

CHIONOMYS NIVALIS MARTINS, 1842 ET MICROTUS (SURANOMYS) MALEI HINTON, 1907 (ARVICOLINAE, RODENTIA, MAMMALIA) DANS LE REMPLISSAGE DE LA GROTTÉ DE LA CAUNE DE L'ARAGO (TAUTAVEL, PYRÉNÉES ORIENTALES, FRANCE). ÉTUDE COMPARATIVE DES POPULATIONS

ALEXANDRA-CRISTINA PĂUNESCO

I. Historique des recherches en France

En 1972, Chaline décrivait dans le cadre du genre *Microtus*, un nouveau sous-genre, qu'il appelait *Suranomys* – et qui comprenait *Microtus malei*, *M. oeconomus* et *M. nivalis*. L'espèce *M. malei* comprenait quatre sous-espèces (chronoclines), trois d'entre elles étant décrites pour la France: *M. malei burgondiae* (aux Valerots – début du Pléistocène moyen); *M. malei noaillensis* (à La Fage, Nestier – Riss) et *M. malei genii* (à Baume de Loisia – Würm ancien)¹.

Selon Chaline, le seul représentant du Pléistocène moyen est *M. malei* (avec sa grande variabilité morphologique qui inclut les trois morphotypes: *ratticeps* (*oeconomioïde*), *malei* et *nivaloïde*). Ce n'est qu'à partir du Pléistocène supérieur (la glaciation de Riss), que nous allons véritablement parler de *M. oeconomus* (Fontéchevade – France) – selon le même auteur.

M. nivalis est connue en France qu'à partir du Würm ancien (Combe-Grenal, Hortus, Régourdou) ; les sites ayant livré cette espèce sont plus nombreux au Würm récent².

Le campagnol nordique (*M. (S.) oeconomus*) ne fait plus partie de la faune actuelle de France; l'extrémité occidentale de son aire de répartition étant les Pays-Bas (la sous-espèce *M. oeconomus arenicola* de Sélys-Longchamps, 1841).

Les populations fossiles de *M. (S.) oeconomus* ont eu de larges répartitions sur le continent européen, durant les dernières glaciations : fin du Riss – Riss-Würm (Fontéchevade); et surtout au Würm³.

Dans certaines situations, il est très difficile de préciser l'appartenance d'une population à *M. malei* ou à *M. oeconomus*, surtout celles de la fin du Pléistocène moyen; celles-ci ayant une nomenclature mixte de *M. malei-oeconomus*. Selon Marquet, pour établir la nomenclature des deux espèces, il faut tenir compte de la proportion du morphotype dominant dans le cadre de chaque population⁴.

¹ J. Chaline, *Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France (Systématique – Biostratigraphie – Paléoclimatologie)*, Cahiers de Paléontologie, C.N.R.S., Paris, 1972, 410 p.

² *Ibidem*.

³ *Ibidem*.

⁴ J.-C. Marquet, *Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs*, thèse de doctorat, Université de Bourgogne, 1989, 535 p.

En France, dans la faune actuelle, quatre sous-espèces de campagnol de neige ont été mises en évidence: *Microtus nivalis nivalis* Martins, 1842 (dans les Alpes françaises à l'exception du sud-est); *M. nivalis lebrunii* Crespon, 1844 (dans le Massif central); *M. nivalis leucurus* Gerbe, 1852 (dans les Alpes du Sud) et *M. nivalis aquitanius* Miller, 1908 (dans les Pyrénées).⁵

Selon, Nadachowski, ce groupe peut-être originaire de l'Asie (Caucase), s'est constitué comme distinct depuis le Pléistocène inférieur (Biharian inférieur); ses origines lointaines doivent être recherchées dans le groupe *Allophaiomys*^{6,7}.

Des études approfondies ont été effectuées sur l'ensemble des formes fossiles rentrant dans ce groupe controversé (Nadachowski, *op. cit.*). C'est la raison pour laquelle nous n'allons plus insister sur l'historique de ces recherches.

Dans les nouvelles classifications de Wilson & Reeder⁸, et Mc Kenna & Bell⁹, *M. malei* et *M. oeconomus* font partie du genre *Microtus* (genre *Microtus* (*Suranomys*) Chaline, 1972) – tandis que *M. nivalis*, appartient à un genre à part – *Chionomys* Miller, 1908.

Toutefois, les données concernant ces espèces sont très controversées. La nomenclature, l'appartenance spécifique, la grande variabilité morphologique et la phylogénie restent encore à définir, les opinions des spécialistes étant divergentes.

II. Matériel et méthodes

Dans le chapitre suivant, nous allons préciser et démontrer par une étude comparative¹⁰, la présence de *Chionomys nivalis* associé à *Microtus* (*Suranomys*) *malei*, dans le remplissage de la grotte de la Caune de l'Arago (Pyrénées Orientales), correspondant aux stades isotopiques 14, 13 et 12.

Des restes appartenant à *M. (S.) malei* ont été recueillis dans les ensembles I, II et III (selon la stratigraphie de H. de Lumley & *al.*)^{11, 12}, à l'exception des sols d'habitat: C, D et G (appartenant à l'ensemble I).

Le matériel dentaire consiste en: 174 M/1 et 9 M/2; il s'agit surtout de dents isolées, et de 9 fragments de mandibules avec M/1-2.

Les restes appartenant à *Chionomys nivalis* sont moins nombreux, et leurs répartitions dans les trois ensembles stratigraphiques est moins large que dans le cas de *M. (S.) malei*. Les seuls sols ayant délivré des M/1 sont: les sols D, F (de l'ensemble I), le sol H (ensemble II), et les sols O et M (ensemble III). Il s'agit de: 14 M/1 isolées et un fragment de mandibule avec M/1-2.

⁵ In: M.-C. Saint-Girons, *Les mammifères de France et de Bénélux (faune marine exceptée)*, Paris, 1973, p. 275-384.

⁶ A. Nadachowski, *Comments on variation, evolution and phylogeny of Chionomys (Arvicolidae)* in International Symposium: *Evolution, Phylogeny, Biostratigraphy of Arvicolids*, Praha, 1990, p. 353-368.

⁷ A. Nadachowski, *Systematics, geographic variation and evolution of snow voles (Chionomys) based on dental character*, *Acta Theriologica* (Krakow), 36, 1991. 1-2), p. 1-45.

⁸ D. E. Wilson, D. M. Reeder, *Mammal species of the world*, Washington, 1993, 1260 p.

⁹ M. Mc. Kenna, S. Bell, *Classification of Mammals above the species level*, New York, 1997, 631 p.

¹⁰ A.-C. Păunescu, *Les rongeurs du Pléistocène inférieur et moyen de trois grottes du sud de la France (Vallonnet, Caune de l'Arago, Baume Bonne). Implication systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales*, Thèse, Muséum National de l'Histoire Naturelle, Paris, 2001, 514 p.

¹¹ H. Lumley de, A. Fournier, Y.-C. Park, Y. Yokoyama, A. Demony, *Stratigraphie du remplissage Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Etude de huit carottages effectués de 1981 à 1983*, *L'Anthropologie*, 88/1, 1984, p. 5-18.

¹² H. Lumley de, A. Fournier, S. Abdessadok, Ch. Perrenoud, S. Khatib, *Cadre stratigraphique, géochronologique et paléoclimatique du Pléistocène inférieur et moyen dans le midi méditerranéen de la France d'après l'étude des formations quaternaires de sites préhistoriques: le Vallonnet, la Caune de l'Arago, Terra Amata, Orgnac-3, la Baume Bonne, le Lazaret, Colloque de Tautavel «Les premiers habitants de l'Europe»; 2000, sous-presse.*

Les méthodes de datation (par Résonance Electronique de Spin),¹³ ont montré l'appartenance de la séquence de l'ensemble I au stade isotopique 12, celle de l'ensemble II au stade 13, et de l'ensemble III au stade isotopique 14. Les deux ensembles I et III se sont déposés sous un climat froid et sec, et l'ensemble II, sous un climat plus tempéré^{14,15,16,17,18}.

Les deux espèces : *Microtus (S.) malei* (espèce d'espace marécageux boréal), et *Chionomys nivalis* (espèce rupicole héliophile) sont associées à des espèces de steppe continentale, comme: *Microtus gregalis*, *Cricetulus (Allocrietus) bursae*, *Spermophilus cf. major*, Cf. *Marmota marmota* et *Pliomys lenki*. Les sols D et F ont également fournis des restes de *Dicrostonyx torquatus* (espèce de steppe arctique froide).

Le matériel de comparaison utilisé est celui provenant de plusieurs sites du Sud de la France: d'Ornac-3 (Ardèche; stades isotopiques 10 à 8; *M. (S.) malei*); de la grotte de la Baume Bonne (Quinson, Alpes de Haute-Provence; stades isotopiques 8 à l'actuel; *Chionomys nivalis* et *M. (S.) oeconomus*); de Fontbrégoua (Var; Mésolithique; *Ch. nivalis*), Toureil (Ariège; Néolithique; *Ch. nivalis*)^{19,20,21,22} et de la Colombière (Var, actuel; *Ch. nivalis*)²³.

La nomenclature que nous adoptons est celle proposée par Wilson & Reeder²⁴, et Mc Kena & Bell²⁵:

Famille *Muridae* Illiger, 1815

Sous-famille *Arvicolinae* Gray, 1821

Tribu *Arvicolini* Gray, 1821

1. Genre *Microtus (Suranomys)* Chaline, 1972

* *Microtus (S.) malei* Hinton, 1907

* *Microtus (S.) oeconomus* Pallas, 1776

2. Genre *Chionomys* Miller, 1908

* *Chionomys nivalis* Martins, 1842

L'appareillage utilisé à la prise des mesures, consiste dans une binoculaire Wild M8 type 346910 reliée par une caméra de type DXC-107AP N° 401853 à un écran, et au vidéo-mesureur Kappa MFK II. Grâce à ce système, les mesures ont été prise directement sur l'écran.

Les analyses factorielles, les tests de Kolmogorov-Smirnov et les tests de Chi 2 ont été réalisés sur le logiciel Statlab.

¹³ In: H. Lumley de, A. Fournier, Y.-C. Park, Y. Yokoyama, A. Demony, *op. cit.*

¹⁴ J. Renault-Miskowski, *La végétation au Pléistocène moyen (Caune de l'Arago, Tautavel, Pyrénées Orientales). La faune et la flore en Roussillon au Pléistocène moyen*, in: Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 290, série D, Paris, 1976, p. 747-756.

¹⁵ J. Renault-Miskowski, *Etude palynologique du remplissage de la Caune de l'Arago. Signification chronologique, paléoclimatique et paléoéthnologique des flores*, in: H. de Lumley, J. Labeyrie & coll., Colloque International C.N.R.S.: *Datation absolues et analyses isotopiques en Préhistoire, méthodes et limites*, 1981, p. 253-258.

¹⁶ L. Jourdan, A.-M. Moigne, *Les faunes de l'Arago à Tautavel. Signification stratigraphique, paléoclimatique, paléoécologie et paléontologique*, in: H. de Lumley, J. Labeyrie & coll., Colloque International C.N.R.S.: *Datation absolues et analyses isotopiques en Préhistoire, méthodes et limites*, 1981, p. 253-258.

¹⁷ E. Desclaux, *Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales). Paléontologie, paléoécologie, taphonomie*, Thèse, Muséum National de l'Histoire Naturelle, Paris, 1992, 365 p.

¹⁸ A.-C. Păunescu, *op. cit.*

¹⁹ *Ibidem*.

²⁰ A.-C. Păunescu, *Les rongeurs (Rodentia, Mammalia) de la grotte de la Baume Bonne (Quinson, Alpes de Hautes-Provence)*, sous-presse.

²¹ A.-C. Păunescu, *Les rongeurs (Rodentia, Mammalia) de la grotte de Toureil (Mijanes, Ariège, France): données morpho-métriques et climatiques*, sous-presse.

²² A.-C. Păunescu, M. Abbassi, *Les rongeurs (Rodentia, Mammalia) de Fontbrégoua (Salerno, Var, France)*. Trav. Inst. Spéol. «Emile Racovitza», XXXVII-XXXVIII, Bucarest, 1998-1999, p. 247-278.

²³ A.-C. Păunescu, *Les micromammifères de la grotte Valea Coacazei (village de Moeciu, département de Braşov, Roumanie)*, Cercetări Istorice (Iaşi), 17/1, 1998, p. 227-282.

²⁴ Wilson D. E., D. M. Reeder, *op. cit.*

²⁵ M. Mc Kena, S. Bell, *op. cit.*

III. Données morpho-métriques concernant les M1 inférieures de deux espèces

Microtus (S.) malei Hinton, 1907

Description morphologique des M/1 (variabilité morphologique: fig. 1).

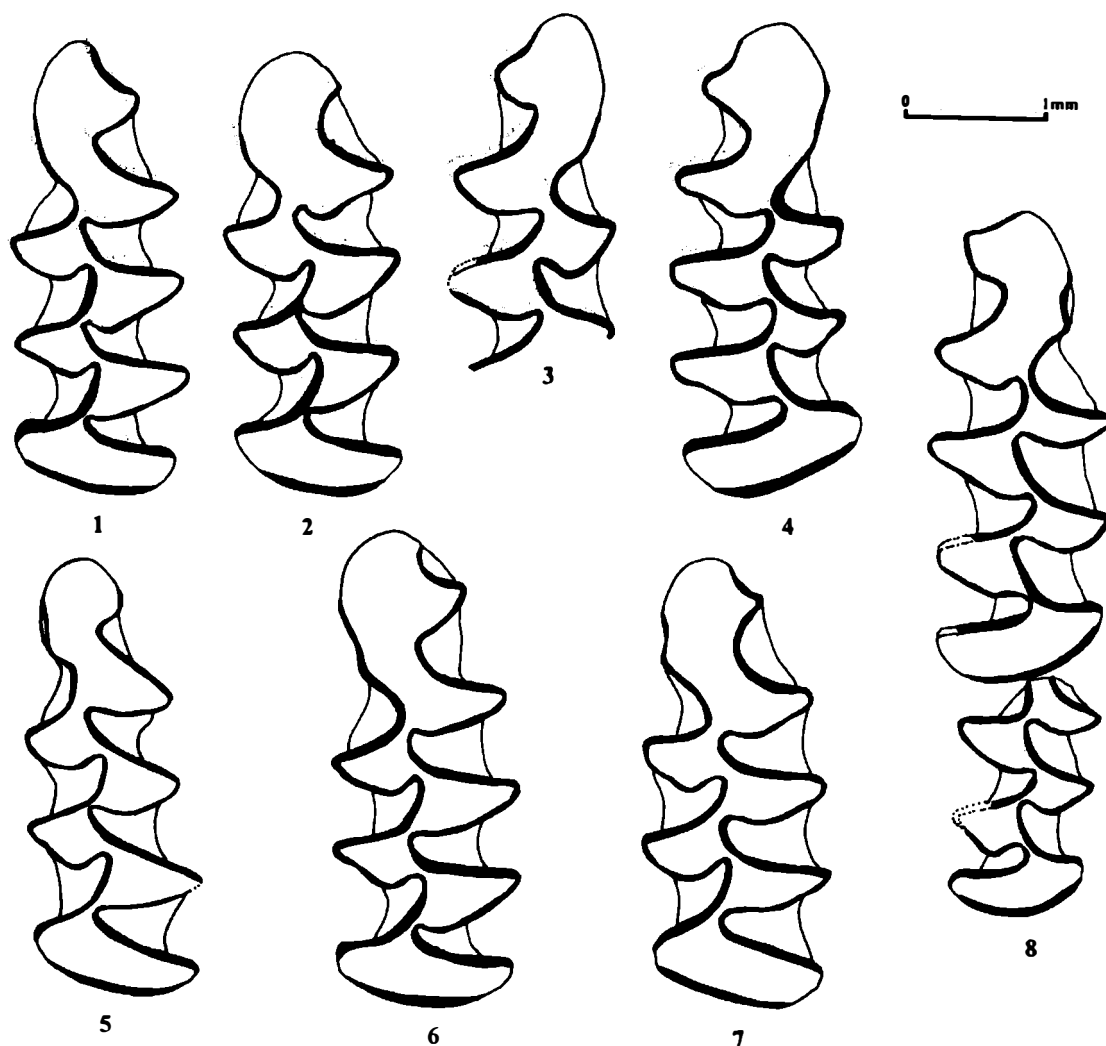


Fig. 1. *Microtus (Suranomys) malei* de la Caune de l'Arago – variabilité morphologique: 3; 4-M/1D; 1; 2; 5; 6; 7-M/1G; 8-M/1-2D.

Les premières molaires inférieures possèdent le lobe postérieur suivi de quatre triangles d'émail fermés; un cinquième triangle s'ouvre plus ou moins largement dans le complexe antérieur, et le complexe antérieur lui-même. Celui-ci peut avoir une forme variable; le T7 est présent et le A9 (LRA5) est bien marqué.

Trois morphotypes principaux sont décrits en fonction de la présence ou de l'absence de l'angle rentrant A8 (BRA4), ainsi que d'après sa profondeur:

Type 1 : le T6 et le A8 sont absents; la boucle antérieure est arrondie; il correspond au morphotype *oeconomioïde* (*ratticepoïde*).

Type 2 : l'angle rentrant A8 est faiblement marqué, c'est le morphotype intermédiaire *malei-oeconomus*.

Type 3 : l'angle rentrant A8 est bien marqué en délimitant un T6, mais de taille réduite ou très réduite, et jamais comparable – sur notre matériel – à celle du T7, morphotype *malei*.

La boucle antérieure est arrondie; nous n'avons pas constaté sur notre matériel d'éléments nouveaux à part le T6 et le A8.

À la Caune de l'Arago: 18,75% de ces molaires peuvent être rattachées au morphotype *oeconomioide*, 18,75%, au morphotype *malei*, et la plus grande partie du matériel (62,5%) au morphotype intermédiaire *malei-oeconomus*. Les deux morphotypes extrêmes *oeconomus* et *malei* sont reliés entre eux par toute une série de formes intermédiaires.

Certaines molaires appartenant au morphotype *oeconomus* possèdent quelques particularités : soit le complexe antérieur est plus allongé (variables T7-B.A = LSA5-B.A.; T5-B.A. = LSA4-B.A.) et la boucle antérieure est arrondie; soit la B.A. est plus courte mais très convexe (fig. 1.2) ; soit le bord externe de la B.A. est assez linéaire (fig. 1.4).

La largeur de l'ouverture du T5 dans le complexe antérieur est très variable; elle peut être presque fermée ou très largement ouverte. Ces variations ne sont pas liées à un certain morphotype.

Biométrie. Nous avons pris douze mesures (données dans les tableaux 1 et 2) sur les premières molaires inférieures.

La population de la Caune de l'Arago avec un effectif élevé se prête à des interprétations statistiques; nous avons construit les histogrammes de fréquence pour huit variables principales (fig. 2). Dans leur majeure partie, ceux-ci décrivent des distributions normales, gaussiennes. Le test d'Adéquation de Chi 2 (tableau 3) confirme la présence d'une population homogène, pour toutes les variables, à l'exception de celle de la «largeur du col» (l'ouverture du T5 dans le C.A.), où les valeurs sont très hétérogènes.

Le campagnol de Male de la Caune de l'Arago est une forme de petite taille. Les longueurs des M/I sont encore plus faibles que celles citées par Chaline pour La Fage (population attribuée à *M. malei noaillensis*)²⁶, mais l'indice d'hypsodontie (H/L) est légèrement plus fort.

Le test de Kolmogorov-Smirnov appliqué à la longueur et à la hauteur des M/I (tableau 4) indique qu'il n'y a pas de différences significatives entre la population de la Caune de l'Arago et celles appartenant à *M. malei noaillensis* de La Fage et de Nestier (Chaline, *op. cit.*), et ni avec des populations plus tardives de *M. oeconomus*.

Conclusion. La morphologie des M/I de la Caune de l'Arago oscille entre les deux morphotypes *malei* et *oeconomus* (*ratticeps*), avec une prédominance des morphotypes intermédiaires *malei-oeconomus*. Ces caractéristiques, ainsi que la petite taille, nous ont permis d'attribuer cette population²⁷ à *Microtus malei noaillensis*.

Chionomys nivalis Martins, 1842

Description morphologique. Les M/I sont constituées d'un lobe postérieur et de cinq triangles dont quatre fermés et le cinquième communiquant plus ou moins largement avec le complexe antérieur, constitué à son tour, par les triangles T6, T7 et la boucle antérieure. La forme du complexe antérieur est variable (fig. 3).

Chez *Chionomys nivalis*, l'émail est plus épais et la dent à un aspect plus massif que chez *M. malei* ou *M. oeconomus*.

Une large communication entre les triangles T4 et T5 (caractère primitif selon différents auteurs) n'a pas été constatée sur notre matériel.

Quatre types principaux peuvent être décrits selon la forme du complexe antérieur, donc selon la forme et le développement des triangles T6 et T7; la présence ou l'absence des angles rentrants A8 (BRA4) et A9 (LRA5), et la forme et le développement de la boucle antérieure.

Type 1: les deux angles rentrants A8 et A9 sont présents ; les triangles T6 et T7 communiquent largement dans la boucle antérieure de taille moyenne ; l'ensemble peut être plus ou moins dissymétrique.

Type 2: Le A8 est présent mais n'est pas profond; le A9 est absent; la dissymétrie du complexe antérieur est plus accentuée.

²⁶ J. Chaline, *Les rongeurs de l'Aven I des Abîmes de la Noailles (Corrèze)*, Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle, Lyon, fasc. 10, 1972, p. 61-78.

²⁷ A.-C. Păunescu, *Les rongeurs du Pléistocène inférieur et moyen de trois grottes du sud de la France (Vallonnet, Caune de l'Arago, Baume Bonne). Implication systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales*, Thèse, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 2001, 514 p.

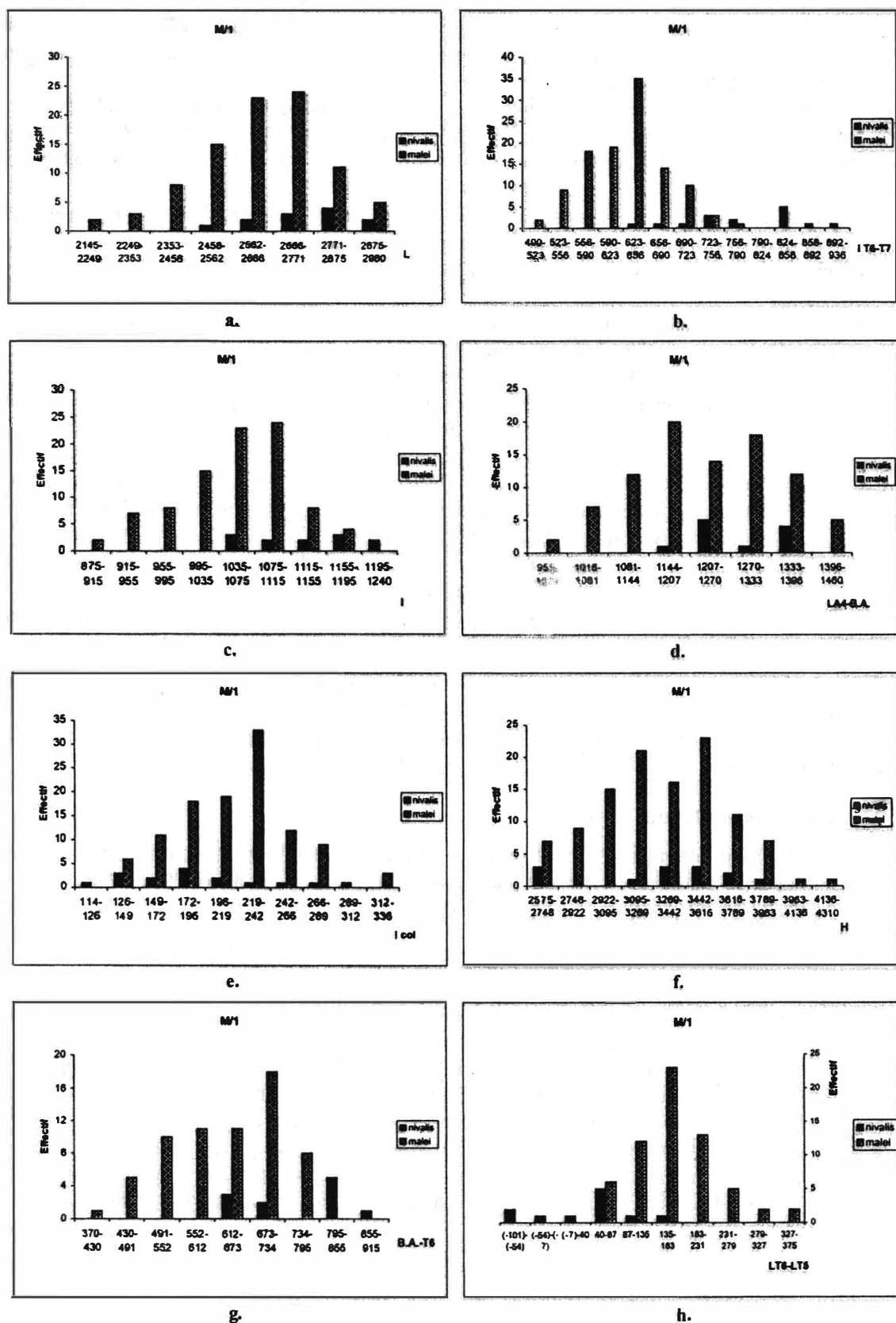


Fig. 2. Histogrammes comparatifs de huit principales variables prises sur les M/I de *Microtus (S.) malei* et *Chionomys nivalis* de la Caune de l'Arago.

Tableau 1

Les valeurs (en μ) des différentes mesures prises sur les M/I de *Microtus (S.) malei* et de *Chionomys nivalis* de la Caune de l'Arago (selon Paunescu, 2001)

Site /Espèce	M/I										
	Longueur	Largeur	L A4-B.A. (Longueur BRA2-B.A.)	largeur col (largeur BRA3- LRA4)	Larg. « lb » (largeur LSA5- paroi buccal ou larg. T6-T7 (largeur BSA4- LSA5)	largeur B.A. (largeur BRA4- LRA5)	Largeur ouverture T6 (largeur LRA4-BRA4)	Hauteur	H/L	l col/ IT6-T7	L A4-B.A./L
	N Min-Max Moyenne Ec-Type	N Min-Max Moyenne Ec-Type	N Min-Max Moyenne Ec-Type	N Min-Max Moyenne Ec-Type	N Min-Max Moyenne Ec-Type	N Min-Max Moyenne Ec-Type	N Min-Max Moyenne Ec-Type	N Min-Max Moyenne Ec-Type	N Min-Max Moyenne Ec-Type	N Min-Max Moyenne Ec-Type	N Min-Max Moyenne Ec-Type
Caune de l'Arago	139	139	139	91	133	111	39	54	54	91	139
<i>Microtus (S.) malei</i>	2145-2980 2631 161,45777	875-1195 1051 67,99622	1135-1575 1226 111,48444	80-332 218 40,64152	490-790 627 52,89223	332-596 475 69,213	186-446 312 49,59448	2575-4310 3208 345,04867	0,979-1,638 1,25893 0,12446	0,128-0,306 0,2059 0,03728	0,397-0,562 0,4649 0,02401
Caune de l'Arago	12	12	11	16	15	2	4	13	9	15	11
<i>Chionomys nivalis</i>	2555-2900 2762 131,5201	1045-1240 1138 66,07359	1190-1380 1273 73,28958	114-312 191 55,59721	648-736 790 80,63391	442-554 498 79,19595	308-414 345 49,05439	2685-3670 3318 409,03615	1,044-1,403 1,22884 0,12162	0,154-0,379 0,24288 0,07071	0,429-0,478 0,46093 0,01565

Tableau 2

Les valeurs (en μ) d'autres mesures prises sur les M/I de *M. (S.) malei* et *Chionomys nivalis* de la Caune de l'Arago (selon Paunescu, 2001).

Espèce/Site	LT7- B.A. (Longueur LSA5- B.A.) N Min-Max Moyenne Ec-Type	LT6- B.A. (Longueur BSA4- B.A.) N Min-Max Moyenne Ec-Type	LT5- B.A. (Longueur LSA4- B.A.) N Min-Max Moyenne Ec-Type	LT7 -B.A./L N Min-Max Moyenne Ec-Type	LT6 -B.A./L N Min-Max Moyenne Ec-Type	LT5- B.A /L N Min-Max Moyenne Ec-Type	LT6-LT5 (Longueur BSA4- LSA4) N Min-Max Moyenne Ec-Type
<i>Microtus (S.) malei</i> Caune de l'Arago	91 70-460 276 79,67604	63 370-795 625 98,14406	89 510-945 788 98,66191	91 0,029-0,174 0,10427 0,02694	63 0,167-0,295 0,2358 0,0293	89 0,212-0,357 0,29882 0,02604	63 40-375 171 68,3871
<i>Chionomys nivalis</i> Caune de l'Arago	11 220-465 308 67,12945	11 645-870 754 88,43333	11 725-925 796 70,98655	11 0,086-0,163 0,1113 0,02233	11 0,229-0,304 0,27239 0,02441	11 0,257-0,324 0,28815 0,02174	11 (-85)-(170) 42 80,72681

Tableau 3

Types des distributions et les résultats des tests d'Adéquation (Chi 2), des neuf variables prises sur les M/I de *M. (S.) malei* de la Caune de l'Arago

	Type de distribution								
	Longueur	Longueur A4- B.A. (Longueur BRA2-B.A.)	largeur	largeur col (Largeur BRA3-LRA4)	« lb » (Largeur LSA5-paroi buccal du AC2)	Longueur T7- B.A. (Longueur LSA5-B.A.)	larg. ouverture T6 (largeur LRA4- BRA4)	Largeur B.A. (largeur BRA4- LRA5)	Hauteur
	Chi 2 d.l. Distribution	Chi 2 d.l. Distribution	Chi 2 d.l. Distribution	Chi 2 d.l. Distribution	Chi 2 d.l. Distribution	Chi 2 d.l. Distribution	Chi 2 d.l. Distribution	Chi 2 d.l. Distribution	Chi 2 d.l. Distribution
Caune de l'Arago	3,5077 4 gaussienne	5,4608 4 gaussienne	8,6991 5 gaussienne	12,468 5 non-gaussienne	3,0739 5 gaussienne	5,9836 4 gaussienne	2,27 4 gaussienne	1,0555 2 gaussienne	8,2425 5 gaussienne

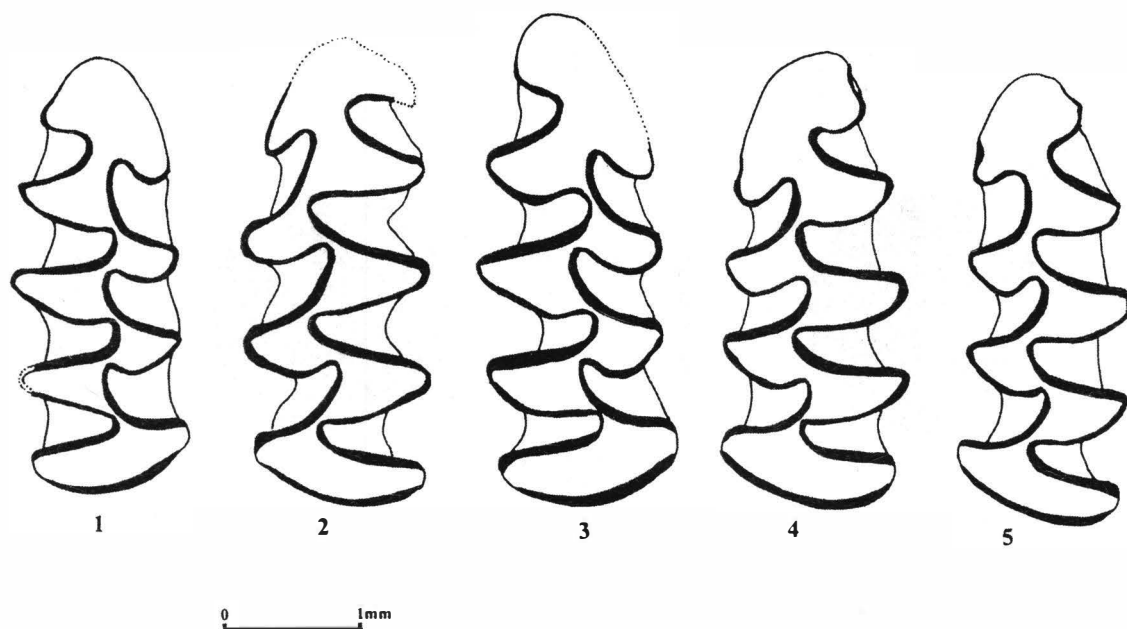


Fig. 3. *Chionomys nivalis* de la Caune de l'Arago – variabilité morphologique: 1; 3-M/1D; 2; 4; 5;-M/1G.

Type 3: le A9 est présent et le A8 est absent; le plus souvent cette structure est aussi associée à la présence d'un A7 plus profond. La boucle antérieure est de longueur variable.

Type 4: le A8 et le A9 sont absents, et la dissymétrie est très accentuée. Le plus souvent, la boucle antérieure est assez longue; les T6 et le T7 sont souvent arrondis et réunis dans une structure triangulaire plus ou moins inclinée. Parfois, le T6 est très postérieur (souvent il est au même niveau que T5, ou il peut être encore plus postérieur que celui-ci). Le A7 peut être particulièrement profond et incliné par rapport à l'axe de la dent.

Sans doute, dans le cadre de chaque type décrit dans des lignes générales, il y a une grande variabilité morphologique et plusieurs subdivisions peuvent être encore établies.

Les quatre types morphologiques ont été retrouvés dans les populations étudiées; le pourcentage de chacun dans l'ensemble est différent (fig. 4). Nous pouvons constater que, si le type 1 est plus fréquent dans la population de la Caune de l'Arago et de celle de la Colombière, il devient moins représenté dans les populations (Baume Bonne, Fontbrégoua, Toureil) qui s'intercalent entre les deux sites. Le type 4 est faiblement représenté à la Caune de l'Arago et dans la population actuelle, par contre, il est dominant (aux alentours de 80% voire plus) dans les trois autres populations.

Dans la population actuelle, sur les molaires correspondant au type 1, nous avons pu remarquer, en plus de la forme avec une boucle antérieure assez courte et les deux angles rentrants faibles, surtout le A8 (forme retrouvée aussi à la Caune de l'Arago), une autre forme avec un complexe antérieur plus allongé et avec les A8 et A9 plus profonds et moins dissymétriques. Cette dernière structure est plutôt «pré-arvalloïde» que «nivaloïde».

Par contre, dans la population de Fontbrégoua où domine le type 4, la boucle antérieure peut être globulaire ou presque carrée.

Les formes avec un T6 très postérieur (arrivant soit au niveau du T5, soit étant encore plus étiré) constituent 25% du matériel de la Caune de l'Arago; 6,6% du celui de la Baume Bonne, tandis que sur la population actuelle, ce pourcentage est de 15%.

Biométrie. Les valeurs des douze mesures prises sur les premières molaires inférieures sont données dans les tableaux 1 et 2.

Pour chaque population étudiée, nous avons construit les histogrammes de fréquence pour les six variables les plus importantes (fig. 5).

Les cinq populations de *Ch. nivalis* ont une distribution comparable et proche de celle de *Ch. nivalis* actuelle, à l'exception de la hauteur des M/1 qui est plus forte sur cette dernière population.

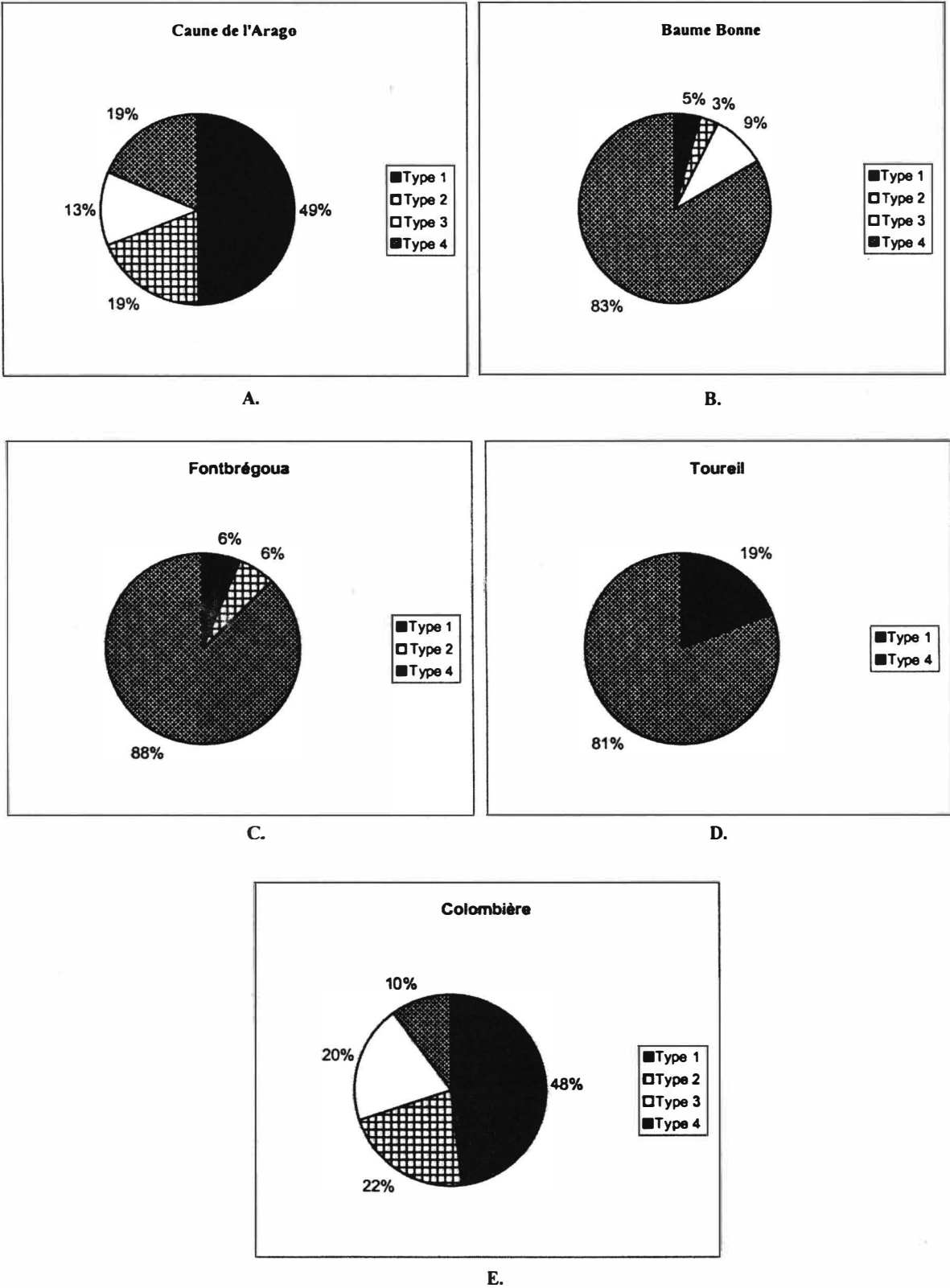


Fig. 4. Représentation des quatre principaux morphotypes dans les populations de *Chionomys nivalis* de la Caune de l'Arago (Fig. A), de la Baume Bonne (Fig. B), de Fontbrégoua (Fig. C), de Toureil (Fig. D) et de l'actuel – Colombière (Fig. E).

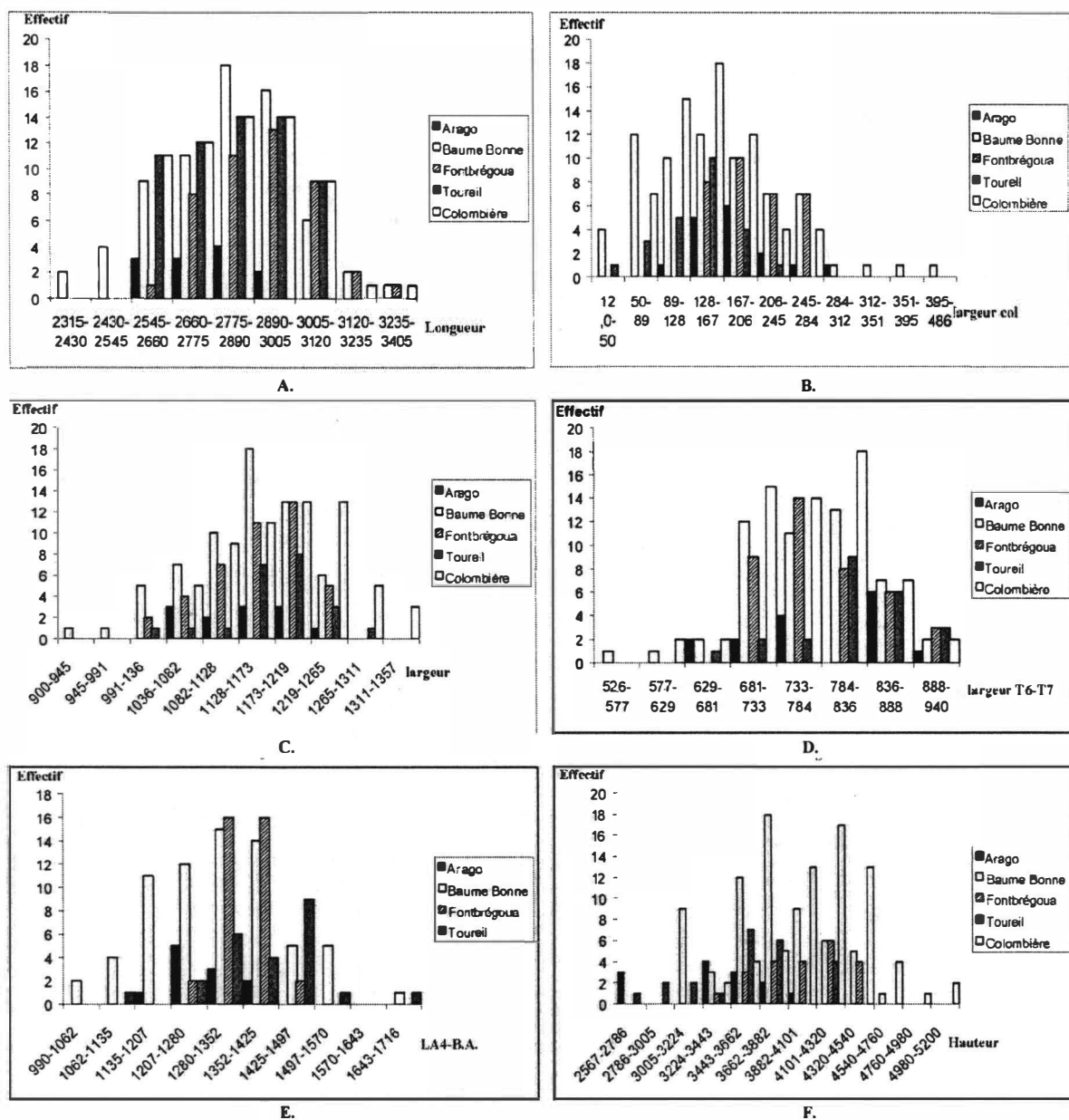


Fig. 5. Histogrammes comparatifs des longueurs (fig. A), de la largeur de l'ouverture du T5 (fig. B), de la largeur de la dent (fig. C), de la largeur T6-T7 (fig. D), de la longueur de la partie antérieure de la M/I (fig. E), et de la hauteur de la couronne (fig. F), de *Chionomys nivalis* de plusieurs sites.

La figure 2 présente les histogrammes (pour les huit variables choisies) des deux populations: de *Ch. nivalis* et de *M. malei* de la Caune de l'Arago.

Cette population du groupe *nivalis* se positionne pour certaines variables (sauf pour la largeur du col, et la différence des longueurs entre le T6 et le T5 = BSA4-LSA4) du côté des valeurs moyennes et grandes, connues pour *M. malei*.

Les différences les plus nettes sont : la largeur entre T6 et T7 (plus fortes, dans le cas de *Ch. nivalis*); la largeur de l'ouverture du T5 dans le complexe antérieur (valeurs plus faibles pour *Ch. nivalis*); la différence des longueurs entre les T6-T5 (valeurs les plus faibles pour *Ch. nivalis*). Cette dernière variable correspond aussi à un degré de dissymétrie plus fort pour la population de *Chionomys nivalis*.

Les analyses factorielles discriminantes (fig. 6) ont été produites en utilisant les valeurs de toutes les populations de *Ch. nivalis* (de la Caune de l'Arago, de la Baume Bonne, de Fontbrégoua, de Tourel et de

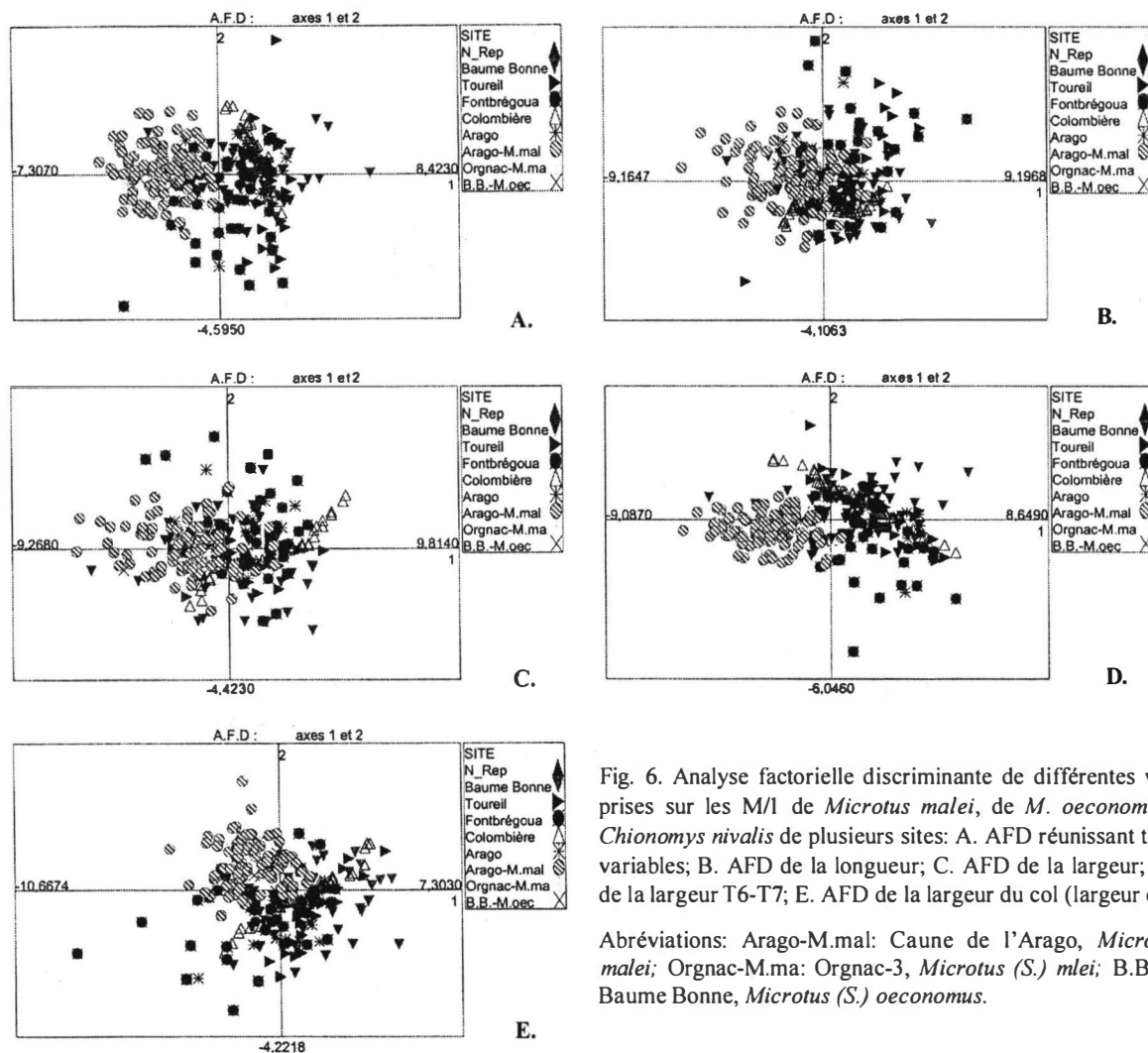


Fig. 6. Analyse factorielle discriminante de différentes variables prises sur les M/I de *Microtus malei*, de *M. oeconomus* et de *Chionomys nivalis* de plusieurs sites: A. AFD réunissant toutes les variables; B. AFD de la longueur; C. AFD de la largeur; D. AFD de la largeur T6-T7; E. AFD de la largeur du col (largeur du T5).

Abréviations: Arago-M.mal: Caune de l'Arago, *Microtus* (*S.*) *malei*; Orgnac-M.ma: Orgnac-3, *Microtus* (*S.*) *malei*; B.B.-M.oec: Baume Bonne, *Microtus* (*S.*) *oeconomus*.

la Colombière), de *M. malei* (de la Caune de l'Arago et d'Orgnac-3) et de *M. oeconomus* (de la Baume Bonne), pour quatre variables (longueur; largeur; largeur du col; largeur LSA5-paroi buccal du AC2 = notation «lb») sur les axes 1 et 2, avec une inertie sur l'axe 1, de 85,77% (fig. 6A); mais aussi en prenant comme variable filtre chacune des quatre variables mentionnées ci-dessus (fig. 6 C à F). Le regroupement des populations de *M. malei/oeconomus*, par rapport à celles de *Ch. nivalis*, est bien évident; la population de *Ch. nivalis* de la Caune de l'Arago se situe toujours du côté «nivalis».

Du point de vue métrique, quelques remarques s'imposent: la longueur et la largeur des M/I de *Ch. nivalis* connaissent une augmentation à partir de la population de la Caune de l'Arago vers celle du néolithique (Toureil), suivie d'une diminution durant l'Holocène, vers la forme actuelle de la Colombière. Si, par contre, nous essayons de réunir aussi les données existant dans la littérature, pour la France, nous remarquons des oscillations des moyennes des longueurs durant le Pléistocène supérieur.

En revanche, l'hypsodontie s'accroît vers l'actuel (une des directions évolutives soulignées par Thaller²⁸). L'hypsodontie est liée à l'abrasion dentaire, mais, comme les molaires ont une croissance continue, l'indice d'hypsodontie calculé (H/L) nous paraît juste. En regardant cet indice à une échelle temporelle plus grande, les résultats sont davantage évidents.

²⁸ L. Thaller, Campagnols primitifs de l'ancien et du nouveau monde, in: Problèmes actuels de Paléontologie, (Coll. Int. C.N.R.S., 104), 1962, p. 387-398.

La largeur du col (largeur de l'ouverture du T5 dans le complexe antérieur) ainsi que la largeur entre les triangles T6-T7 connaissent d'importantes variations à l'intérieur de chaque population et entre les différentes populations.

D'autres variables prises en compte, comme la largeur de la boucle antérieure et la largeur de l'ouverture du T6 (où ces mesures ont pu être prises, à savoir, dans les cas où le complexe antérieur présente le A8 et A9, et respectivement le A8), ne nous apportent pas de renseignements concernant l'évolution de ces populations dans le temps.

Plusieurs tests de Kolmogorov-Smirnov (tableau 5) ont été appliqués dans le but de constater les différences éventuelles entre nos populations de *Ch. nivalis*, pour un nombre de six variables choisies. À celles-ci, s'ajoutent également pour la variable longueur, les comparaisons avec les populations de *Ch. nivalis* d'autres sites de France²⁹ et de l'Italie³⁰, ainsi que des comparaisons avec la population de *M. malei* de la Caune de l'Arago (tableaux 4, 5 et 6).

Tableau 4

Les différences constatées par le test de Kolmogorov-Smirnov pour les longueurs et les hauteurs des M/I de *M. (S.) malei* de la Caune de l'Arago, avec d'autres populations de *M. (S.) malei*, de *M. (S.) oeconomus* et de *Chionomys nivalis* (La Fage, Nestier, Baume de Loisia, La Garenne – selon Chaline, 1972 ; Allemagne (actuel) – selon Tast, In Niethammer & Krapp, 1982 (p. 374-397); Colombière (actuel) – selon Paunescu, 1998 ; Caune de l'Arago, Baume Bonne – selon Paunescu, 2001). Abréviations : P.S. – différence pas significative ; J.S. – différence juste significative ; S. – différence significative ; T.S. – différence très significative.

Sites comparés	Différences constatées par le test de Kolmogorov-Smirnov	
	Longueur	Hauteur
Caune de l'Arago – La Fage (<i>M. malei</i>)	P.S.	P.S.
Caune de l'Arago – Nestier (<i>M. malei</i>)	P.S.	P.S.
Caune de l'Arago – Baume de Loisia (<i>M. malei</i>)	S.	P.S.
Caune de l'Arago – La Garenne (<i>M. oeconomus</i>)	P.S.	P.S.
Caune de l'Arago – Allemagne (actuel) (<i>M. oeconomus</i>)	P.S.	-
Caune de l'Arago – Caune de l'Arago (<i>Ch. nivalis</i>)	J.S.	P.S.
Caune de l'Arago – Baume Bonne (<i>Ch. nivalis</i>)	T.S.	T.S.
Caune de l'Arago – Colombière (Actuel) (<i>Ch. nivalis</i>)	T.S.	T.S.

En ce qui concerne les populations de *Chionomys nivalis* de la Caune de l'Arago et de la Baume Bonne, pour les variables choisies (sauf la hauteur de la dent), les différences constatées ne sont pas significatives avec la population actuelle de *Ch. nivalis* de la Colombière.

D'une façon générale, du point de vue métrique, les populations de *Chionomys nivalis* de la Caune de l'Arago et de la Baume Bonne se rapprochent; seule la largeur du col est différente (plus forte sur la population de la Baume Bonne).

Conclusion. Comme nous avons essayé de le démontrer dans les paragraphes précédents, à la Caune de l'Arago, nous sommes en présence d'une population appartenant à *Chionomys nivalis*. Elle se différencie, par ces particularités morphologiques et métriques, de l'ensemble des formes «malei-oeconomoïdes» qui constituent l'espèce *Microtus (Suranomys) malei*.

Les deux espèces: *Microtus (Suranomys) malei* et *Chionomys nivalis* se retrouvent dans les différents sols correspondants aux stades isotopiques 14, 13 et 12.

Jusqu'alors, la présence du *Chionomys nivalis* à la Caune de l'Arago correspond à la citation la plus ancienne concernant cette espèce en France. Cela prouve que *Chionomys nivalis* s'était constituée comme espèce distincte déjà au Pléistocène moyen (stade isotopique 14).

²⁹ J. Chaline, *op. cit.*

³⁰ Krapp, in: J. Niethammer, F. Krapp, *Handbuch der Säugetiere Europa*, Wiesbaden, 1982, p. 261-284.

Tableau 5

Différences constatées sur les différentes variables mesurées sur les M/I de *Chionomys nivalis*, par le test de Kolmogorov-Smirnov. (La Garenne, Père Guste – selon Chaline, 1972 ; Italie (actuel) – selon Krapp *In* Niethammer & Krapp, 1982 (p. 261-284) ; Colombière (actuel) – selon Paunescu, 1998 ; Caune de l'Arago, Baume Bonne, Fontbrégoua, Toureil – selon Paunescu, 2001). Abréviations : P.S. – différence pas significative ; J.S. – différence juste significative ; S. – différence significative ; T.S. – différence très significative.

Sites comparés	Différence constatée par le test de Kolmogorov-Smirnov					
	Longueur	Largeur	Long.A4-B.A. (longueur BRA2- B.A.)	Largeur col (largeur BRA3- LRA4)	Largeur T6-T7 (largeur BSA4- LSA5)	Hauteur
Caune de l'Arago – Colombière (actuel)	P.S.	P.S.	-	P.S.	P.S.	T.S.
Caune de l'Arago – Baume Bonne	P.S.	P.S.	P.S.	J.S.	P.S.	P.S.
Caune de l'Arago – Fontbrégoua	J.S.	P.S.	J.S.	P.S.	P.S.	T.S.
Caune de l'Arago - Toureil	J.S.	P.S.	J.S.	P.S.	P.S.	P.S.
Caune de l'Arago – Italie (actuel)	S.	-	-	-	-	-
Caune de l'Arago - Garenne	P.S.	-	-	-	-	P.S.
Caune de l'Arago – Père Guste	P.S.	-	-	-	-	-
Baume Bonne – Colombière (actuel)	P.S.	P.S.	-	P.S.	P.S.	T.S.
Baume Bonne - Fontbrégoua	P.S.	P.S.	S.	S.	P.S.	S.
Baume Bonne - Toureil	S.	P.S.	S.	P.S.	J.S.	P.S.
Baume Bonne - Italie (actuel)	J.S.	-	-	-	-	-
Baume Bonne - Garenne	P.S.	-	-	-	-	P.S.
Baume Bonne - Père Guste	P.S.	-	-	-	-	-
Fontbrégoua – Colombière (actuel)	P.S.	P.S.	-	S.	P.S.	P.S.
Fontbrégoua - Toureil	P.S.	P.S.	P.S.	T.S.	P.S.	J.S.
Fontbrégoua - Italie (actuel)	S.	-	-	-	-	-
Fontbrégoua – Garenne	J.S.	-	-	-	-	S.
Fontbrégoua - Père Guste	J.S.	-	-	-	-	-
Toureil – Colombière (actuel)	J.S.	P.S.	-	P.S.	P.S.	S.
Toureil - Italie (actuel)	P.S.	-	-	-	-	-
Toureil - Garenne	T.S.	-	-	-	-	P.S.
Toureil - Père Guste	S.	-	-	-	-	-
Colombière - Italie (actuel)	J.S.	-	-	-	-	-
Colombière - Garenne	P.S.	-	-	-	-	T.S.
Colombière - Père Guste	J.S.	-	-	-	-	-

Tableau 6

Les différences constatées par le test de Kolmogorov-Smirnov, pour certaines variables mesurées sur les M/1 de *M. (S.) malei* de la Caune de l'Arago et quelques populations de *Chionomys nivalis* (selon Paunescu, 2001). Abréviations : P.S. – différence pas significative ; J.S. – différence juste significative ; S. – différence significative ; T.S. – différence très significative.

La mesure « lb » correspond à la largeur LSA5-paroi buccale du AC2, ou à la largeur T6-T7 (largeur BSA4-LSA5)

Sites comparés	Différences constatées par le test de Kolmogorov-Smirnov							
	LA4-B.A. (longueur BRA2-B.A.)	largeur	l col (largeur BRA3-LRA4)	« lb »	LT6-LT5 (Longueur BSA4-LSA4)	LT7-B.A. (Longueur LSA5-B.A.)	LT6-B.A. (Longueur BSA4-B.A.)	LT5-B.A. (Longueur LSA4-B.A.)
Arago (<i>M. malei</i>) – Arago (<i>Ch. nivalis</i>)	P.S.	J.S.	P.S.	T.S.	S.	P.S.	S.	P.S.
Arago (<i>M. malei</i>) – Baume Bonne (<i>Ch. nivalis</i>)	J.S.	T.S.	T.S.	T.S.	-	-	-	-
Arago (<i>M. malei</i>) – Fontbrégoua (<i>Ch. nivalis</i>)	T.S.	T.S.	P.S.	T.S.	-	-	-	-
Arago (<i>M. malei</i>) – Toureil (<i>Ch. nivalis</i>)	T.S.	T.S.	T.S.	T.S.	-	-	-	-
Arago (<i>M. malei</i>) – Colombière (<i>Ch. nivalis</i>)	-	T.S.	T.S.	T.S.	-	-	-	-