*, *Pitymys* McMurtrie, 1831 ; *Terricola* Fatio, 1867 ; *Iberomys* Chaline, 1972 ; *Stenocranius* Kaschenko, 1901, etc.) en intégrant l'ensemble des formes holarctiques, un travail élargi à l'ensemble de la sous-famille des Arvicolinae (Chaline 1987). Une nouvelle espèce d'*Allophaiomys*, *M. (A.) chalinei* Alcalde, Agusti & Villalta, 1982 a été découverte en Murcie (Espagne) dans la Cueva Victoria (Alcalde *et al.* 1982). Depuis cette date, des *Allophaiomys* proches des formes eurasiatiques ont été identifiées en Amérique du Nord (Martin 1979).

Un certain nombre d'espèces ont été décrites, se rapportant soit à des formes d'*Allophaiomys*, soit à des *Microtus* archaïques dont la variabilité n'a pas toujours été analysée avec suffisamment de détails pour en tirer des conclusions décisives. C'est ainsi que *Microtus (Allophaiomys) deucalion* Kretzoi, 1969 correspondrait en fait à une forme intermédiaire entre *Mimomys* Forsyth-Major, 1902 et *Allophaiomys*, c'est-à-dire à une population morphologiquement de type *Allophaiomys*, mais partagée entre formes rhizodontes et arhizodontes.

Le développement des méthodes moléculaires a permis de comparer les données morphologiques et génétiques (Chaline & Graf 1988 ; Din *et al.* 1993) et de montrer le couplage, ou le découplage, entre ces deux niveaux d'organisation (Courant *et al.* 1999).

L'introduction de nouvelles méthodes d'analyses morphométriques et l'apparition d'appareils de mesures précises (mesuroscope) ont permis à Brunet-Lecomte (1988) de développer une analyse plus fine des structures dentaires de campagnols par la prise en compte de 23 mesures sur la m1. Une analyse globale des campagnols souterrains du sous-genre holarctique *Pitymys* a permis de montrer que les formes d'Amérique du Nord et d'Eurasie devaient être séparées et que celles d'Eurasie devaient prendre le nom de *Terricola* (Chaline *et al.* 1988). Ces nouvelles méthodes permettent de mettre en évidence des différences morphologiques au sein d'espèces considérées antérieurement comme jumelles, à l'exemple de *Terricola subterraneus* Sélys-Longchamps, 1836 et *Terricola multiplex* Fatio, 1905 (Brunet-Lecomte & Chaline 1992).

L'objectif de ce travail est l'application des méthodes de morphométrie de Brunet-Lecomte à l'ancien matériel rapporté à *Allophaiomys* des Valerots afin d'analyser plus en détail le « champ morphologique *Allophaiomys* » (Neige *et al.* 1997) et de permettre ainsi une meilleure compréhension de la diversification du groupe.

LE GISEMENT DES VALEROTS

Le site des Valerots à Nuits-Saint-Georges (Côte-d'Or, France) est un aven qui a été comblé et vidangé avant d'être de nouveau colmaté par des sédiments plus récents (Chaline *et al.* 1985). La synthèse de 1985 a permis de caler le gisement dans la chronologie du Quaternaire grâce aux faunes, aux flores et aux sédiments. Le remplissage est contemporain de trois fluctuations climatiques et correspond au minimum à la succession d'une phase froide périglaciaire (Ménapien ou phase froide de Linge) et interglaciaire (début du Complexe Cromérien) (Zagwijn & De Jong 1984). Le matériel récolté concernant les rongeurs provient de la couche 2 du site et est déposé dans les collections du Centre des Sciences de la Terre (UMR CNRS 5561 Biogéosciences, Dijon).

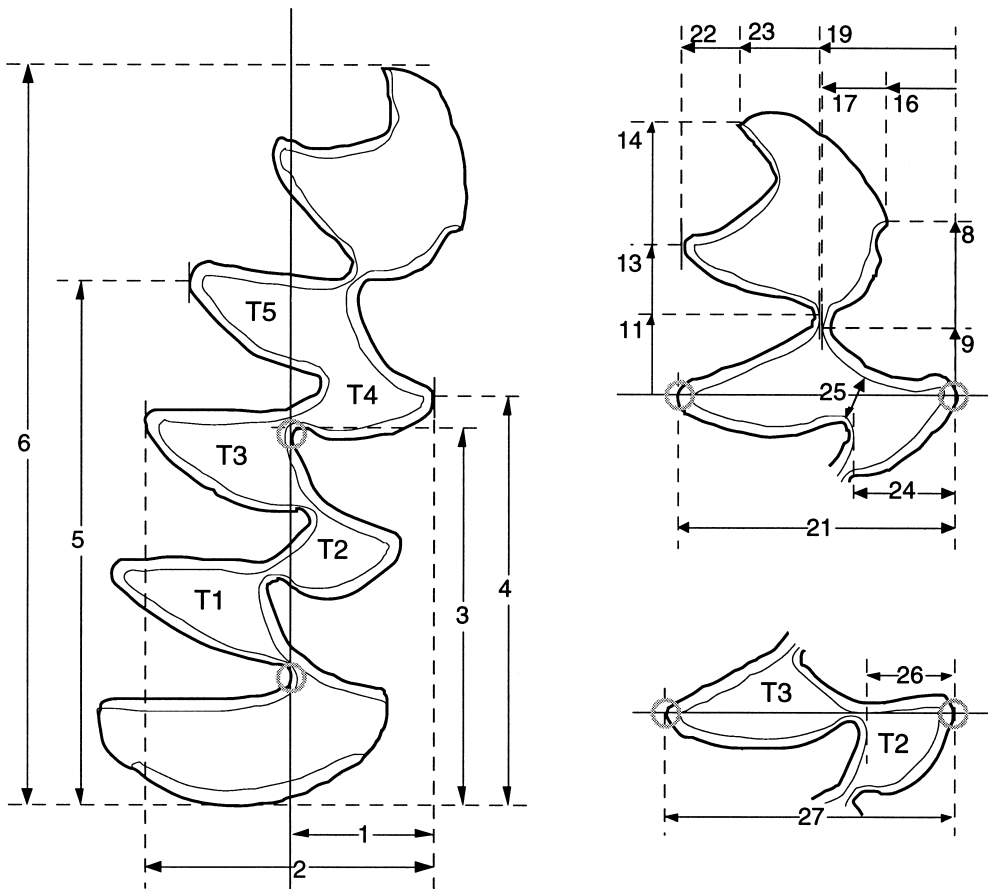


Fig. 1. — Morphométrie dentaire des m1 des formes archaïques de *Microtus* (*Allophaiomys*).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

164 premières molaires inférieures (m1) ont été mesurées suivant le modèle proposé par Brunet-Lecomte (1988) selon lequel 23 mesures sont faites sur les premières molaires inférieures d'Arvicolinae. Pour le sous-genre *Allophaiomys*, les mesures 7, 10, 12, 15, 18 et 20 ne sont pas prises en considération en raison de la simplicité du modèle dentaire dans sa partie antérieure et donc l'impossibilité de prendre des mesures fiables. De nouvelles mesures ont par ailleurs été ajoutées (24, 25, 26 et 27).

Ainsi, pour les *Allophaiomys* des Valerots, 21 mesures (Fig. 1) ont été prises sur la surface occlusale de la m1 avec un Nikon Measurescope.

La morphologie générale de la m1 entre les différentes populations a été comparée en utilisant d'une part des analyses en composantes principales sur différentes variables morphologiques et d'autre part des indices en rapport avec la morphologie dentaire. Quatre indices ont ainsi été définis :

- l'indice $100 \times [(variable\ 6 - variable\ 3) / variable\ 6]$ exprime la longueur relative de la partie antérieure de la m1 (LRPA) ;
- l'indice $100 \times [(variable\ 4 - variable\ 3) / variable\ 6]$ décrit l'inclinaison du rhombe pitymyen (RP) ;
- l'indice $100 \times [(variable\ 19 - variable\ 17) / variable\ 21]$ mesure la communication entre l'AC2 et le rhombe pitymyen (ICAC2RP) ;
- l'indice $100 \times [(variable\ 26 / variable\ 27)]$ définit

l'asymétrie labio-linguale sur les triangles T2 et T3 (IAT2T3).

L'indice LRPA est analogue à l'indice A/L proposé par van der Meulen (1973), mais ne correspond pas exactement à la même mesure.

Des ANOVA (analyses de variance) faites sur chaque indice ont ensuite été réalisées pour distinguer les différents groupes, complétées par un test de Scheffé pour tester la significativité des différences trouvées entre les groupes (pour plus de détails sur les tests de comparaisons multiples de moyenne, voir Scherrer 1984).

RÉSULTATS

L'observation du matériel des Valerots a permis de distinguer trois groupes à partir des différences de morphologie et de taille. Un premier groupe présente une morphologie de type *burgondiae* et inclut l'holotype de cette espèce, un deuxième est proche de *nutiensis* et comprend l'holotype de l'espèce et enfin le troisième groupe ne se rapproche ni de l'un ni de l'autre, tant par la forme que par sa petite taille.

L'importance du facteur taille est confirmée par l'analyse en composantes principales (ACP) faite sur les 21 mesures dentaires (Fig. 2). L'axe 1 exprime 60,2 % de la variance totale, et toutes les variables montrent une corrélation positive avec cet axe, notamment les variables 6 et 21 qui représentent respectivement la longueur et la largeur de la dent. Les trois autres axes retenus dans l'analyse ne représentent que 22,8 % de la variance. L'axe 2 permet tout de même la séparation de *nutiensis* par rapport aux deux autres espèces avec les variables 16 et 25 caractérisant le développement de la partie antérieure et la variable 19 décrivant la fermeture de l'AC2. L'axe 3 ne permet pas une bonne discrimination des groupes.

La Figure 2 montre la distribution dans le plan factoriel 1-2 de la population totale des Valerots. Sur le facteur 1, les groupes se positionnent successivement du plus petit au plus grand. Sur le facteur 2, le groupe *nutiensis* se sépare des deux autres. La représentation sur les autres axes de

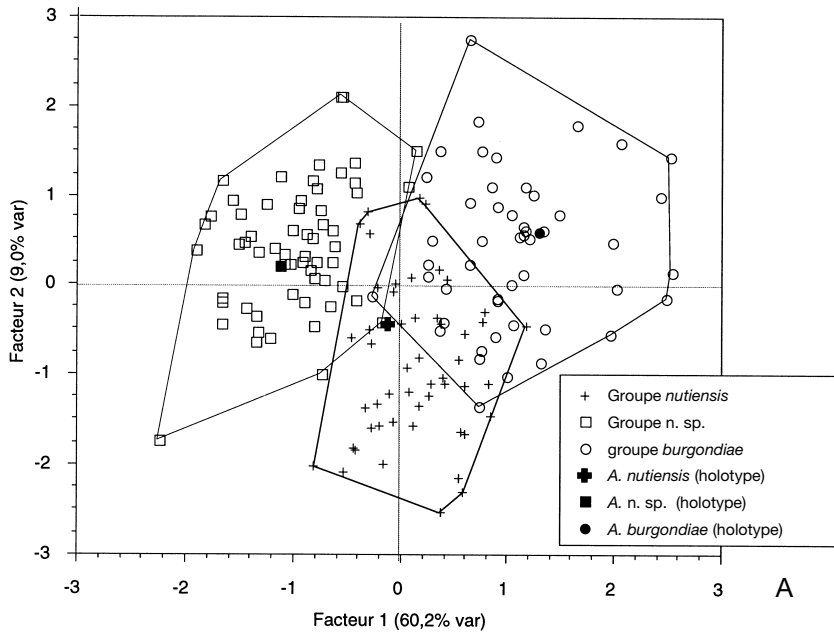
l'ACP ne permet pas de faire de discriminations entre les différents groupes.

Les différences de taille trouvées entre les trois groupes ne s'expliquent pas par une population composée d'individus d'âges différents. Ainsi, dans le cas des Valerots, le groupe de petite taille ne semble pas correspondre à un ensemble de juvéniles. En effet, chez *Microtus (Terricola) duodecimcostatus*, la fin de la croissance de la m1 est marquée entre 15 jours et trois mois par un développement plus important de la partie antérieure de la dent, ce qui se traduit par une corrélation positive ($r = 0,49$, $p < 0,001$) entre la longueur totale (variable 6) et la variable LRPA (Brunet-Lecomte 1988). Cette observation peut être généralisée aux autres espèces d'Arvicolinae. Or, aux Valerots, on observe une corrélation négative ($r = -0,31$, $p < 0,001$) entre ces deux paramètres, suggérant que les individus de petite taille ne sont pas les juvéniles des autres groupes, mais bien des adultes.

Des ANOVA ont été faites sur la longueur totale (variable 6) et sur les différents indices définis ci-dessus (Tableaux 1 ; 2). La comparaison des moyennes de la variable 6 (longueur de la dent) entre les trois groupes montre des différences significatives. Le groupe *nutiensis* se situe à une taille moyenne, tandis que le groupe *burgondiae* a la plus grande taille. Le troisième groupe se sépare nettement des deux autres groupes par sa petite taille. La séparation des trois groupes selon l'indice LRPA est significative avec en particulier celui de petite taille montrant une partie antérieure très développée (moyenne de 48,4). Les deux autres groupes *nutiensis* (moyenne de 47,2) et surtout *burgondiae* (45,8) ont des valeurs inférieures.

L'indice RP montre aussi un résultat significatif. Le groupe de petite taille présente un rhombe pitymyen moins incliné que celui des autres groupes, en particulier le groupe *burgondiae* possédant le rhombe pitymyen le plus incliné.

L'indice ICAC2RP donne un résultat là encore significatif avec le groupe de petite taille possédant une confluence nette entre les deux régions, puis le groupe *burgondiae* très proche, et bien séparé, le groupe *nutiensis* avec les deux régions presque individualisées.



Valeurs propres

	Magnitude	% de variance
Facteur 1	11,433	60,2
Facteur 2	1,711	9,0
Facteur 3	1,471	7,7
Facteur 4	1,153	6,1
Facteur 5	,843	4,4
Facteur 6	,530	2,8
Facteur 7	,503	2,6
Facteur 8	,319	1,7
Facteur 9	,268	1,4

B

Facteurs : corrélation avec les variables

	Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
var 1	,845	,002	-,237	-,083
var 2	,932	-,079	-,152	-,038
var 3	,934	-,155	,004	,171
var 4	,875	-,242	,033	,210
var 5	,938	-,066	,013	,162
var 6	,948	-,155	,126	,103
var 8	,503	,190	,517	,547
var 9	,746	-,246	,202	-,301
var 11	,833	-,017	,278	-,235
var 13	,458	,211	,289	-,109
var 14	,644	-,278	,576	-,075
var 16	,346	,776	,162	,376
var 17	,825	,084	,041	-,333
var 19	,707	,434	-,367	,091
var 21	,943	,005	-,138	-,108
var 22	,911	,137	-,046	-,148
var 23	,726	,328	-,430	-,033
var 24	,860	-,113	-,312	,026
var 25	,142	-,662	-,327	,525

C

FIG. 2. — Analyse en composantes principales des populations de *Microtus* (*Allophaiomys*) des Valerots sur 19 variables (les variables 26 et 27 n'ont pas été ajoutées parce qu'on ne peut pas les mesurer sur l'holotype de *M. (A.) nutiensis*) ; **A**, distribution des trois groupes sur le plan factoriel 1-2, avec indication de la position des holotypes ; **B**, pourcentage de la variance exprimée par les facteurs trouvés ; **C**, corrélation des variables avec les facteurs choisis.

TABLEAU 1. — Les moyennes, écarts-types et ANOVA des mesures et indices utilisés dans les comparaisons des populations de *Microtus (Allophaiomys)* des Valerots.

	N	v6 (mm)	LRPA (s.u.)	RP (s.u.)	ICAC2RP (s.u.)	IAT2T3 (s.u.)
Groupe <i>burgondiae</i>	50	2,81±0,13	45,80±1,57	2,19±1,50	14,78±5,73	36,08±1,57
Groupe <i>nutiensis</i>	53	2,66±0,12	47,21±1,65	3,51±1,30	6,88±5,98	34,47±2,17
Groupe indéterminé	61	2,37±0,12	48,41±1,40	4,69±1,22	18,31±4,50	35,42±1,71
ANOVA		p < 0,0001	p < 0,0001	p < 0,0001	p < 0,0001	p < 0,0001

L'indice IAT2T3 permet de différencier le groupe *nutiensis*, plus asymétrique, des deux autres, en particulier *nutiensis* de *burgondiae*. Le groupe de petite taille a une position intermédiaire.

Ces résultats, que ce soit au niveau des ACP ou des indices morphologiques, montrent donc des différences nettes entre les groupes, tant au niveau de la forme que de la taille.

SYSTÉMATIQUE

La comparaison entre les trois groupes identifiés a montré que les différences de morphologie et de taille sont significatives et qu'il s'agit de trois espèces distinctes. Deux espèces correspondent à celles définies par Chaline (1972a) aux Valerots :

1. l'ensemble de grande taille regroupant les morphologies proches de l'holotype de *M. (A.) burgondiae* confirme l'existence de cette espèce ;

2. l'ensemble de taille moyenne comprenant les morphologies proches de l'holotype de *M. (A.) nutiensis* caractérise une forme que nous précisons ici comme sous-espèce de *M. (A.) hintoni* : *M. (A.) hintoni nutiensis* ;

3. enfin, le troisième groupe ne correspond à aucune des espèces connues jusqu'à maintenant aux Valerots, ni à aucune des espèces d'*Allophaiomys* décrites en Eurasie. Nous proposons de la considérer comme une espèce nouvelle sous le nom de *Microtus (Allophaiomys) valerotensis* n. sp. Les spécimens regroupés dans cette nouvelle espèce avaient été classés par Chaline (1972a) dans les deux autres espèces sur la base des longueurs dentaires. C'est pourquoi, il convient de faire une révision de la diagnose et de la varia-

bilité de *M. (A.) hintoni nutiensis* et de *M. (A.) burgondiae*.

Microtus (Allophaiomys) valerotensis n. sp.

(Fig. 3)

HOLOTYPE. — N° 8420, m1 gauche ; collections du Centre des Sciences de la Terre (UMR CNRS 5561 Biogéosciences, Dijon).

ÉTYMOLOGIE. — De sa provenance de la localité des Valerots.

LOCALITÉ-TYPE. — Les Valerots (Nuits-Saint-Georges, Côte-d'Or, France).

ÉTAGE-TYPE. — Pléistocène inférieur, Bavélien.

DIAGNOSE. — *Allophaiomys* de petite taille, caractérisé par la partie antérieure de la m1 bien développée, par les pointes des triangles T4 et T5 dirigées vers l'avant, et les triangles T4-T5 confluent entre eux et avec l'AC2. Émail de type *Microtus*.

REMARQUES

M. (A.) valerotensis se différencie de *M. (A.) hintoni nutiensis* et de *M. (A.) burgondiae* et en général de toutes les espèces d'*Allophaiomys* connues, par sa petite taille. Parmi les espèces appartenant à ce sous-genre de *Microtus*, seul *M. (A.) laguroides* Kormos, 1932 défini à Belfia II, partage avec *M. (A.) valerotensis* une petite taille. Selon van der Meulen (1973) l'holotype de *M. (A.) laguroides* est un juvénile de *M. (A.) pliocaenicus* Kormos, 1932 décrit de ce même gisement. Récemment, Hír (1998) démontre l'homogénéité de la population d'*Allophaiomys* de Belfia II. *M. (A.) laguroides* représente un junior synonyme. L'ensemble de Belfia II qui correspond à

TABLEAU 2. — Test de Scheffé sur les mesures et indices utilisés dans les comparaisons des populations de *Microtus* (*Allophaiomys*) des Valerots. **S**, significatif ; **NS**, non significatif.

	v6	LRPA	RP	ICAC2RP	IAT2T3
Groupe <i>burgondiae</i> -groupe <i>nutiensis</i>	< 0,0001 S	< 0,0001 S	< 0,0001 S	< 0,0001 S	< 0,0001 S
Groupe <i>burgondiae</i> -groupe indéterminé	< 0,0001 S	< 0,0001 S	< 0,0001 S	0,0035 S	0,1742 NS
Groupe <i>nutiensis</i> -groupe indéterminé	< 0,0001 S	0,0009 S	< 0,0001 S	< 0,0001 S	0,0248 S

l'espèce *M. (A.) pliocaenicus* se différencie de *M. (A.) valerotensis* n. sp. par un moindre développement de la partie antérieure de la m1, par les triangles T4 et T5 plus inclinés vers l'arrière et par sa taille plus grande. Par contre, l'espèce d'*Allophaiomys* trouvé à Balaruc 1 qui a été rapportée par Chaline (1972a) à *M. (A.) pliocaenicus laguroides*, est différente de celle décrite à Betfia II, mais très similaire à *M. (A.) valerotensis* n. sp., et il s'agit probablement de la même espèce.

M. (A.) valerotensis n. sp. partage avec *M. (Stenocranius) gregaloides* (Hinton, 1923) l'orientation des pointes des triangles T4 et T5 vers l'avant ainsi que la symétrie des molaires. Ces deux espèces diffèrent principalement sur la plus large communication entre l'AC2 et les triangles T4 et T5 chez *M. (A.) valerotensis* n. sp. Dans le gisement de Betfia V, Terzea & Jurcsák (1969) et Terzea (1970) ont décrit un ensemble de morphologies sous les noms de *Pitymys hintoni* Kretzoi 1941 et *A. pliocaenicus*. Parmi les spécimens figurés, on peut reconnaître des morphologies typiques de *M. (A.) hintoni*, mais aussi d'autres très proches de celles de *M. (A.) valerotensis* n. sp. Comme au gisement des Valerots, il semble que ces deux espèces, *M. (A.) hintoni* et *M. (A.) valerotensis* n. sp. soient présentes à Betfia V, avec peut-être un stade évolutif un peu plus avancé, du fait que chez *M. (A.) valerotensis* n. sp. de Betfia V, on rencontre déjà quelques morphologies avec le col qui sépare le rhombe pitymyen de l'AC2 très fermé, morphologies qui annoncent celles de *Stenocranius gregaloides*, et qui permettent d'établir un lien entre *M. (A.) valerotensis* n. sp. et le sous-genre *Stenocranius*. Un examen de ce matériel sera nécessaire pour confirmer cette hypothèse.

Microtus (Allophaiomys) hintoni nutiensis (Chaline, 1972)

(Fig. 4)

DIAGNOSE AMENDÉE. — *Allophaiomys* de taille moyenne, avec la partie antérieure de la m1 très développée, l'AC2 triangulaire généralement dépourvu d'émail à sa partie labiale, séparé des triangles T4 et T5 par un col étroit. Les triangles du côté labial sont légèrement moins développés que ceux du côté lingual, ce qui se traduit par une asymétrie de la m1 par rapport à l'axe antéro-postérieur. Émail de type *Microtus*.

REMARQUES

Chaline (1972a) a groupé dans l'espèce *M. (A.) nutiensis* les morphologies *hintoni* des Valerots et quelques autres attribuées aujourd'hui à *M. (A.) valerotensis* n. sp. En reconnaissant cette nouvelle espèce, l'ensemble de *M. (A.) nutiensis* se rapproche beaucoup de *Pitymys hintoni* Kretzoi, 1941, espèce encore mal connue dans sa localité-type de Betfia V. Terzea & Jurcsák (1969) et Terzea (1970) ont décrit du nouveau matériel provenant de Betfia V, ce qui permet de connaître les caractères typiques de l'espèce, mais non sa variabilité. C'est en raison du peu d'information disponible sur cette espèce que nous préférons maintenir la population des Valerots comme une sous-espèce différente.

L'attribution de cette espèce au sous-genre *Pitymys* (ou *Terricola* selon la proposition de Chaline & Brunet-Lecomte 1988) doit être rejetée car sa relation phylétique avec les représentants actuels de *Terricola* n'a pas été démontrée. D'autres auteurs (e.g., Markova 1982 ; Rekovets & Nadachowski 1995) placent cette espèce dans le sous-genre *Stenocranius*, comme une espèce primitive de cette lignée. À notre avis, *M. hintoni*

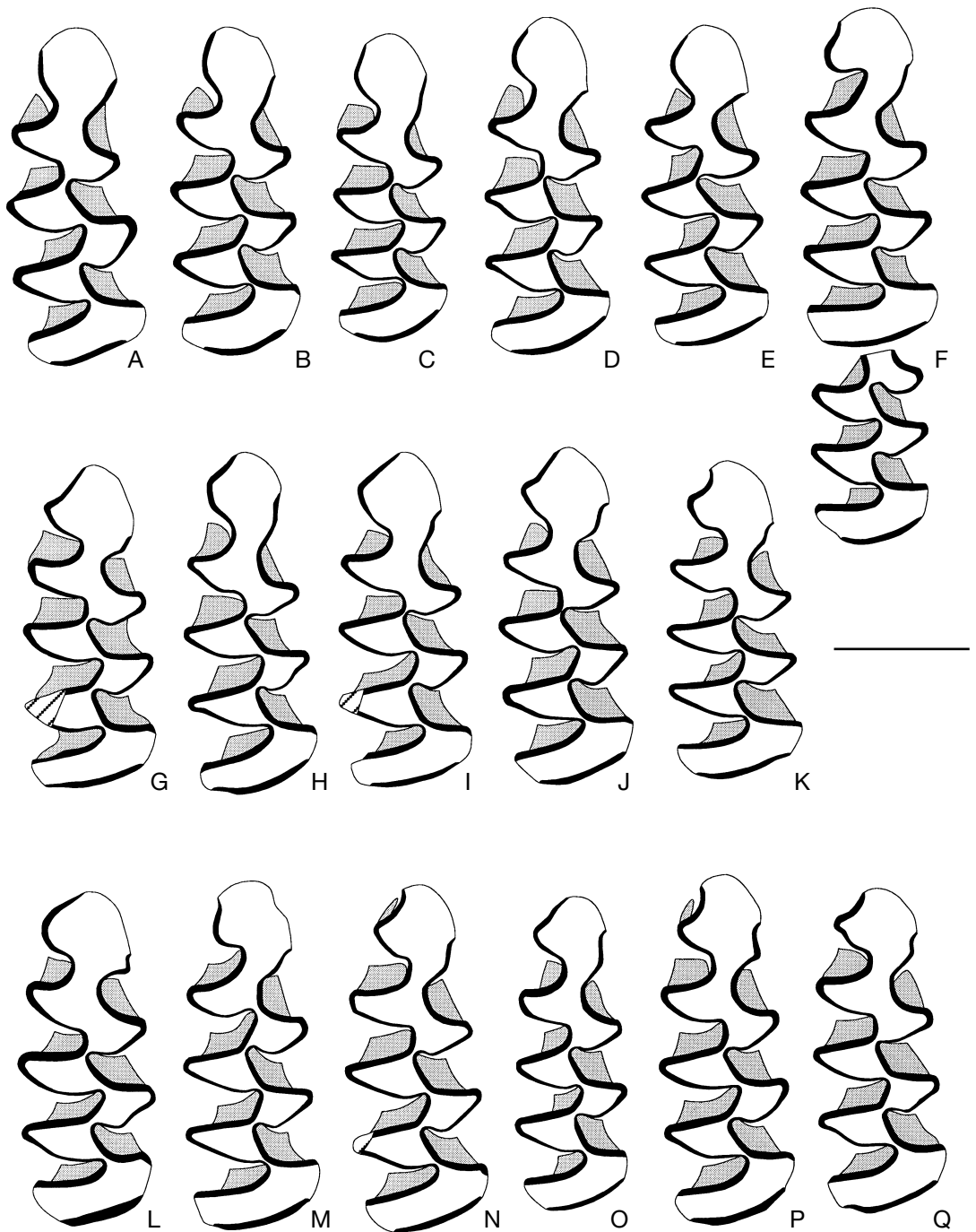


FIG. 3. — Morphologie des m1 de *Microtus (Allophaiomys) valerotensis* n. sp. ; **A**, Val 8131 ; **B**, Val 8085 (en miroir) ; **C**, Val 8411 (en miroir) ; **D**, Val 8417 (en miroir) ; **E**, Val 8422 ; **F**, Val 8069 (en miroir) ; **G**, Val 8419 (en miroir) ; **H**, Val 8351 (en miroir) ; **I**, Val 8421 (en miroir) ; **J**, Val 8377 ; **K**, Val 8388 ; **L**, Val 8387 ; **M**, Val 8363 (en miroir) ; **N**, Val 8403 (en miroir) ; **O**, Val 8392 ; **P**, Val 8357 (en miroir) ; **Q**, Val 8420 (en miroir), holotype. Les m1 gauches sont présentées en miroir de façon à ce que toutes les dents aient la même orientation. Échelle : 1 mm.

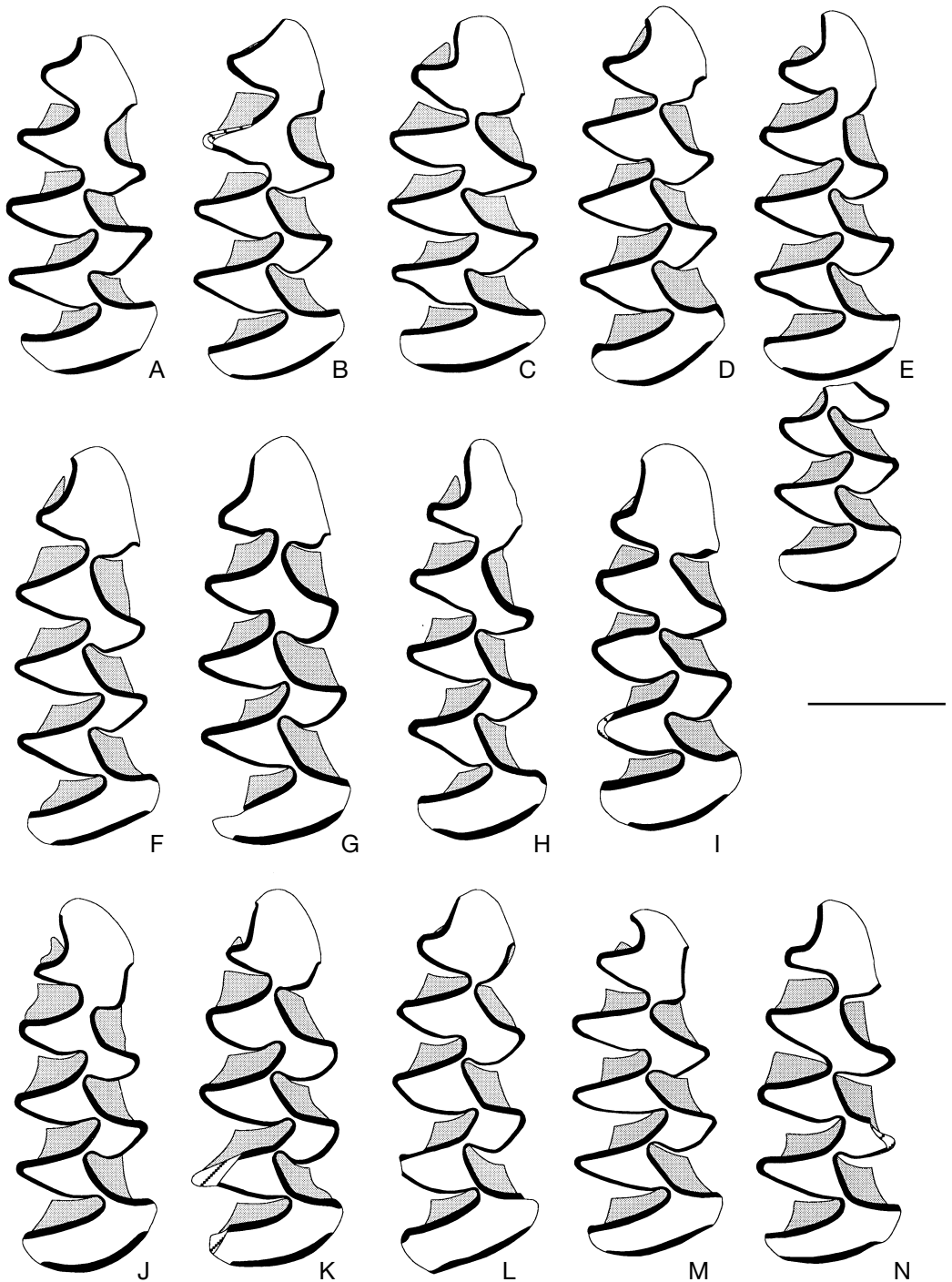


FIG. 4. — Morphologie des m1 de *Microtus* (*Allophaiomys*) *hintoni nutiensis* ; **A**, Val 8536 ; **B**, Val 8537 ; **C**, Val 8528 (en miroir) ; **D**, Val 8538 ; **E**, Val 8504 (en miroir) ; **F**, Val 8539 (en miroir) ; **G**, Val 8071 ; **H**, Val 8540 (en miroir) ; **I**, Val 8541 ; **J**, Val 8542 (en miroir) ; **K**, Val 8511 (en miroir) ; **L**, Val 8355 ; **M**, Val 8362 ; **N**, Val 8081 (en miroir), holotype. Les m1 gauches sont présentées en miroir de façon à ce que toutes les dents aient la même orientation. Échelle : 1 mm.

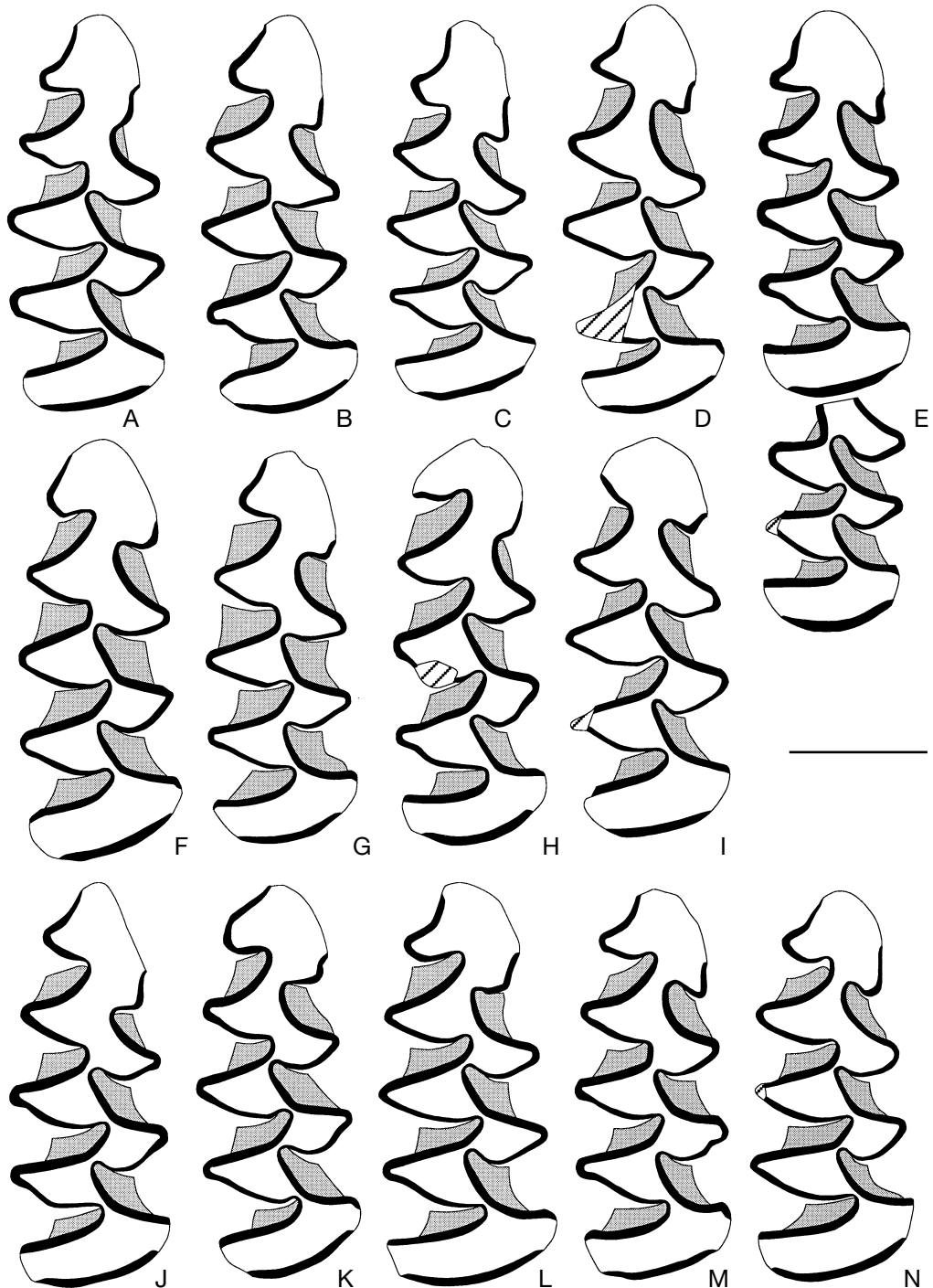


FIG. 5. — Morphologie des m1 de *Microtus (Allophaiomys) burgondiae* ; **A**, Val 8342 (en miroir) ; **B**, Val 8133 (en miroir) ; **C**, Val 8352 (en miroir) ; **D**, Val 8426 (en miroir) ; **E**, Val 8300 ; **F**, Val 8297 ; **G**, Val 8340 (en miroir) ; **H**, Val 8228 (en miroir) ; **I**, Val 8349 (en miroir) ; **J**, Val 8213 (en miroir) ; **K**, Val 8130 ; **L**, Val 8337 (en miroir) ; **M**, Val 8296 (en miroir) ; **N**, Val 8068 (en miroir), holotype. Les m1 gauches sont présentées en miroir de façon à ce que toutes les dents aient la même orientation. Échelle : 1 mm.

se différencie des représentants primitifs du sous-genre *Stenocranius* par l'incurvation plus petite des triangles T4 et T5 vers l'avant et par le plus grand développement des triangles linguaux par rapport aux triangles labiaux. Nous préférons maintenir cette espèce sous le nom d'*Allophaiomys* en raison de sa morphologie encore archaïque ancestrale des *Microtus sensu lato*.

D'autres formes proches de *M. (A.) hintoni* sont *M. hintoni gilpilis*, sous-espèce décrite par Terzea (1989) au gisement de Chiscau 1 (Roumanie), *M. thenii*, espèce décrite par Malez & Rabeder (1984) au gisement de Podumci 1 (Croatie) et plus tard identifiée à Untermassfeld et Neuleiningen 5 et 15 (Allemagne) par Maul (1990, 1996) et *M. (A.) pliocaenicus* aff. ssp. *nutiensis*, trouvée à Meiningen par Heinrich (1982). La présence de morphologies *hintoni* typiques au sein de la population de Podumci suggère une entité sous-spécifique pour cet ensemble, ici nommé *M. (A.) hintoni thenii*.

D'autres ensembles avec des morphologies *hintoni* prédominantes, mais déjà plus évoluées et assignées à *Iberomys* sp. (Cuenca et al. 1995 ; Cuenca et al. 1999), ont été trouvés en Espagne (Gran Dolina, Atapuerca, Burgos). Ici, l'asymétrie labio-linguale, un caractère typique du sous-genre *Iberomys*, est plus accentuée et il y a déjà quelques exemplaires avec la morphologie des *Microtus (Iberomys) brecciansis* observée dans les sites du début du Pléistocène moyen à Saint-Estève Janson (France) et à Cúllar de Baza (Espagne).

Il semble donc que *M. (A.) hintoni*, très répandu en Europe pendant la partie supérieure du Pléistocène inférieur, soit l'ancêtre de la lignée *Iberomys*, qui se serait individualisée à la fin du Pléistocène inférieur au moment où cette espèce a atteint les régions les plus méridionales de l'ouest de l'Europe (sud de la France, Espagne).

Microtus (Allophaiomys) burgondiae
(Chaline, 1972)
(Fig. 5)

DIAGNOSE AMENDÉE. — *Allophaiomys* de grande taille, avec la partie antérieure de la m1 peu développée, l'AC2 très souvent de morphologie de type *nivalis*, conflue généralement avec les triangles T4 et T5,

confluents également entre eux. Émail légèrement différencié au sens *Microtus*.

REMARQUES

Nadachowski (1991), dans sa révision des *Chionomys* actuels et fossiles, signale que *M. (A.) burgondiae* des Valerots est très probablement à l'origine de ce sous-genre, comme cela avait déjà été indiqué par Chaline (1972a) puis par van der Meulen (1973). En effet, au sein de la population des Valerots, on peut trouver des exemplaires très proches de *Microtus (Chionomys) nivalis* actuel, ne différant que par la confluence des triangles T4 et T5, très réduite chez l'espèce actuelle et encore large chez *M. (A.) burgondiae*. La variabilité de *M. (A.) burgondiae* des Valerots est grande et parmi les morphologies de type *nivalis*, il est possible d'en identifier d'autres, plus simples, proches de *M. (A.) pliocaenicus*.

CONCLUSION

Les analyses morphologiques et morphométriques appliquées aux *Allophaiomys* des Valerots permettent de préciser la variabilité des espèces anciennement décrites par Chaline (1972a) sous le nom de *M. (A.) nutiensis* et *M. (A.) burgondiae*. *M. (A.) nutiensis* devient une sous-espèce géographique de *M. (A.) hintoni*. Par ailleurs, cette étude a montré l'existence d'une nouvelle espèce d'*Allophaiomys* : *M. (A.) valerotensis* n. sp., de morphologie archaïque et de très petite taille.

Ces analyses permettent de préciser les relations de parenté de ces formes avec les espèces plus récentes des sous-genres *Chionomys*, *Stenocranius* et *Iberomys*.

Remerciements

César Laplana bénéficie d'une bourse prédoctorale FPI du Ministerio de Educación y Cultura d'Espagne. Nous remercions les rapporteurs, P. Mein et J.-C. Auffray, pour leurs commentaires et remarques à propos de cet article.

Ce travail est une contribution au thème « Signal morphologique de l'évolution » de l'UMR CNRS 5561 « Biogéosciences » et au projet n° PB96-1026-C03-02 de la DGICYT.

RÉFÉRENCES

- Alcade G., Agusti J. & Villalta J. F. 1982. — Un nuevo *Allophaiomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) en el Pleistoceno inferior del sur de Espana. *Acta Geologica Hispanica* 16 (4): 203-205.
- Brunet-Lecomte P. 1988. — *Les Campagnols souterrains* (Terricola, Arvicolidae, Rodentia) actuels et fossiles d'Europe occidentale. Thèse de l'université de Bourgogne, Dijon, France, 146 p.
- Brunet-Lecomte P. & Chaline J. 1992. — Morphological convergences versus biochemical divergences in the holarctic ground voles: *Terricola* and *Pitymys* (Arvicolidae, Rodentia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Mh.* 12: 721-734.
- Chaline J. 1966. — Un exemple d'évolution chez les arvicolidés (Rodentia) : les lignées *Allophaiomys*, *Pitymys* et *Microtus*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris D 263 : 1022-1024.
- Chaline J. 1972a. — Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. *Cahiers de Paléontologie*, 410 p.
- Chaline J. 1972b. — Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. Conclusions générales. *Bulletin du Quaternaire de l'Académie des Sciences de l'URSS* 38 : 56-71 (en russe).
- Chaline J. 1974. — Esquisse de l'évolution morphologique et chromosomique de *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) à l'échelon de l'hémisphère Nord. *Bulletin de la Société géologique française* 16 (4) : 440-450.
- Chaline J. 1987. — Arvicolid data and evolutionary concepts. *Evolutionary Biology* 21: 237-310.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P. & Graf J.-D. 1988. — Validation de *Terricola Fatio*, 1867 pour les campagnols souterrains (Arvicolidae, Rodentia) paléarctiques actuels et fossiles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 306 (III) : 475-478.
- Chaline J. & Delingette A. 1965. — Un nouveau gisement fossilifère du Quaternaire ancien : la grotte des Valerots à Nuits-Saint-Georges (Côte-d'Or). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris D 262 : 1085-1088.
- Chaline J. & Graf J. D. 1988. — Phylogeny of the Arvicolidae (Rodentia): Biochemical and paleontological evidence. *Journal of Mammalogy* 69 (1): 22-33.
- Chaline J., Renault-Miskovsky J., Brochet G., Clement-Dels R., Jammot D., Mourer-Chauviré C., Bonvalot J., Lang J., Leneuf N. & Pascal A. 1985. — L'aven des Valerots (Nuits-Saint-Georges, Côte-d'Or), site de référence du Pléistocène inférieur. *Revue de Géologie dynamique et de Géographie physique* 26 (2) : 109-118.
- Courant F., Brunet-Lecomte P., Volobouev V., Chaline J., Quéré J.-P., Nadachowski A., Montuire S., Genshu Bao G., Viriot L., Rausch R., Erbajeva M., Shi D. & Giraudoux P. 1999. — Karyological and dental identification of *Microtus limnophilus* in Gansu (China), potential host of alveolar *Echinococcosis*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 322 : 473-480.
- Cuenca-Bescós G., Canudo J. I. & Laplana C. 1995. — Los arvicolidos (Rodentia, Mammalia) de los niveles inferiores de Gran Dolina (Pleistoceno Inferior, Atapuerca, Burgos, España). *Revista Española de Paleontología* 10 (2): 202-218.
- Cuenca-Bescós G., Laplana C. & Canudo J. Y. 1999. — Biochronological implications of the Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) from the lower Pleistocene hominid bearing level Trinchera Dolina 6 (TD6, Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 37 : 353-373.
- Din W., David B., Laurin B., Chaline J., Harada M. & Catzeffis F. 1993. — DNA/DNA hybridization study of the *Clethrionomyini* (Arvicolidae, Rodentia): comparison with morphological data. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris D 316 (2) : 709-716.
- Heinrich W.-D. 1982. — Eine altbiharische Kleinsäugerfauna aus Südhüringen. *Zeitschrift für geologische Wissenschaften* 10 (7): 923-928.
- Hinton M. A. C. 1923. — Diagnoses of species of *Pitymys* and *Microtus* occurring in the Upper Freshwater Bed of West Runton, Norfolk. *Annals Magazine Natural History* 12 (9): 541.
- Hír J. 1998. — The *Allophaiomys* type material in the Hungarian collection. *Paludicola* 2 (1): 28-36.
- Kormos Th. 1932. — Neue Wühlmäuse aus dem Oberpliozän von Püspökfördö. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 69: 323-346.
- Kretzoi M. 1941. — Die unterpleistozäne Säugetierfauna von Belfia bei Nagyvárad. *Földtani Közlemény* 71 (7-12): 308-335.
- Malez M. & Rabeder G. 1984. — Fundmaterial von Kleinsäugetern aus der altpleistozänen Spaltenfüllung Podumci I in Nord Dalmatien (Kroatien, Jugoslawien). *Beiträge zur Paläontologie von Österreich* 11: 439-510.
- Markova A. K. 1982. — *Rongeurs pléistocènes de la Plaine Russe*. Nauka, Moscou, 184 p. (en russe).
- Martin L. M. 1979. — The biostratigraphy of Arvicoline Rodents in North America. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences* 7: 91-100.
- Maul L. 1990. — *Biharische Kleinsäugerfunde von Untermassfeld, Voigtstedt und Süssenborn und ihre chronologische Stellung im Rahmen der biharischen Micromammalia-Faunen Europas*. PhD thesis, University of Berlin, Berlin, Germany, 138 p.
- Maul L. 1996. — Biochronological implications of the arvicolids (Mammalia: Rodentia) from the Pliocene and Pleistocene faunas of Neuleiningen (Rheinland-Pfalz, southwest Germany). *Acta Zoologica Cracoviensis* 39 (1): 349-356.
- Meulen A. van der 1973. — Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy),

- with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria* 17: 1-144.
- Nadachowski A. 1991. — Systematics, geographic variation and evolution of snow voles (*Chionomys*) based on dental characters. *Acta Theriologica* 36 (1-2): 1-45.
- Neige P., Chaline J., Choné T., Courant F., David B., Dommergues J. L., Laurin B., Madon C., Magniez F., Marchand D. & Thierry J. 1997. — La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité des organismes. *Geobios* MS 20 : 415-422.
- Rekovets L. & Nadachowski A. 1995. — Pleistocene voles (Arvicolidae) of the Ukraine. *Paleontologia i Evolució* 28-29: 145-245.
- Scherrer B. 1984. — *Biostatistique*. Gaëtan Morin, Chicoutimi, Québec, 850 p.
- Terzea E. 1970. — Sur l'apparition et l'évolution de quelques genres d'arvicolidés (Rodentia) pendant le Pléistocène, in *Livre du centenaire Émile Racovitza*. Académie de la République socialiste de Roumanie, Bucarest : 499-511.
- Terzea E. 1989. — Les arvicolidés (Rodentia, Mammalia) du Pléistocène moyen de Chiscau-1 (Dept de Bihor, Roumanie). *Travaux de l'Institut de Spéologie Émile Racovitza* 28: 57-72.
- Terzea E. & Jurcsák T. 1969. — Contributii la cunoasterea faunelor pleistocene medii de la Betfia (Romania). *Lucrarile Institutului de Speologie Emile Racovitza* 8: 201-213.
- Zagwijn W. H. & De Jong J. 1984. — Die Interglaziale von Bavel une Leerdam une ihre stratigraphische stellung in Niederländdischen früh-Pleistozän. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst* 37 (3): 155-169.

*Soumis pour publication le 15 février 1999 ;
accepté le 23 juin 1999.*

